

УДК 599.323.43:591.431.4:574.34

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ТЕМНОЙ ПОЛЕВКИ (*MICROTUS AGRESTIS*) НА ЮЖНОМ И СРЕДНЕМ УРАЛЕ

© 2020 г. М. И. Чепраков^a, *, Н. Ф. Черноусова^a

^aИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: cheprakov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 23.05.2019 г.

После доработки 10.02.2020 г.

Принята к публикации 13.02.2020 г.

Изменчивость экологических и морфологических характеристик темной полевки изучали на выборках, собранных в двух локалитетах Южного и трех локалитетах Среднего Урала. Полевки были отловлены в сходных биотопах — сосняках ягодниковых. В этих местообитаниях темная полевка — обычный вид. Полевки исследованных регионов характеризуются крупными размерами тела и черепа и высокой частотой дополнительной внутренней петли M¹ моляра. Полученные результаты согласуются с гипотезой, в соответствии с которой предки современных темных полевок восточной сублинии цитохрома b пережили наиболее холодный период позднего плейстоцена в Уральском рефугиуме.

Ключевые слова: темная полевка, биотопическая приуроченность и обилие, встречаемость морфотипов M¹, размеры тела и черепа, Южный и Средний Урал

DOI: 10.31857/S0367059720050066

На протяжении последних лет изучение филогеографической структуры темной полевки (*Microtus agrestis*), выполненное рядом исследователей с использованием митохондриального (цитохром b) и ядерных локусов, выявило существование трех высоко генетически дифференцированных линий этого вида — португальской, южной и северной [1, 2]. Область распространения представителей северной линии охватывает Великобританию, Францию (кроме южной части), Данию, Германию, Польшу, Чехию, Румынию, страны Скандинавии и Россию [1, 2]. В пределах северной линии выделяют шесть сублиний: североамериканскую, западную, французскую, центрально-европейскую, скандинавскую и восточную. Представители восточной сублинии встречаются в России, Финляндии, северной Швеции и северной Норвегии [3]. Согласно демографической модели, построенной на основе байесовского метода, в северной линии вида с начала голоцена происходит популяционный рост, продолжающийся до настоящего времени [2].

В Фенноскандии пространственное распределение особей восточной сублинии цитохрома b соответствует распределению северного подвида *M. a. agrestis* — они встречаются в Финляндии, северной Швеции и северной Норвегии [4]. Этот подвид характеризуется определенными эколого-

морфологическими особенностями: крупными размерами тела и черепа, наличием дополнительной внутренней петли на M¹ [5]. Высказана гипотеза [1], что вероятным рефугиумом, где предки представителей восточной сублинии выжили в течение последнего ледникового максимума, был Южный Урал.

Для фаун первой половины позднего плейстоцена Южного и Среднего Урала характерна относительно высокая доля темной полевки. В период позднего (ледникового) валдая темная полевка была очень редким представителем в фаунах этих регионов. В течение всего голоценового периода она входит в группу обычных видов [6–8]. В конце позднего плейстоцена темная полевка распространялась на Южном и Среднем Урале на север до 58° с.ш. В позднеледниковье, около 12 тыс. л. н., этот вид постепенно расселился на Северный Урал до 62° с.ш., а около 11 тыс. л. н. — на Полярный Урал до 67° с.ш. [9]. Эти данные позволяют заключить, что Уральский рефугиум, в котором предки современных темных полевок восточной сублинии цитохрома b пережили наиболее холодный период позднего плейстоцена [1], включал в себя не только Южный, но и Средний Урал. В позднеледниковое время началась экспансия представителей этой линии, которая в настоящее время прослежена в северном направлении.

Таблица 1. Репродуктивно-возрастная и половая структура выборок темной полевки Южного и Среднего Урала (над чертой — экз., под чертой — %)

Группа	Выборка				
	SU	DSD1	DSD2	SW	NE
Прибылые неполовозрелые	7/18	22/37	88/58	11/26	13/30
Прибылые половозрелые	3/8	13/22	28/19	9/22	13/30
Зимовавшие	28/74	24/41	34/23	22/52	17/40
Самцы	20/53	23/39	77/51	15/36	17/40
Самки	18/47	36/61	73/49	27/64	26/60

Сопоставление морфологических особенностей у темных полевок из Южного и Среднего Урала может подтвердить гипотезу о происхождении восточной сублинии цитохрома *b* из Уральско-рефугиума.

Цель настоящей работы — изучить изменчивость экологических и морфологических характеристик темной полевки на Южном и Среднем Урале. Для этого мы охарактеризовали биотопическую приуроченность и обилие полевок, изучили изменчивость размеров тела и черепа в зависимости от репродуктивно-возрастного статуса и пола. Исследовали морфотипическую изменчивость M^1 в уральских популяциях темной полевки в связи с репродуктивно-возрастным статусом, полом, годом и районом обитания. Для оценки индивидуальной изменчивости жевательной поверхности M^1 сравнивали встречаемость разных морфотипов левого и правого моляров. Сопоставили изученные морфологические параметры с таковыми из других регионов, в которых встречаются особи восточной сублинии цитохрома *b*, чтобы проверить, как наши данные согласуются с гипотезой о происхождении восточной сублинии цитохрома *b* из Уральско-рефугиума.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На Южном Урале (SU) мелких млекопитающих отлавливали в лесных местообитаниях: в окрестностях г. Карабаш (SK, 55.51° с.ш., 60.10° в.д., 1983–1987 гг.) и Ильменском заповеднике (IR, 55.01° с.ш., 60.16° в.д., 1986 г.). На Среднем Урале (MU) — в естественном лесном насаждении, расположенном в 50 км на юго-восток от г. Екатеринбурга (окрестности пос. Двуреченск, SD, 56.60° с.ш., 61.04° в.д., 1983–1987 гг. — SD1 и 1991–2016 гг. — SD2) и в двух лесопарках г. Екатеринбурга: в Юго-Западном (SW, 56.80° с.ш., 60.53° в.д., 1990–2012 гг.) и Калиновском (на северо-востоке города — NE, 56.92° с.ш., 60.64° в.д., 1990–2016 гг.). Всего отработано 27550 лов.-сут. Отловы проводили в летний период методом ловушко-линий (в 1983–1987 гг. — живо-

ловками, в 1990–2016 гг. — капканчиками) с одно-разовой проверкой в сутки. В качестве приманки использовали хлеб, обжаренный в подсолнечном масле. Общее количество пойманных темных полевок составило 445 экз., исследованных черепов — 332, зубов M^1 — 664 (правые и левые). Различали три репродуктивно-возрастные группы: прибылые неполовозрелые, прибылые половозрелые и зимовавшие. Группы прибылых особей различали между собой по состоянию генеративной системы. В качестве возрастных критериев использовали массу и размеры тела, краниометрические и одонтологические признаки: масса тела (BM), длина тела (LB), длина хвоста (LT), кондильобазальная длина черепа (CBL), длина верхнего зубного ряда (LMT) [10, 11].

У темной полевки, как и у других грызунов зоны бореальных лесов, наблюдается закономерное изменение репродуктивно-возрастной структуры выборок в течение летнего сезона. В частности, к концу лета снижается доля зимовавших особей и возрастает доля прибылых [10]. Выборки SD1, SW и NE преимущественно состоят из особей, отловленных в середине лета, и имеют сходную долю зимовавших особей (табл. 1). Выборки полевок из Южного Урала объединили, поскольку они имеют сходную репродуктивно-возрастную структуру. В выборке SU преобладают зимовавшие особи, отловленные в начале лета, — она имеет наибольшую их долю. В выборке SD2 в большей мере представлены позднелетние прибылые особи. Ни в одной из выборок репродуктивно-возрастные группы не различаются по соотношению самцов и самок. Сами выборки также не различаются по соотношению полов.

Собранные черепа полевок хранятся в Музее ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург.

Пакет программ StatSoft STATISTICA for Windows 6.0 использовали для анализа изменчивости размеров тела и черепа — дисперсионный анализ и *t*-статистику, морфотипической изменчивости M^1 — логлинейный анализ и статистику χ^2 .

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Биотопическая приуроченность и обилие темной полевки на Южном и Среднем Урале. В среднего-рых Южного Урала представлено несколько высотных поясов растительности — от горно-степного до горно-тундрового. Наибольшую площадь занимает горно-лесной пояс [6].

Согласно литературным данным [6, 12], численность темной полевки в разных биотопах различается. В пределах горно-степного пояса темная полевка обычна в пойменных луговых ассоциациях, в зарослях крупноплодных деревьев и кустарников, приуроченных к поймам ручьев и рек. Она изредка встречается в кустарниковых каменистых степях, а также в лесных колках и каменистых россыпях горно-лесостепного пояса, многочисленна в густых пойменных березняках горно-лесостепного пояса [6, 12]. В горно-лесном поясе темная полевка многочисленна в смешанных сосново-березовых лесах и на недавних вырубках. Она является обычным видом в нижней и верхней тайге и редким видом — в каменистых россыпях этого пояса.

В еловых мелколесьях и березовых криволесях подгольцового пояса и каменистых россыпях горно-тундрового пояса темная полевка редка, а обычна в травяно-моховых тундрах горно-тундрового пояса [6, 12].

В низкогорьях Среднего Урала темная полевка обычна в ельниках хвощово-осоково-сфагновых, сосняках осоково-сфагновых, ельниках-кедровниках сфагново-хвощовых, березняках осоково-травяных и на лесных полянах [13–15], редка в ельниках хвощово-папоротниковых и зеленомошно-мелкотравных, пихто-ельниках высоко-травных, березняках вейниково-мелкотравных [14, 15].

Биотопы, в которых мы проводили отловы животных на Южном и Среднем Урале, сопоставимы и относятся к одному типу лесов — ягодниковым соснякам: зеленомошно-ягодниковым (IR, SK, SD) и ягодниковым (SW, NE) [16–19]. Значительное развитие травянистой растительности выступает неперенным условием присутствия темной полевки в лесных местообитаниях [20]. Как известно, зеленые части травянистых растений и кустарничков преобладают в питании этого вида круглый год — их встречаемость в составе пищи колеблется по сезонам от 83 до 92% [10].

Сравнение оценок численности (ос. на 100 лов.-сут) темной полевки между регионами в синхронные периоды (за 1983–1987 гг.) выявило сходство их средних значений: 2.59 ± 0.31 (SD1, $n = 70$) и 2.96 ± 0.47 (SU, $n = 40$). Годовые значения численности колебались в сходных пределах — от 0.4 до 5.5 (SD1) и от 0 до 6.7 (SU).

В 1991–1995 гг. на Среднем Урале численность темной полевки для SD2 составляла 5.49 ± 0.49 ,

$n = 128$, для SW — 2.87 ± 0.44 , $n = 43$, для NE — 1.60 ± 0.33 , $n = 24$. После 1995 г. она стала ниже: SD2 — 1.07 ± 0.12 , $n = 78$, SW — 0.63 ± 0.11 , $n = 32$, NE — 0.52 ± 0.09 , $n = 30$, $p < 0.01$. Это снижение мы связываем с увеличением рекреационной нагрузки после 1995 г. В период 2010–2012 гг. в локалитетах SD, SW и NE проективное покрытие злаками еще составляло 10–14% [19].

Несмотря на флуктуации численности, в ягодниковых сосняках темная полевка обычна как на Южном, так и на Среднем Урале.

Изменчивость размеров тела и черепа темных полевок в зависимости от репродуктивно-возрастного статуса (три градации) и пола изучали с помощью дисперсионного анализа на объединенной выборке. Гендерные различия не были обнаружены для массы тела (BM), длины тела (LB) и длины верхнего зубного ряда (LMT) темной полевки ($F_{1,326} < 1.1$, $p > 0.29$). В среднем по репродуктивно-возрастным группам кондилобазальная длина черепа (CBL) оказалась выше у самок (25.15 ± 0.08), чем у самцов (24.81 ± 0.08 , $F_{1,255} = 8.6$, $p < 0.01$), а длина хвоста (LT) — выше у самцов (30.2 ± 0.3), чем у самок (29.4 ± 0.3 , $F_{1,326} = 5.0$, $p < 0.03$). Различия хорошо выражены между всеми репродуктивно-возрастными группами по всем признакам ($F_{2,326} > 180$, $p < 0.001$).

Зимовавшие темные полевки из нашей объединенной выборки (табл. 2) имеют сходную ($t < 1.5$, $p > 0.15$) массу тела (41.3 ± 0.8 г), длину тела (118.7 ± 1.0 мм) и хвоста (33.7 ± 1.0 мм) с полевками с севера европейской части России (Вологодская обл., $n = 63$) [21], а их пределы также совпадают: BM — 21–61, LB — 102–145, LT — 26–42 [21]. Похожие пределы изменчивости длины тела и хвоста имеют полевки с севера Сибири: LB — 101–138 и LT — 30–42, $n = 78$; на Алтае и Саянах: LB — 110–134 и LT — 29–41, $n = 84$ [22]. Пределы изменчивости кондилобазальной длины черепа и длины верхнего зубного ряда у полевок из нашей объединенной выборки совпадают (см. табл. 2) с пределами у темных полевок с Европейского Севера России: CBL — 26.0–28.2 и LMT — 6.2–7.0, $n = 78$, с севера Сибири: CBL — 26.2–28.3 и LMT — 6.3–6.9, $n = 118$ и с Алтая и Саян: CBL — 26.4–29.0 и LMT — 6.0–6.7, $n = 84$ [22]. Следовательно, крупные размеры тела и черепа, свойственные северному подвиду *M. a. agrestis*, присущи как полевкам Европейского Севера России и севера Сибири, так и полевкам Южного и Среднего Урала, Алтая и Саян.

Изменчивость жевательной поверхности М¹ моляра. Основной составляющей изменчивости жевательной поверхности этого моляра у темной полевки является наличие дополнительной внутренней петли. Мы выделили семь морфотипов по степени выраженности дополнительной внутренней петли на этом моляре (рис. 1), которые сгруппировали в три категории: 1 — отсутствие допол-

Таблица 2. Изменчивость средних размеров тела и черепа темных полевых Южного и Среднего Урала в зависимости от репродуктивно-возрастного состояния (над чертой — $M \pm SE$, под чертой — пределы, в скобках — n)

Признаки	Репродуктивно-возрастные группы		
	прибылые неполовозрелые	прибылые половозрелые	зимовавшие
Масса тела, г	18.7 ± 0.5 10–24 (141)	31.8 ± 0.7 25–52 (66)	40.8 ± 0.5 25–61 (125)
Длина тела, мм	90.6 ± 0.6 75–100 (141)	106.8 ± 0.9 97–121 (66)	118.1 ± 0.6 100–140 (125)
Длина хвоста, мм	25.8 ± 0.3 18–34 (141)	29.9 ± 0.4 24–37 (66)	33.7 ± 0.3 25–41 (125)
Кондилобазальная длина черепа, мм	23.25 ± 0.09 20.5–25.4 (93)	24.93 ± 0.12 24.2–25.6 (59)	26.76 ± 0.09 25.6–28.8 (109)
Длины верхнего зубного ряда, мм	5.86 ± 0.02 5.5–6.3 (141)	6.17 ± 0.02 6.0–6.3 (66)	6.53 ± 0.02 6.3–7.0 (125)

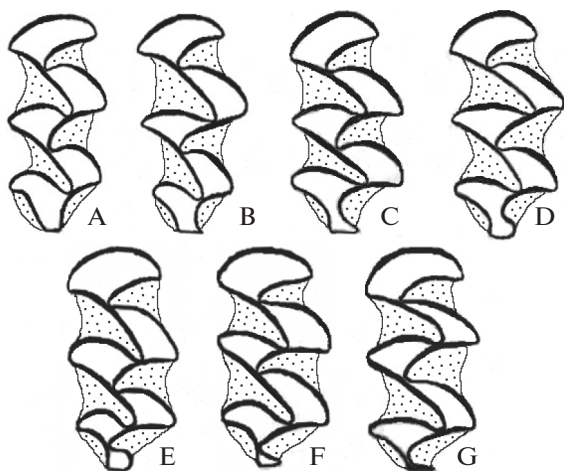
нительной внутренней петли (А и В), 2 — открытая петля (С и D), 3 — замкнутая петля (Е, F и G).

Репродуктивно-возрастное состояние ($\chi^2 = 6.2$, $df = 4$, $p = 0.19$), пол ($\chi^2 = 4.3$, $df = 2$, $p = 0.12$) и лево- и правостороннее положение зуба в челюсти ($\chi^2 = 0.3$, $df = 2$, $p = 0.86$) не влияют на распределение по категориям морфотипов M^1 моляра. Выборки из Южного Урала однородны по частотам категорий морфотипов при сравнении по годам и локалитетам ($\chi^2 = 8.0$, $df = 4$, $p = 0.09$), выборки из лесопарков г. Екатеринбурга также однородны при сравнении по годам и локалитетам ($\chi^2 = 9.3$, $df = 8$, $p = 0.32$; рис. 2). В локалитете SD обнаружена неоднородность по частоте

там. Так, в выборке 1991 г. доля замкнутых петель составляет 78% ($n = 78$), а в выборке 1994 г. — 38% ($n = 32$, $\chi^2 = 15.9$, $df = 1$, $p < 0.0001$). В раннелетней выборке 2006 г. доля замкнутых петель равна 87% ($n = 30$), а в позднелетней — 37% ($n = 60$, $\chi^2 = 20.4$, $df = 1$, $p < 0.0001$). Следовательно, в отдельном локалитете могут возникать существенные межгодовые и сезонные различия в частоте категорий морфотипов M^1 моляра.

Суммарные выборки из локалитета SD ($n = 418$) и лесопарков г. Екатеринбурга ($n = 170$) сходны по частотам категорий морфотипов ($\chi^2 = 0.83$, $df = 2$, $p = 0.67$), в то время как суммарные выборки с Южного ($n = 76$) и Среднего ($n = 588$) Урала статистически различаются как по частоте первой категории морфотипов (SU — 7.9%, MU — 2.7%, $\chi^2 = 5.6$, $df = 1$, $p < 0.02$), так и по частоте третьей категории (SU — 45%, MU — 59%, $\chi^2 = 5.5$, $df = 1$, $p < 0.02$). Однако в выборках из обоих изучаемых регионов частота дополнительной внутренней петли M^1 моляра показывает существенное доминирование (92–97%), что свойственно северному подвиду *M. a. agrestis* [5].

Наши данные по частоте дополнительной внутренней петли M^1 моляра мы сравнили с данными для зимовавших темных полевых из Нижнего Приобья ($87.7 \pm 3.8\%$, $n = 81$) и Полярного Урала ($93.0 \pm 2.3\%$, $n = 129$). Они имеют высокую частоту дополнительной внутренней петли этого моляра, хотя у прибылых полевых она оказалась несколько ниже ($77.3 \pm 3.3\%$, $n = 163$) [23]. На севере европейской части России эта частота составляет $98 \pm 1.6\%$, $n = 78$ [22], в Финляндии и северной Скандинавии она достигает $68 \pm 9.9\%$,

**Рис. 1.** Морфотипы M^1 моляра, выделенные на основе выраженности дополнительной внутренней петли.

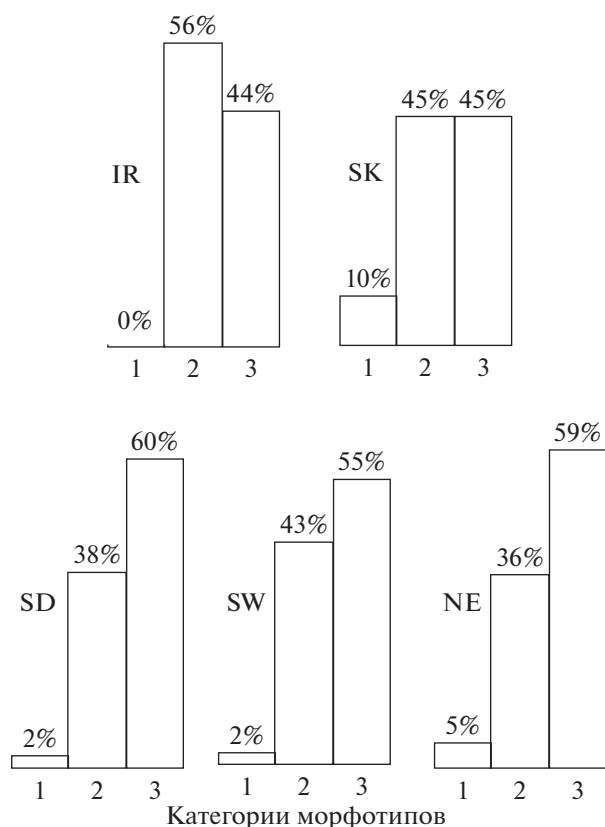


Рис. 2. Распределение темной полевки по морфотипам M^1 моляра в локалитетах Южного и Среднего Урала. Южный Урал: IR – Ильменский заповедник, SK – окрестности г. Карабаш; Средний Урал: SD – окрестности пос. Двуреченск, SW – лесопарк Юго-Западный, NE – лесопарк Калиновский.

$n = 22$ [24], а на Алтае и Саянах – $51 \pm 5.5\%$, $n = 84$ [22]. Подобное распределение частот данного признака, который в какой-то мере может выступать в качестве маркера восточной сублинии цитохрома b [4, 5], может свидетельствовать о том, что экспансия темных полевок из Южно-Среднеуральского рефугиума происходила не только в западном, но и в восточном направлении.

Таким образом, наши данные свидетельствуют о том, что в ягодниковых сосняках Южного и Среднего Урала темная полевка обычный вид. Мы установили высокий уровень сходства морфологических характеристик темной полевки из Южного и Среднего Урала с выборками из других регионов, в которых встречаются особи восточной сублинии цитохрома b. Полученные результаты согласуются с гипотезой о происхождении восточной сублинии цитохрома b из Южно-Среднеуральского рефугиума, где предки представителей этой сублинии пережили последний ледниковый максимум, а также дают основание предполагать, что экспансия темных полевок из

этого рефугиума происходила не только в западном, но и в восточном направлении.

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А19-119031890087-7 Института экологии растений и животных УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Jaarola M., Searle J.B. Phylogeography of field voles (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences // Mol. Ecol. 2002. V. 11. № 12. P. 2613–2621.
2. Paupério J., Herman J.S., Melo-Ferreira J. et al. Cryptic speciation in the field vole: a multilocus approach confirms three highly divergent lineages in Eurasia // Mol. Ecol. 2012. V. 21. № 24. P. 6015–6032.
3. Herman J.S., Searle J.B. Post-glacial partitioning of mitochondrial genetic variation in the field vole // Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci. 2011. V. 278. P. 3601–3607.
4. Jaarola M., Tegelström H. Colonization history of north European field voles (*Microtus agrestis*) revealed by mitochondrial DNA // Mol. Ecol. 1995. V. 4. № 3. P. 299–310.
5. Сиивонен Л. Млекопитающие Северной Европы. М.: Лесн. пром-сть, 1979. 232 с.
6. Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А. и др. Историческая экология животных Южного Урала. Свердловск: УрО РАН, 1990. 245 с.
7. Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Наука, 1993. 62 с.
8. Смирнов Н.Г. Грызуны Урала и прилегающих территорий в позднем плейстоцене и голоцене: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1994. 58 с.
9. Бачура О.П., Косинцев П.А. Ареалы млекопитающих на Урале в конце позднего плейстоцена // Зоол. журн. 2019. Т. 98. Вып. 8. С. 933–948.
10. Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих тазового Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 247 с.
11. Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 382 с.
12. Большаков В.Н., Балахонов В.С., Бененсон И.Е. и др. Мелкие млекопитающие Уральских гор (экология млекопитающих Урала). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. 101 с.
13. Бердюгин К.И., Кузнецова И.А., Шарова Л.П. Сообщества грызунов низкогорий Среднего Урала // Проблемы заповедного дела. Екатеринбург: “Екатеринбург”, 1996. С. 35–39.
14. Кузнецова И.А., Коурова Т.П., Жумашева А.М., Сушлова В.В. Результаты долговременных учетов полевок Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург: “Екатеринбург”, 2001. С. 302–306.
15. Марин Ю.Ф. Основные результаты учетов мелких млекопитающих на постоянных учетных линиях ловушек в Висимском заповеднике в 1982–2000 гг. // Исследования эталонных природных комплексов

- Урала. Екатеринбург: "Екатеринбург", 2001. С. 337–346.
16. Колесников Б.П., Зубарева Р.С., Смолоногов Е.П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.
 17. Горчаковский П.Л., Золотарева Н.В., Коротеева Е.В., Подгаевская Е.Н. Фиторазнообразие Ильменского заповедника в системе охраны и мониторинга. Екатеринбург: "Гощицкий", 2005. 192 с.
 18. Коротеева Е.В., Вейсберг Е.И., Куянцева Н.Б. Оценка состояния лесной ценофлоры в зоне воздействия Карабашского медеплавильного комбината (Южный Урал) // Изв. Самар. НЦ РАН. 2011. Т. 13. № 1(4). С. 1005–1011.
 19. Черноусова Н.Ф., Толкач О.В., Добротворская О.Е. Сообщества мелких млекопитающих в урбаногенно-нарушенных лесных экосистемах // Экология. 2014. № 6. С. 439–447. [Chernousova N.F., Tolkach O.V., Dobrotvorskaya O.E. Small mammal communities in forest ecosystems affected by urbanization // Rus. J. Ecol. 2014. V. 45. № 6. P. 490–497.]
 20. Ивантер Э.В., Курхинен Ю.П., Соколов А.В. Экология темной полевки (*Microtus agrestis* L.) в коренных и антропогенных ландшафтах восточной Финляндии // Экология. 2013. № 3. С. 189–196. [Ivanter E.V., Kurkhinen Y.P., Sokolov A.V. Ecology of the field vole (*Microtus agrestis* L.) in indigenous and anthropogenic landscapes of Eastern Fennoscandia // Rus. J. Ecol. 2013. V. 44. № 3. P. 213–220.]
 21. Башенина Н.В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
 22. Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 706 с.
 23. Бойкова Ф.И. Циклы численности и морфологические особенности темной полевки в Субарктике Западной Сибири // Численность и распределение наземных позвоночных Ямала и прилегающих территорий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. С. 63–79.
 24. Reichstein H., Reise D. Zur Variabilität des Molaren-Schmelzschlingenmusters der Erdmaus, *Microtus agrestis* (L.) // Zeitschrift für Säugetierkunde. 1965. Bd 30. S. 36–47.