ЭКОЛОГИЯ, 2007, № 2, с. 117–123

УДК 591.553+599.32

УЗКОЧЕРЕПНАЯ ПОЛЕВКА (*MICROTUS GREGALIS* PALL.) В ДИНАМИКЕ ЗОНАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ГРЫЗУНОВ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

© 2007 г. **Н. Г. Смирнов, Е. А. Кузьмина, И. Б. Головачев, Т. В. Фадеева**

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: nsmirnov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 21.08.2006 г.

На основе массовых субфоссильных и ископаемых материалов проведен эколого-фаунистический анализ положения узкочерепной полевки в зональных комплексах Северной Евразии от позднего плейстоцена до современности. Обсуждается сопряженность динамики относительной численности этой полевки и других видов при переходе от одного зонального типа к другому. Показано своеобразие такой сопряженности для южной, средней и северной частей ареала. Размерные и морфотипические особенности двух современных подвидов – *Microtus gregalis major* Ogn. и *M.g. gregalis* Pall. – являются продуктом сопряженного развития вида и среды в самом недавнем прошлом – в последние 3–4 тыс. лет (переход от условий голоценового оптимума к современной природно-климатической обстановке).

Ключевые слова: динамика зональных сообществ, грызуны, узкочерепная полевка, поздний плейстоцен, голоцен.

Узкочерепная полевка заселяет громадные территории Северной Евразии в виде двух поясов: первый – в пределах Субарктики (от Северной Двины до Чукотки), второй – по лесостепям, степям, полупустыням от Предуралья до Амура. В позднем плейстоцене ареал охватывал не только территории, занятые ныне, но и большие пространства как с запада на восток, так и с севера на юг. Территория лесной зоны, где и сейчас узкочерепная полевка не обитает, в то время была занята сообществами "мамонтовой фауны", в состав которой этот вид входил, и зачастую доминировал среди мелких млекопитающих. На западе ее ареал доходил до Британских островов и центральных районов современной Франции.

По зональной приуроченности узкочерепная полевка – полизональный вид. Известно, что даже в пределах одной природной зоны обитают виды с разными типами адаптации. Важно понять, какое место вид занимает в зональном сообществе, какой степени адаптации он достиг на том или ином этапе развития. В данной работе рассматриваются два взаимосвязанных процесса: первый – динамика сообществ мелких млекопитающих, в состав которых входила узкочерепная полевка в связи с изменением ландшафтно-климатической обстановки, а второй – эволюционные преобразования самого вида. Изучение последних особенно сложно, поскольку такие процессы имеют не только экологическую составляющую, но могут быть обусловлены и иными факторами. Данные по филогеографии узкочерепных полевок, полученные по генетическим дистанциям цитохрома "Б" (Абрамсон, 2006), указывают на более сложную историю внутривидовых групп, чем это представляется на основе палеонтологических данных и анализа морфологических признаков современных форм (Дупал, 2000; Головачев и др., 2001).

Эволюционно-экологические аспекты внутривидовой дифференциации узкочерепных полевок рассматривались в работах С.С. Шварца с соавт. (Шварц и др., 1960; Шварц, 1963). Показано, что два адаптивных типа, "северный и южный", не вышли на видовой уровень различий, а представлены резко дифференцированными подвидами: северный *M. g. major* и южный *M. g. gregalis*. Их отличает разная реакция на изменения условий существования, а также ряд морфологических и биологических особенностей. Для северного подвида характерны крупные размеры, короткий хвост, некоторые особенности пропорций черепа, высокая скорость роста, раннее подснежное размножение, повышенная плодовитость. Палеонтологический материал 60-х годов не позволял рассматривать конкретные исторические пути формирования этих двух адаптивных типов и подвидов, но на основании эволюционно-экологического анализа адаптаций были сделаны выводы о степном происхождении северных поле-

Группировка видов грызунов и пищухи по зональному принципу

Тундровые	Таежные	Степные	Интразональные околоводные	Азональные луговые
Dicrostonyx torquatus	*Apodemus uralensis*	*Ochotona pusilla*	*Arvicola terrestris*	*Cricetus cricetus*
Lemmus sibiricus	*Clethrionomys rufocanus*	*Spermophilus major*	*Microtus oeconomus*	*Microtus arvalis*
Microtus middendorffii	*Cl.* ex gr. *rutilus-glareolus*	*Sp. pygmaeus*		
	Microtus agrestis	*Marmota bobak*		
	Myopus schisticolor	*Allactaga major*		
	Pteromys volans	*Allocricetulus eversmanni*		
	Sciurus vulgaris	*Cricetulus migratorius*		
	Tamias sibiricus	*Lagurus lagurus*		
		*Eolagurus luteus**		
		*Alactagulus pumilio**		

* Вид входит также в группу полупустынных.

вок рода *Microtus* и длительном периоде существования узкочерепной полевки в Субарктике. С.С. Шварц (1963) писал: "Дифференциация тундровых популяций узкочерепной полевки не достигла видового ранга не потому, что для этого не хватило времени, а потому, что ее освоение новой среды пошло по своеобразному пути изменения физиологии размножения и совершенного использования микроклиматических особенностей мест обитания, которые не требовали изменения типа ее физиологических и биохимических реакций" (с. 113).

Палеонтологические методы, использованные в данной работе, позволяют проследить динамику немногих видовых характеристик узкочерепных полевок (размеры, морфотипические особенности первых нижних коренных зубов и относительная численность вида в сообществе). Тем не менее такие сведения, обобщенные на широтной трансекте от арктического побережья до южной оконечности Урала и сгруппированные по периодам перестроек ландшафтно-климатической обстановки при переходе от последней ледниковой эпохи к современности, дают представление об узкочерепных полевках в сообществах прошлых и настоящих комплексов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использованный в работе материал получен при раскопках рыхлых отложений в карстовых полостях, где ископаемые остатки накапливались за счет деятельности хищных птиц и млекопитающих. Методики реконструкции состава фаун и структуры населения млекопитающих прошлого на основе этих сборов были описаны ранее (Смирнов, 2004).

Данные по фаунам сгруппированы в соответствии с широтой сбора и принадлежностью к зональным фаунистическим комплексам, которые выделены согласно общим подходам, принятым в отечественной биогеографии (Чернов, 1975). Для голоцена (см. таблицу) рассмотрены три зональные группы видов (тундровая, таежная, степная), а также интразональная околоводная, азональная луговая. Узкочерепную полевку можно включить в два зональных комплекса – степной и тундровый. Важно обсудить вопрос о ее месте в классификации грызунов не только по зональной, но и биотопической приуроченности. В большинстве работ европейских коллег ее относят к видам степных местообитаний. Отечественные специалисты, работающие с сообществами животных аридных районов, считают узкочерепную полевку мезофильным видом. Среди грызунов Субарктики обсуждаемый вид относят к обитателям сухих возвышенных участков тундр. Это разнообразие отражает реальную неоднородность местообитаний, в которых живет узкочерепная полевка.

В плейстоцене обитали мелкие млекопитающие тех же видов, что и в голоцене, но состав зональных комплексов существенно отличался. (Исключение составляет копытный лемминг, который в плейстоцене и голоцене представлен разными видами.) В наибольшей степени это относится к широтному участку, в котором сейчас расположена лесная зона. В позднем плейстоцене там располагалась зона, не имеющая аналогов в настоящее время; ее основу составляли обитающие ныне в степях и тундре виды в сочетании с вымершими на рубеже плейстоцена и голоцена (мамонт, шерстистый носорог, пещерный медведь, пещерная гиена и др.). Этот фаунистический комплекс называют по-разному: "тундро-степным", "безаналоговым", "смешанным". Мы отдаем предпочтение наименованию "гиперборейный" (Смирнов, 2001), так как он подчеркивает его своеобразие (а не сведение к "гибриду" нескольких современных зон), суровость условий обитания и расположение на месте современных бореальных лесов. Описаны три его широтных

Рис. 1. Динамика ксерофильных (*1*), мезофильных (*2*) видов и узкочерепной полевки *Microtus gregalis* (*3*) в позднеплейстоценовых и голоценовых сообществах мелких млекопитающих Южного Зауралья.

Рис. 2. Динамика относительной численности узкочерепной полевки (*1*) и групп тундровых (*2*), лесных (*3*), степных (*4*), луговых и околоводных (*5*) видов в сообществах Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене.

варианта – северный, типичный и южный. Среди мелких млекопитающих узкочерепная полевка занимает в комплексе заметное место наряду с копытным леммингом (в северном варианте) и степной пеструшкой (в южном).

Реконструкция характеристик узкочерепной полевки, доминанта комплекса, невозможна без знания специфики среды в этой зоне. Считается, что климатические условия были относительно сухими и холодными, однако сообщества имели высокое видовое разнообразие и большую продуктивность. Для понимания этого парадокса и других характеристик гиперборейной зоны важно знать не только состав ее биоты и структуру доминирования сообществ, но и то, какие ассоциации образовывали виды. К сожалению, реконструкции таких ассоциаций пока невозможны в четвертичной палеоэкологии, однако имеется возможность судить о реакции видов на временную динамику среды по изменению их численности. Сопряженность подобных реакций позволяет выявить группы видов со сходными требованиями к среде. Данный методический прием не безупречен, поскольку совпадение направления и скорости изменения численности может и не свидетельствовать об общих факторах динамики, но проведение такого анализа не лишено смысла. Был проведен факторный анализ субфоссильных комплексов мелких млекопитающих ряда районов лесной и лесостепной зон, а также плейстоценовых сообществ гиперборейного типа (Смирнов, 1992). Рассчитывались и парные корреляции между величинами относительной численности видов при их историческом варьировании для разных зональных комплексов. На качественном уровне анализировалась сопряженность кривых динамики частот остатков разных видов на временном отрезке поздний плейстоцен – голоцен – современность.

Применение разных методов приводит к одному результату: высокая степень сопряженности динамики численности видов на больших временных отрезках свидетельствует о принадлежности видов к определенной группе, объединяющим признаком которой являются общие требования к биологически значимым параметрам среды. Однако высокую степень сопряженности динамики нельзя интерпретировать как принадлежность к одной зональной группе. Например, копытный и сибирский лемминги по зональной приуроченности безусловно относятся к тундровым и гиперборейным, но максимум численности копытных леммингов наблюдался в холодные и сухие эпохи плейстоцена, а сибирских – в холодные и влажные. Почти во всех проанализированных случаях динамика численности узкочерепной полевки оказывается сопряжена с таковой для копытного лемминга и крайне редко связана положительной связью с сибирским леммингом.

В данной работе анализ сопряженности динамики доли узкочерепной полевки с другими видами проводился на качественном уровне, по кривым, представленным на рис. 1–4.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для Южного Зауралья ископаемый материал по грызунам и мелким зайцеобразным получен из разновозрастных отложений шести пещерных местонахождений, компактно расположенных на территории Челябинской и севере Оренбургской областей, а также на восточной границе Республики Башкортостан (52° с.ш). Определено более 26 тыс. щечных зубов. Ранее было установлено (Кузьмина, 2006; Смирнов, Кузьмина, 2005), что в позднем плейстоцене и голоцене группа степных видов (в том числе узкочерепная полевка) доминировала, поэтому зональный тип сообществ можно определить как степной. В позднем плейстоцене второе место занимала группа полупустынных видов (около 20% остатков). В начале голоцена, в бореальном периоде, на это место переходит группа луговых видов (около 13% остатков) и сохраняет его на протяжении всего голоце-

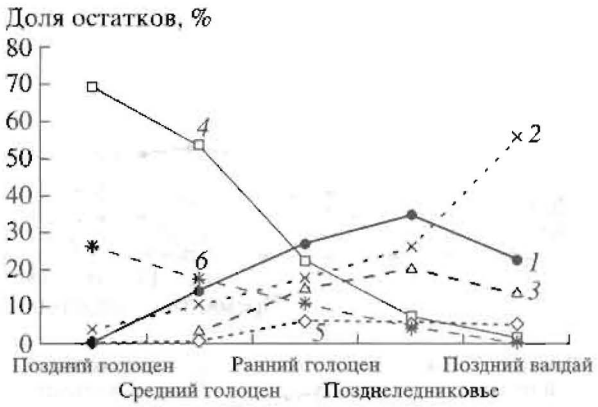

Рис. 3. Динамика относительной численности узкочерепной полевки (*1*), копытного (*2*) и сибирского (*3*) леммингов и групп лесных (*4*), степных (*5*), луговых и околоводных (*6*) видов в сообществах Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене.

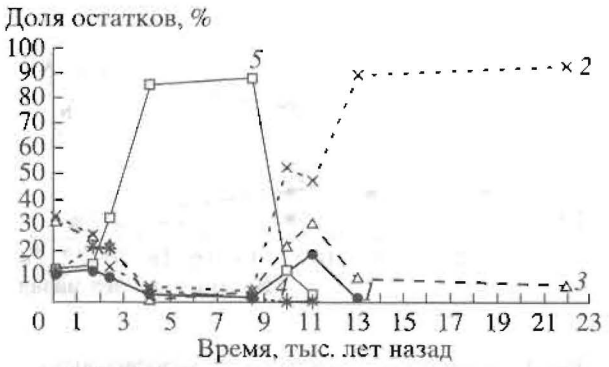

Рис. 4. Динамика относительной численности узкочерепной полевки (*1*), копытного (*2*) и сибирского (*3*) леммингов, полевки Миддендорфа (*4*) и группы лесных и околоводных видов (*5*) в сообществах Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене.

на. Доли полупустынных видов в голоцене сокращались, а лесных и околоводных увеличивались.

Мелкие млекопитающие Южного Зауралья были поделены на две категории по отношению к влажности (наиболее важному фактору для степных районов): *ксерофильные* виды – степные (без узкочерепной полевки) и полупустнные формы и *мезофильные* – луговые, лесные, околоводные. Динамика доли остатков узкочерепной полевки на фоне изменения ксерофильной и мезофильной групп представлена на рис. 1. Группа ксерофильных видов значительно преобладала на протяжении позднеплейстоценового периода. В начале голоцена их доля сокращалась, и эта тенденция сохранялась на протяжении всего голоценового времени.

Динамика долей остатков узкочерепной полевки совпадает с изменениями в группе мезофильных видов, и это позволяет предположить, что на территории Южного Зауралья в позднем плейстоцене и голоцене она ведет себя как мезофильный вид. Такое заключение не противоречит ее характеристике для других степных территорий, как, например, Забайкалье (Ербаева, 1970; Khenzykhenova, Alexeeva, 1999).

Для сообществ мелких млекопитающих низкогорной части Южного Урала с широты около 55° с.ш. имеются характеристики состава и структуры сообществ грызунов (Историческая экология..., 1990) отдельных хроносрезов позднего плейстоцена и голоцена. Эти материалы не позволяют проследить динамику доли узкочерепной полевки с той степенью подробности, как это сделано для Южного Зауралья и других районов Урала, но можно уверенно отметить основные тенденции ее изменения. По крайней мере, с первой половины позднего плейстоцена до позднеледниковья включительно узкочерепная полевка занимала в сообществах грызунов южного варианта гиперборейного комплекса доминирующее положение. Ее относительная численность превышала 30%, а в конце максимума холодной фазы позднего валдая доходила до 70%. Именно в это время здесь обитали узкочерепные полевки особого подвида *M. g. kriogenicus*, описанного Л.И. Рековцом (1985) для позднего валдая Приднепровья. Для него характерны крупные размеры, сопоставимые с таковыми для современных *M. g. major*, но в то же время набор зубных морфотипов существенно отличался ото всех современных форм. Узкочерепным полевкам Южного Урала в голоцене крупные размеры уже не были свойственны, и их сменили животные, приближающиеся по морфологическим параметрам к современному номинативному "южному" подвиду *M. g. gregalis*.

Современные сообщества Среднего Урала принадлежат к лесному южно-таежному типу. В позднем плейстоцене на этих территориях обитали сообщества, отнесенные к типичному варианту гиперборейного комплекса (Смирнов, 1993, 2001). Далее динамика сообществ рассмотрена нами на примере материалов компактной территории южной части западного склона Среднего Урала (57° с.ш.). Анализируется материал, включающий определения примерно 39 тыс. коренных зубов грызунов.

Узкочерепная полевка обитала здесь почти на всем исследованном промежутке времени, за исключением нескольких последних столетий. На западном склоне Среднего Урала, откуда происходит включенный в анализ материал, имеется крупное азональное образование – островная Красноуфимская лесостепь. В настоящее время там отмечаются лишь небольшие участки степи среди сельскохозяйственных угодий и небольших

лесных массивов и нет ни одного вида позвоночных, характерного для степных сообществ. Субфоссильные сборы дают представление о последовательности и времени исчезновения степных видов с этой территории. В наиболее полном виде на Среднем Урале степная группировка была представлена в позднем валдае и позднеледниковье. Параллельно с изменением состава фауны за счет сокращения количества степных видов уменьшалась относительная численность и узкочерепной полевки (рис. 2). При этом доля луговых и околоводных видов от позднеледниковья до современности возрастала. После позднего валдая шло нарастание доли лесных видов. В атлантическом периоде голоцена это была самая многочисленная группа, а затем лесные виды уступают место доминантов луговым и околоводным, что свидетельствует о мезофитизации сообществ. На данный период приходится и окончательное исчезновение на Среднем Урале тундровых видов, которые, начиная с рубежа плейстоцена и голоцена, сохранялись здесь в качестве редких элементов. В позднем плейстоцене они наряду с узкочерепной полевкой и степными видами составляли основу фауны грызунов.

Таким образом, процесс динамики сообществ грызунов на Среднем Урале можно описывать как распад зональной гиперборейной группировки в позднеледниковье. В первой половине голоцена уже существует лесной зональный тип фауны, но в нем до конца атлантического времени еще присутствуют в качестве азональных элементов тундровые и степные виды, а также узкочерепная полевка.

Современные сообщества грызунов Северного Урала относятся к таежному типу и в них резко доминирующее положение занимают виды лесных биотопов. В позднем плейстоцене здесь описаны группировки млекопитающих того же зонального типа, что и на Южном и Среднем Урале. Они принадлежат к гиперборейному типу, но к другому (северному) подзональному его варианту. Для последнего характерны две особенности: доминирующее положение копытного лемминга, а не узкочерепной полевки, а также незначительная доля степных видов в сообществе и их меньшее видовое богатство.

Материал, характеризующий сообщества грызунов Северного Урала, насчитывает примерно 27 тыс. зубов (Смирнов, 1996; Тетерина, 2003). Здесь деградация гиперборейного комплекса прошла по аналогичному сценарию, как и на более южных территориях. Отличие состоит лишь в том, что тундровые элементы дольше сохраняли присутствие в составе лесных сообществ. Кривая динамики относительной численности узкочерепной полевки от позднеледниковья до голоцена параллельна таковым для копытного лемминга и других тундровых видов, а также степной группе (рис. 3).

Для примыкающих к Полярному Уралу территорий имеются сведения по истории сообществ грызунов в позднем плейстоцене и голоцене, полученные по серии местонахождений к западу и востоку от Уральского хребта (Смирнов и др., 1999; Головачев, 2000). При их объединении (рис. 4) наглядно проявляются два периода низкой численности узкочерепной полевки. Первый эпизод с низкой численностью приходится на поздний валдай, когда низкие температуры и малое количество осадков ограничивали состав сообществ грызунов перигляциальных тундр, а их структура характеризовалась резким доминированием копытного лемминга. Имеются сведения о грызунах во время, непосредственно предшествовавшее такому состоянию сообществ (Смирнов и др., 1986). Тогда узкочерепная полевка, копытный и сибирский лемминги составляли в сообществах примерно равные доли. В позднеледниковье относительная численность узкочерепной полевки возрастает, а при переходе к зональным лесным и лесотундровым сообществам голоценового оптимума снова сокращается. В позднем голоцене происходит новый рост относительной численности узкочерепной полевки, который связан с увеличением доли тундровых и сокращением лесных элементов в Субарктике.

Исследование морфологических особенностей зубов узкочерепных полевок в позднем плейстоцене и голоцене на Приполярном Урале и прилегающих равнинах показало (Головачев и др., 2001), что комплекс признаков, характерный для северного подвида *M. g. major*, сформировался лишь в позднем голоцене. На более ранних этапах существования узкочерепных полевок в условиях плейстоценовых перигляциальных тундр и раннеголоценовых лесотундр размеры представителей этого вида были существенно меньше, чем у современного северного подвида, а среди морфотипов M_1 преобладали "грегалоидные" варианты. Все это позволяет считать, что в Приуральской части ареала возраст современных узкочерепных полевок северного подвида – позднеголоценовый. Подвид сформировался при переходе от относительно умеренных условий голоценового оптимума к современным субарктическим сообществам лесотундрового облика не более трех-четырех тысяч лет назад.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщение накопленного к настоящему времени материала по относительной численности узкочерепной полевки в разных зональных комплексах грызунов позднего плейстоцена и голоцена позволяет определить время и территории, где этот вид находился в наиболее выгодных

условиях по сравнению с другими мелкими млекопитающими.

Вымирание узкочерепных полевок на территории современной лесной зоны Европы и значительной части северной Азии в течение голоцена можно рассматривать как последнюю фазу распада "гиперборейного комплекса", в котором этот вид был наиболее широко представлен в качестве зонального. Специализированная форма *M. g. kriogenicus* вымирает, не оставив потомков.

Выявляется своеобразие сопряженности динамики относительной численности этой полевки с другими видами при переходе от одного зонального типа к другому для южной, средней и северной частей ареала. В степных сообществах динамика относительной численности узкочерепной полевки совпадала с таковой для группы видов луговых и лесных местообитаний, тогда как на более северных территориях при переходе от гиперборейных сообществ к современным лесным численность этого вида сокращалась параллельно с группой степных видов. На территориях современной Субарктики узкочерепная полевка прошла через два "бутылочных горлышка": первое связано с максимальной фазой холода позднего валдая, а второе – с распространением лесной растительности в голоценовом оптимуме. Размерные и морфотипические особенности двух современных подвидов (*M. g. major* и *M. g. gregalis*) – продукт развития вида и среды в недавнем прошлом, в последние 3–4 тыс. лет (переход от условий голоценового оптимума к современной природно-климатической обстановке).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 05-04-48675), а также Программы развития ведущих научных школ РФ (проект № 2006-РИ-112.0/001/337) и NWO (проект № 047.019.007.)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамсон Н.И. Использование цитохрома Б в исследовании истории видов и внутривидовых форм: возможности и границы применения на примере подсемейства полевочьих // Динамика современных экосистем в голоцене: Мат-лы Российской науч. конф. М., 2006. С. 2–9.

Головачев И.Б. История фауны грызунов Приуральской Субарктики в голоцене // Биосфера и человечество: Мат-лы конф. молодых ученых, посвящ. памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского. Екатеринбург, 2000. С. 52–60.

Головачев И.Б., Смирнов Н.Г., Добышева Э.В., Пономарев Д.В. К истории современных подвидов узкочерепной полевки // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Мат-лы конф. молодых ученых. Вып. 2. Екатеринбург, 2001. С. 49–57.

Дупал Т.А. Географическая изменчивость и подвидовая систематика узкочерепной полевки *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 2000. Т. 79. Вып. 7. С. 851–858.

Ербаева М.А. История антропогеновой фауны зайцеобразных и грызунов Селенгинского Среднегорья. М.: Наука, 1970. 132 с.

Историческая экология животных гор Южного Урала / Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А. и др. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 244 с.

Кузьмина Е.А. Динамика сообществ мелких млекопитающих Южного Зауралья в позднем плейстоцене и голоцене: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2006. 22 с.

Рековец Л.И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. Киев: Наукова думка, 1985. 168 с.

Смирнов Н.Г. Проблемы исторической экологии млекопитающих Северной Евразии // Вековая динамика биогеоценозов: Чтения памяти акад. В.Н. Сукачева. М.: Наука, 1992. С. 17–35.

Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: УрО РАН, 1993. 62 с.

Смирнов Н.Г. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала: Сб. науч. тр. Екатеринбург, 1996. С. 39–83.

Смирнов Н.Г. Зональное распределение млекопитающих в позднем валдае на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС, 2001. С. 209–219.

Смирнов Н.Г. О подходах к исследованию исторической динамики животного населения мелких млекопитающих // Новейшие археозоологические исследования в России: К столетию со дня рождения В.И. Цалкина. М.: Языки славянской культуры, 2004. С. 57–80.

Смирнов Н.Г., Андреичева Л.Н., Корона О.М. и др. Материалы к характеристике биоты Приуральской Субарктики в голоценовом оптимуме // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене: Сб. науч. тр. Екатеринбург, 1999. С. 23–60.

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 144 с.

Смирнов Н.Г., Кузьмина Е.А. Динамика экосистем Южного Зауралья в голоцене // Археология Урала и Западной Сибири: К 80-летию со дня рождения Владимира Федоровича Генинга. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. С. 23–33.

Тетерина А.А. История населения мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене – голоцене // Четвертичная палеозоология на Урале: К 90-

летию со дня рождения И.М. Громова. Изд-во Урал. ун-та, 2003. С. 147–157.

Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.

Шварц С.С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в субарктике. Т. 1. Млекопитающие // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1963. Вып. 33. 132 с.

Шварц С.С., Копеин К.И., Покровский А.В. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей полевок и их помесей // Зоол. журн. 1960. Т. 39. Вып. 6. С. 912–926.

Khenzykhenova F.I., Alexeeva N.V. Late Pleistocene and early Holocene faunas in the Baikal area // Zooarchaeology of the Pleistocene / Holocene boundary. Proceedings. British Archaeological Reports International Series 800, 1999. P. 1–7.

Smirnov N.G., Kuzmina E.A., Golovachov I.B, Fadeeva T.V., 2007: The narrow-skulled vole (Microtus gregalis Pall.) in dynamics of rodent zonal communities in the Northern Eurasia // Russian Journal of Ecology, vol. 38, №2, pp. 106-111.