

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<sup>a, \*</sup>, Н. Ф. Черноусова<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Институт 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 M<sup>1</sup> 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 M<sup>1</sup>, 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: северо-британскую, 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 M<sup>1</sup> [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), кондилобазальная 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  $\chi^2$ .

## 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 криволесьях 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 непременным 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:  $2.59 \pm 0.31$  (SD1,  $n = 70$ ) и  $2.96 \pm 0.47$  (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  $5.49 \pm 0.49$ ,

$n = 128$ , для SW —  $2.87 \pm 0.44$ ,  $n = 43$ , для NE —  $1.60 \pm 0.33$ ,  $n = 24$ . После 1995 г. она стала ниже: SD2 —  $1.07 \pm 0.12$ ,  $n = 78$ , SW —  $0.63 \pm 0.11$ ,  $n = 32$ , NE —  $0.52 \pm 0.09$ ,  $n = 30$ ,  $p < 0.01$ . 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 ( $25.15 \pm 0.08$ ), чем у самцов ( $24.81 \pm 0.08$ ,  $F_{1,255} = 8.6$ ,  $p < 0.01$ ), а длина хвоста (LT) — выше у самцов ( $30.2 \pm 0.3$ ), чем у самок ( $29.4 \pm 0.3$ ,  $F_{1,326} = 5.0$ ,  $p < 0.03$ ). 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 ( $41.3 \pm 0.8$  г), длину тела ( $118.7 \pm 1.0$  мм) и хвоста ( $33.7 \pm 1.0$  мм) с полевыми 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 полевым Евразийского Севера России и севера Сибири, так и полевым Южного и Среднего Урала, Алтая и Саян.

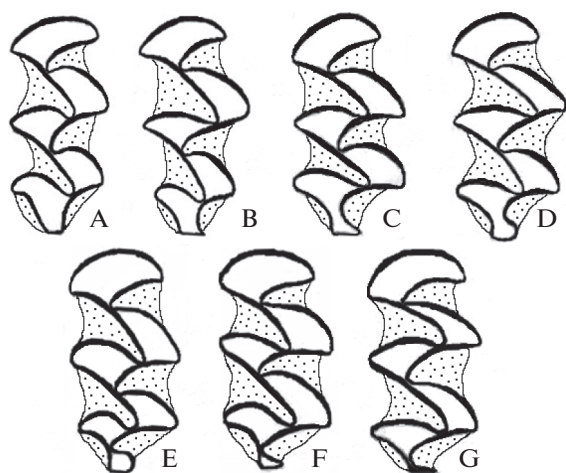
**Изменчивость жевательной поверхности М<sup>1</sup> моляра.** Основной составляющей изменчивости жевательной поверхности этого моляра у темной полевки является наличие дополнительной внутренней петли. Мы выделили семь морфотипов по степени выраженности дополнительной внутренней петли на этом моляре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

**Таблица 2.** Изменчивость средних размеров тела и черепа темных полевков 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	$18.7 \pm 0.5$ 10–24(141)	$31.8 \pm 0.7$ 25–52(66)	$40.8 \pm 0.5$ 25–61(125)
Длина тела, мм	$90.6 \pm 0.6$ 75–100(141)	$106.8 \pm 0.9$ 97–121(66)	$118.1 \pm 0.6$ 100–140(125)
Длина хвоста, мм	$25.8 \pm 0.3$ 18–34(141)	$29.9 \pm 0.4$ 24–37(66)	$33.7 \pm 0.3$ 25–41(125)
Кондилобазальная длина черепа, мм	$23.25 \pm 0.09$ 20.5–25.4(93)	$24.93 \pm 0.12$ 24.2–25.6(59)	$26.76 \pm 0.09$ 25.6–28.8(109)
Длины верхнего зубного ряда, мм	$5.86 \pm 0.02$ 5.5–6.3(141)	$6.17 \pm 0.02$ 6.0–6.3(66)	$6.53 \pm 0.02$ 6.3–7.0(125)

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

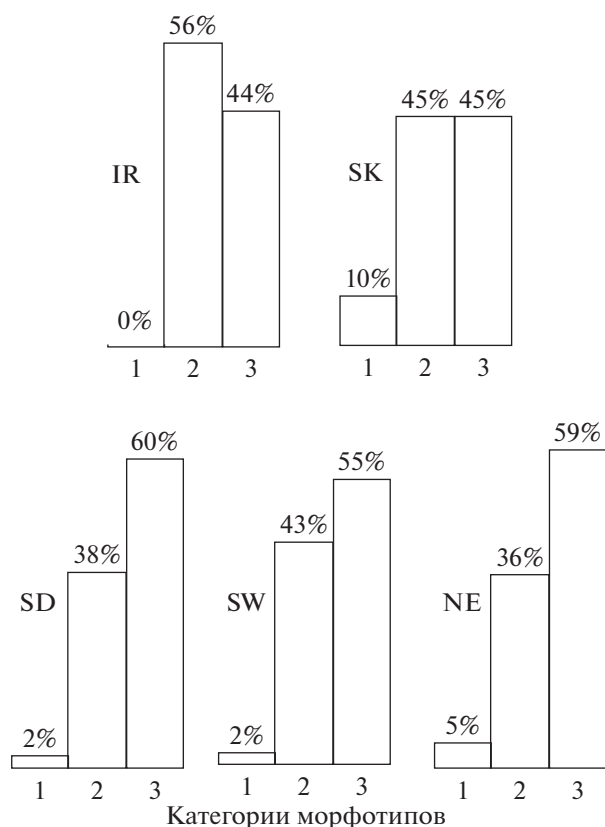
Репродуктивно-возрастное состояние ( $\chi^2 = 6.2$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0.19$ ), пол ( $\chi^2 = 4.3$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.12$ ) и лево- и правостороннее положение зуба в челюсти ( $\chi^2 = 0.3$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.86$ ) не влияют на распределение по категориям морфотипов  $M^1$  моляра. Выборки 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

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

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 полевков 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 полевков 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. 2.** Распределение темной полевки по морфотипам M<sup>1</sup> 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. *Сивонен 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 среднего 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 низкогогорий Среднего Урала // *Проблемы заповедного дела.* Екатеринбург: “Екатеринбург”, 1996. С. 35–39.
14. *Кузнецова И.А., Коурова Т.П., Жумашева А.М., Сулова 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 Фенноскандии // 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.