

Распределение и внутривидовое разнообразие двух близких видов северных полевок

А. А. ПОЗДНЯКОВ, Н. Н. ЛИТВИНОВ, Я. Л. ВОЛЬПЕРТ

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

АННОТАЦИЯ

Цель исследования – анализ распределения внутри ареала и изучение видового и внутривидового разнообразия двух близких видов полевок – *Microtus middendorfi* (полевка Миддендорфа) и *Microtus hyperboreus* (северосибирская полевка), а также установление морфологических и морфотипических различий между видами. В задачу исследования входило определение влияния некоторых экогеографических факторов на внутривидовую изменчивость полевок.

Несмотря на то что эти два вида, обитающие на севере Сибири, давно описаны и выделены как самостоятельные [1, 2], их видовой статус не раз подвергался сомнению [3–5]. Приведенные материалы, на наш взгляд, свидетельствуют о видовой самостоятельности северосибирской полевки и позволяют уточнить характер распределения каждого вида в пределах ареала. Авторы не претендуют на окончательное решение вопроса и надеются, что эта статья послужит стимулом для дальнейших исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы по экологии полевок Миддендорфа и северосибирской с севера Средней и Восточной Сибири. Для морфологического анализа использованы коллекционные материалы зоомузеев ИСиЭЖ СО РАН, МГУ, ЗИН РАН. Изучены также сборы И. М. Охлопкова и Е. Г. Шадриной, которым авторы выражают благодарность.

Всего просмотрено 474 экз. из 27 мест сбора. Для морфометрического анализа использовались неповрежденные черепа взрослых зверьков. Изу-

чено 79 экз. из 6 мест сбора (Таймыр, бассейн р. Пясины; Таймыр, оз. Хантайское; Верхоянский хребет в его средней части; долина нижнего течения Индигирки (Шаманово) – выборки как полевки Миддендорфа, так и северосибирской за 2 года отлова; долина нижнего течения р. Колыма (Жирково); долина р. Омолон (приток р. Колыма). С помощью метода главных компонент изучено положение выборок на фоне общей изменчивости; с помощью дискриминантного анализа (стандартный пакет SPSS) оценена величина трансгрессии между выборками.

В качестве диагностических краниальных признаков, отличавших особей северосибирской полевки от особей полевки Миддендорфа, указывались следующие: форма переднего края межкрыловидного пространства [1, 6]; величина барабанных камер [1, 2, 6]; степень разведенности скуловых дуг [1, 6, 7]; соотносительные размеры слухового барабана и длины верхнего зубного ряда [8]. Просмотренный материал показал, что форма переднего края межкрыловидного пространства очень вариабельна и в качестве диагностического признака служить не может. Такие признаки, как цвет шкур-

ки, длина хвоста и прочие, относящиеся к экзосоматическим, подвержены значительному влиянию модифицирующих условий среды [2, 7–9], вследствие этого они имеют низкий таксономический вес и поэтому не анализировались.

Краниальные признаки для морфометрического исследования определялись их использованием в качестве диагностических в вышеприведенной литературе: ДМ – наибольшая длина черепа – как наиболее точный признак [10]; ДМЧ – длина мозговой части черепа; ДСБ – длина слухового барабана; ШСБ – ширина слухового барабана; ДВЗ – длина верхнего зубного ряда; ДНЗ – длина нижнего зубного ряда; ШС – скуловая ширина; МГШ – межглазничная ширина; ВМ2 – высота черепа, измеренная от жевательной поверхности второго верхнего коренного зуба (m2); ВСБ – высота черепа, измеренная от основания слуховых барабанов. Указанные признаки отражают основные габитуальные характеристики черепа.

Для диагностических целей более пригодны не абсолютные значения признаков, а индексы. Вычислены и проанализированы следующие индексы: ДМЧ/ДМ, ДЗВ/ДМ, ШС/ДМ, ДСБ/ДМ, ВМ2/ДМ, ВСБ/ДМ, ШСБ/ДСБ, ШСБ/ДЗВ.

При диагностике серых полевок большое значение придается рисунку жевательной поверхности первого нижнего (M1) и третьего верхнего (m3) коренных зубов. В связи с этим изучена морфотипическая изменчивость природных выборок. Методика классификации морфотипов подробно описана в отдельной работе [11], в данном случае мы ог-

раничиваемся следующими замечаниями. При выделении морфотипов (классы морфотипов имеют буквенно-цифровое обозначение) сначала подсчитывалось число замкнутых треугольников на жевательной поверхности, которое обозначалось буквой – для M1: четыре замкнутых треугольника – К, пять – М, вариант со слившимися четвертым и пятым треугольниками – Р; для m3: один замкнутый треугольник – У, два – А, три – В, четыре – С, пять – D, вариант со слившимися четвертым и пятым треугольниками – Е. Затем определялась сложность строения лабиальной и лингвальной сторон передней непарной петли M1 и талонидного отдела m3, которая обозначалась цифрами – слева от буквы степень сложности лабиальной стороны зуба, справа – лингвальной стороны [11].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Морфометрическая характеристика

Данные по абсолютным значениям краниальных признаков, приведенные в табл. 1 и 2, показывают, что северосибирская полевка отличается от полевки Миддендорфа меньшими средними величинами таких признаков, как наибольшая длина черепа, длина мозговой части черепа, скуловая ширина, высота черепа, измеренная от жевательной поверхности m2. Остальные признаки обнаруживают значительную трансгрессию. Сравнительно меньшие размеры северосибирской полевки отмечает и

Таблица 1
Краниологические параметры полевки Миддендорфа

Промер	Верхоанский хр.			Шаманово-87			Пясина			Хантайское		
	n	M	m	n	M	m	n	M	m	n	M	m
ДМ	11	27,24	0,80	10	29,54	0,82	17	28,64	1,03	9	28,43	1,08
ДМЧ	11	16,07	0,78	10	17,30	0,50	17	16,40	0,50	9	16,31	0,60
ДСБ	11	8,43	0,24	10	9,46	0,21	17	8,49	0,41	9	8,40	0,32
ШСБ	11	5,98	0,25	10	6,40	0,16	17	5,87	0,30	9	6,01	0,30
ДВЗ	11	6,13	0,24	10	6,50	0,25	17	6,48	0,42	9	6,27	0,18
ДНЗ	11	6,06	0,22	10	6,35	0,27	17	6,54	0,89	9	6,32	0,14
ШС	11	15,13	0,59	10	16,90	0,54	17	16,60	0,69	9	16,32	0,44
МГШ	11	3,70	0,16	10	3,80	0,15	17	3,64	0,16	9	3,87	0,12
ВМ2	11	9,69	0,35	10	10,76	0,48	17	9,97	0,20	9	10,01	0,23
ВСБ	11	9,84	0,25	10	10,62	0,40	17	9,58	0,30	9	9,84	0,15

Краниологические параметры северосибирской полевки

Промер	Шаманово-97			Жирково			Омолон		
	n	M	m	n	M	m	n	M	m
ДМ	22	26,03	0,56	5	26,3	0,79	5	26,38	0,82
ДМЧ	22	15,83	0,31	5	15,65	0,50	5	15,60	0,20
ДСБ	22	8,82	0,21	5	8,82	0,31	5	8,49	0,47
ШСБ	22	6,08	0,26	5	6,20	0,12	5	6,20	0,20
ДВЗ	22	5,92	0,21	5	6,01	0,27	5	6,13	0,29
ДНЗ	22	5,86	0,18	5	5,88	0,25	5	6,13	0,34
ШС	22	14,46	0,38	5	14,64	0,46	5	14,87	0,73
МГШ	22	3,94	0,10	5	3,85	0,08	5	3,80	0,34
ВМ2	22	9,53	0,28	5	9,56	0,39	5	9,46	0,38
ВСБ	22	10,16	0,36	5	10,00	0,15	5	9,64	0,18

В. Г. Кривошеев [7]; у лектотипа длина черепа равна 26, 35 мм. Однако в работе А. В. Покровского с соавторами [5] указывается, что северосибирская полевка обладает большими размерами по сравнению с полевкой Миддендорфа. Учитывая, что размеры полевки Миддендорфа увеличиваются географически по направлению с запада на восток [8], а в качестве основателей виварных колоний послужили особи с Ямала и из бассейна р. Адыча [5], нельзя исключить, что в последнем месте отловлены также особи полевки Миддендорфа, так как, по нашим данным, в этом районе обитают оба вида.

Вычисленные индексы, кроме ШСБ/ДЗВ и ВСБ/ДМ, не показывают каких-либо различий между выборками. По значению индекса ШСБ/ДЗВ эти формы легко разделяются: для полевки Мид-

дендорфа этот индекс меньше единицы, для северосибирской – больше (табл. 3, 4), что согласуется с представлениями других авторов [8].

С помощью метода главных компонент сделана попытка выявить различия между выборками на фоне общей изменчивости. Вклады признаков в компоненты приведены в табл. 5. Основная часть изменчивости вошла в первую компоненту – 75,3 %; в эту компоненту все признаки, за исключением межглазничной ширины, дали положительные вклады, и ее можно интерпретировать как отражающую размерный аспект изменчивости. Во вторую компоненту (20,2 % общей изменчивости) значительный положительный вклад дали такие признаки, как ДСБ, ШСБ, МГШ, ВСБ, отрицательный – ДЗВ, ДНЗ, ШС. Ее можно интерпретировать как отражающую изменчивость пропорций

Таблица 3

Краниальные индексы полевки Миддендорфа

Индекс	Верхоянский хр.			Шаманово-87			Пясины			Хантайское		
	n	M	m	n	M	m	n	M	m	n	M	m
ДМЧ/ДМ	11	0,590	0,016	10	0,586	0,012	17	0,572	0,013	9	0,572	0,008
ДЗВ/ДМ	11	0,226	0,007	10	0,221	0,007	17	0,226	0,011	9	0,220	0,009
ДСБ/ДМ	11	0,310	0,011	10	0,321	0,012	17	0,297	0,010	9	0,296	0,009
ШС/ДМ	11	0,555	0,014	10	0,571	0,014	17	0,579	0,014	9	0,573	0,010
ВМ2/ДМ	11	0,356	0,013	10	0,364	0,013	17	0,349	0,010	9	0,352	0,010
ВСБ/ДМ	11	0,362	0,011	10	0,360	0,014	17	0,335	0,013	9	0,346	0,016
ШСБ/ДСБ	11	0,710	0,037	10	0,676	0,018	17	0,692	0,034	9	0,714	0,040
ШСБ/ДЗВ	11	0,975	0,050	10	0,986	0,045	17	0,908	0,064	9	0,959	0,066

Краниальные индексы северосибирской полевки

Индекс	Шаманово-87			Жирково			Омолон		
	n	M	m	n	M	m	n	M	m
ДМЧ/ДМ	22	0,609	0,010	5	0,602	0,004	5	0,592	0,013
ДЗВ/ДМ	22	0,227	0,009	5	0,234	0,005	5	0,232	0,008
ДСБ/ДМ	22	0,339	0,009	5	0,338	0,004	5	0,322	0,022
ШС/ДМ	22	0,556	0,010	5	0,562	0,004	5	0,564	0,015
ВМ2/ДМ	22	0,366	0,008	5	0,366	0,009	5	0,358	0,004
ВСБ/ДМ	22	0,390	0,011	5	0,384	0,011	5	0,368	0,008
ШСБ/ДСБ	22	0,690	0,026	5	0,704	0,033	5	0,732	0,026
ШСБ/ДЗВ	22	1,028	0,047	5	1,034	0,055	5	1,012	0,054

череп. На остальные восемь компонент приходится менее 4,5 % общей изменчивости, и их можно не учитывать. Положение выборок в пространстве I и II компонент показано на рис. 1. Можно отметить, что выборки полевки Миддендорфа и северосибирской почти полностью разобщены: выборки второго вида занимают левый верхний сектор графика, т. е. различия между этими двумя видами обусловлены не только общими размерами, но и пропорциями черепа. Анализ этого рисунка позволяет остановиться на нескольких моментах.

На фоне общей изменчивости значительно различаются выборки полевки Миддендорфа и северосибирской из Шаманово. Возможно, это различие обусловлено дивергенцией признаков на стыке ареалов [12], хотя более крупные размеры полевки Миддендорфа из Шаманово по сравнению с выборками этого вида из других мест могут быть объяснены и общей тенденцией к увеличению размеров с запада на восток, подмеченной ранее [8].

Выборки полевки Миддендорфа из среднего пояса гор (Верхоянский хребет и окрестности оз. Хантайское на плато Путорана) имеют меньшие размеры по сравнению с выборками этого вида с равнинных участков (Пясины и Шаманово), что можно объяснить влиянием особенностей горных участков обитания [13].

На основании положения центров выборок по оси второй компоненты можно считать, что она отражает различия полевки в пропорциях черепа, обусловленные особенностями горных и равнинных местообитаний. Так, положение выборки северосибирской полевки с участка у р. Омолон, рас-

положенного в среднем поясе гор [14], по оси второй компоненты ближе к центрам выборок полевки Миддендорфа с участков Верхоянского хр. и оз. Хантайское, что обусловлено сходством ландшафтов этих трех участков. Также рядом расположены центры выборок северосибирской полевки из Шаманово и Жирково. Эти участки приурочены к долинам рек Индигирка и Колыма, сходных по ландшафтному облику.

Результаты, полученные с помощью дискриминантного анализа, следующие. Расстояние Махаланабиса между объединенными выборками полевки Миддендорфа (47 экз.) и объединенными выборками северосибирской полевки (32 экз.) равно 3,54. Оценка значимости этой величины (вычислена по алгоритму [15]) дает численное значение, равное 5,95.

Таблица 5

Собственные векторы признаков для четырех компонент, характеризующие череп полевки Миддендорфа и северосибирской в объединенной выборке

Признак	Собственные векторы			
	1	2	3	4
ДМ	0,428	-0,118	-0,186	-0,086
ДМЧ	0,397	0,077	-0,241	-0,188
ДСБ	0,224	0,420	0,177	-0,338
ШСБ	0,174	0,411	0,565	0,053
ДЗВ	0,370	-0,230	0,143	0,191
ДНЗ	0,272	-0,284	0,436	0,590
ШС	0,405	-0,175	-0,253	-0,017
МГШ	-0,129	0,412	-0,465	0,666
ВМ2	0,400	0,134	-0,250	0,061
ВСБ	0,164	0,533	0,051	0,094

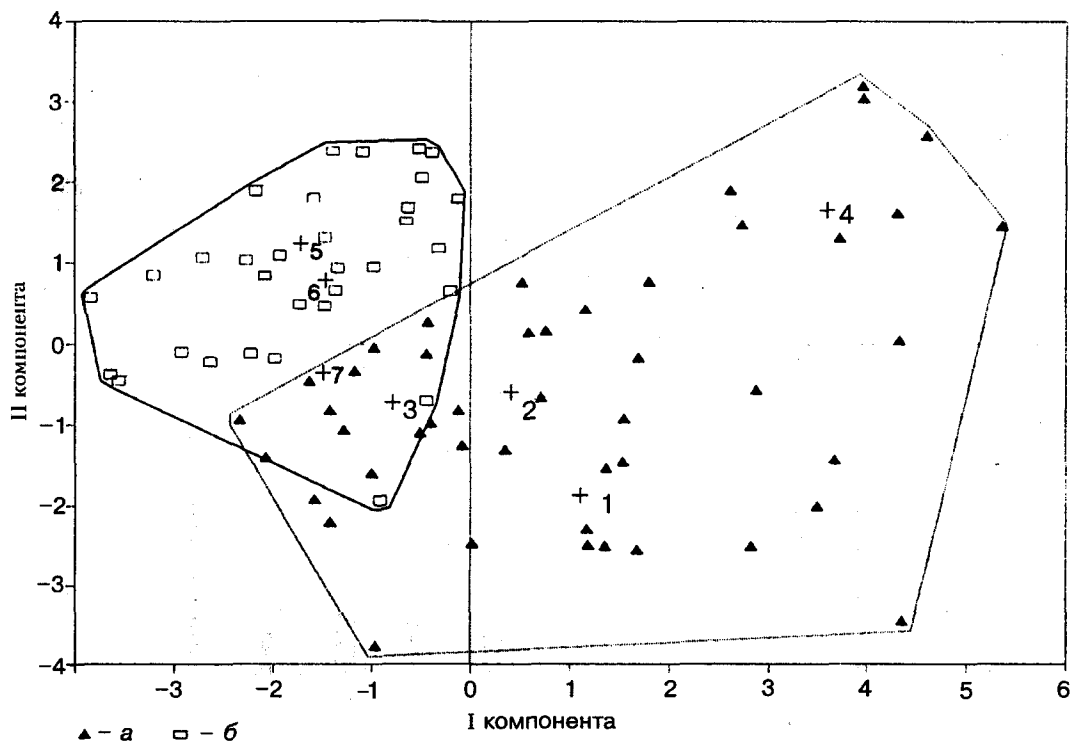


Рис. 1. Диаграмма рассеяния данных в осях I и II главных компонент:

a – полевка Миддендорфа; *b* – северосибирская полевка; + – центры выборок: 1 – Пясины, 2 – Хантайское, 3 – Верхоянский хр., 4 – Шаманово-87 (полевка Миддендорфа), 5 – Шаманово-87 (северосибирская полевка), 6 – Жирково, 7 – Омолон.

Табличное (критическое) значение F-распределения Фишера при степенях свободы 10 и 75 и уровне значимости в 0,1 % равно 3,4. Оно меньше расчетного, поэтому различия между выборками можно рассматривать как статистически достоверные при указанном уровне значимости. При этом величина трансгрессии между объединенными выборками не превышает 3,8 %.

Анализ морфометрических данных, а также других особенностей черепа северосибирской полевки – меньшие абсолютные размеры, сходство по большей части индексов с полевкой Миддендорфа (различия по индексу ШСБ/ДЗВ в данном случае можно рассматривать как аллометрические, так как с увеличением общих размеров черепа слуховые барабаны растут медленнее, чем, например, верхние кости черепа [16]), выпуклая крыша черепа (у полевки Миддендорфа более плоская), отсутствие гребней (лишь у перезимовавших отмечаются боковые валики на межглазничном промежутке) – в целом черепа взрослых особей северосибирской полевки сходны с черепами молодых полевок Миддендорфа – позволяет констатировать ювенильный

облик северосибирской полевки по сравнению с полевкой Миддендорфа.

2. Морфотипическая характеристика

Частоты морфотипов (приведены только такие морфотипы, доля которых в выборке превышает 5 % хотя бы в одном случае) показаны на рис. 2 и 3.

Анализ частот морфотипов М1 не показывает каких-либо четких различий между этими двумя видами (см. рис. 2). Доли отдельных морфотипов варьируют в некоторых пределах, но их соотношение достаточно стабильно выдерживается. Так, например, доля морфотипа ЗМ4 преобладает во всех случаях, за исключением выборки с участка Бетенкес (Батагайский район Якутии).

Анализ частот морфотипов m3 показывает аналогичные результаты (см. рис. 3). В данном случае интерес представляет соотношение частот морфотипов класса В (0В2, 0В3, 1В2, 1В3, 2В3) и класса Е (0Е1, 0Е2, 0Е3, 1Е2). Доля морфотипов последнего класса у полевки Миддендорфа (за исключе-

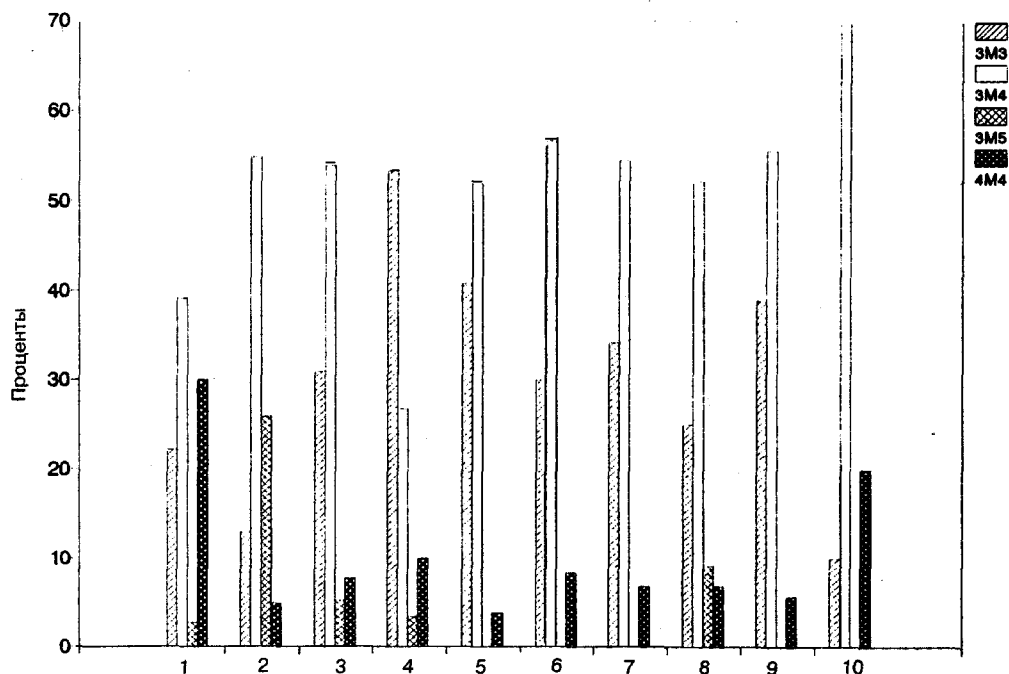


Рис. 2. Гистограмма, показывающая частоты морфотипов M1 в выборках.

Полевка Миддендорфа: 1 - Пясина (n = 307), 2 - Хантайское (n = 62), 3 - Верхоянский хр. (n = 39), 4 - Бетенкес (n = 30), 5 - Шаманово-87 (n = 27), 6 - Омолон (n = 60); северосибирская полевка: 7 - Шаманово-87 (n = 137), 8 - Шаманово-88 (n = 44), 9 - Жирково (n = 18), 10 - Омолон (n = 10).

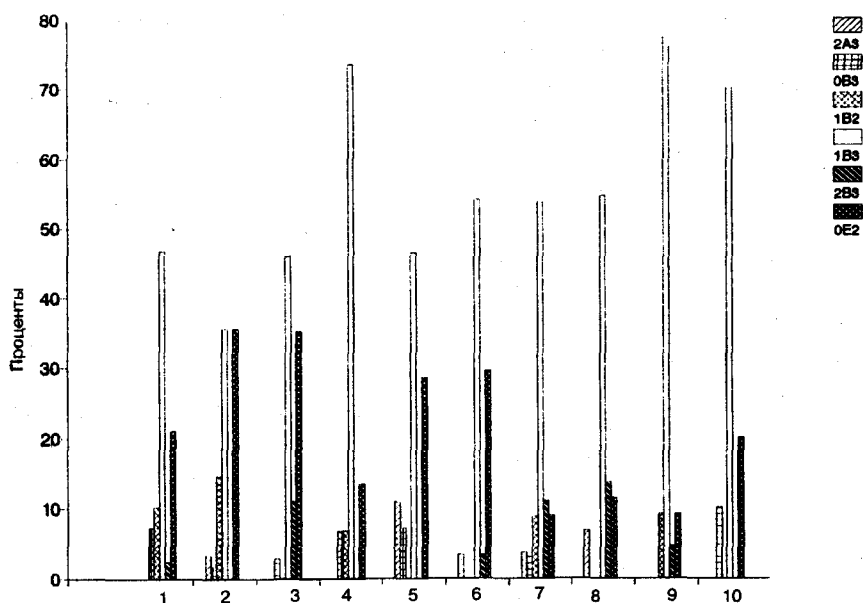


Рис. 3. Гистограмма, показывающая частоты морфотипов в выборках.

Полевка Миддендорфа: 1 - Пясина (n = 303), 2 - Хантайское (n = 60), 3 - Верхоянский хр. (n = 37), 4 - Бетенкес (n = 30), 5 - Шаманово-87 (n = 28), 6 - Омолон (n = 60); северосибирская полевка: 7 - Шаманово-87 (n = 136), 8 - Шаманово-88 (n = 44), 9 - Жирково (n = 18), 10 - Омолон (n = 10).

нием выборки с участка Бетенкес) колеблется в пределах от 24,6 до 41,9 %, причем у выборок этого вида из горных районов частота выше – 40,5 (для выборки с Верхоянского хребта) и 41,9 (для выборки с участка у оз. Хантайское); у выборок с равнин – 24,6–32,8 %. У выборок северосибирской полевки с равнинных участков (Шаманово и Жирково) частота морфотипов класса Е в пределах от 9,1 до 13,7 %; у выборки с участка у р. Омолон (среднегорный пояс) – 20,0 %, т. е. проявляется тенденция, аналогичная таковой у полевки Миддендорфа.

3. Распределение по территории и уточнение границ ареалов

Анализ литературных сведений и данных этикеток коллекционных материалов о местах сбора позволяет уточнить границы ареалов этих видов в Восточной Сибири. Полевка Миддендорфа распространена по всему северу Красноярского края и Якутии. Северная граница ареала вида на Таймыре находится в зоне тундр [17]. На южном Таймыре

полевка Миддендорфа – обычный вид в сообществах мелких млекопитающих плато Путорана [18]. На восток этот вид проникает до низовьев р. Колыма [9]. Есть сведения о том, что полевка Миддендорфа обитает в горных массивах Центральной Якутии (сборы И. М. Охлопкова с Верхоянского хребта). Анализ коллекционных материалов показал, что северосибирская полевка заселяет долины рек Адыча, Индигирка, Колыма, т. е. западная граница ареала вида лежит к востоку от бассейна р. Яна. Сведения о находках этого вида на Таймыре [19] (сборы В. Н. Скалона) и в низовьях р. Оленек (сборы А. А. Романова) основываются на неверной идентификации материала. В. Н. Скалоном собраны молодые зверьки с длиной черепа от 23,85 до 26,35 мм, индекс ШСБ/ДЗВ равен 0,957 (4 экз. в коллекции ЗМ МГУ), что характерно для полевки Миддендорфа. Существование северосибирской полевки на Таймыре не подтверждается последующими многолетними сборами [20, 21]. Материал из низовьев р. Оленек представлен в коллекции ЗИН РАН 6 экз. из двух точек отлова, частью поврежденными, и поэтому его идентификация затрудни-

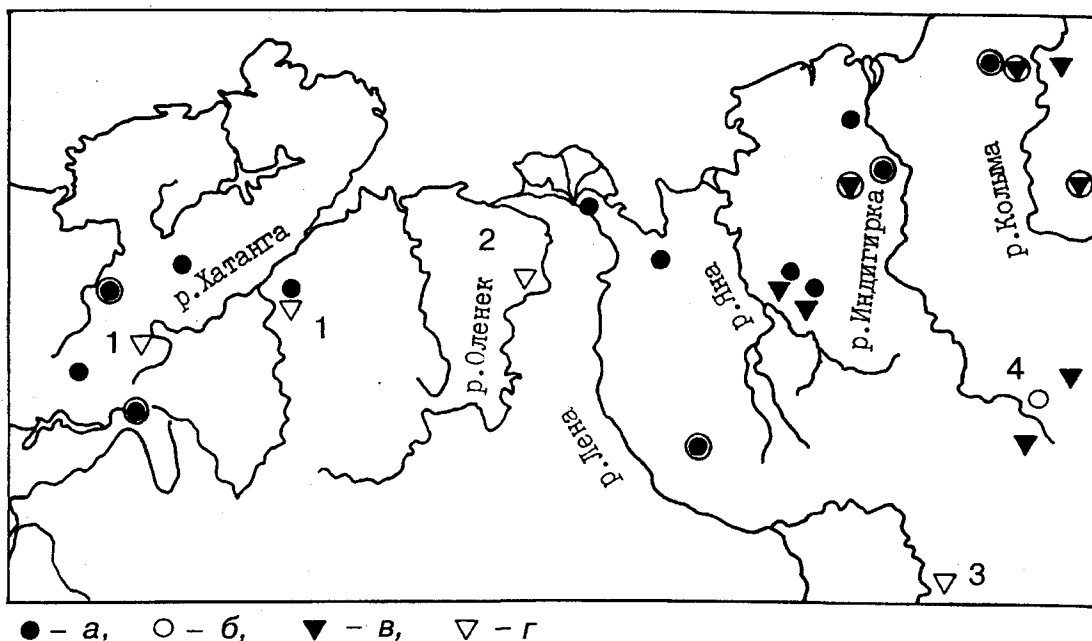


Рис. 4. Места находок полевки Миддендорфа и северосибирской в Восточной Сибири (по данным коллекций зоомузеев МГУ, ЗИН, БИ СО РАН, сборам И. М. Охлопкова, Е. Г. Шадринной и Я. Л. Вольперта). Условные обозначения: полевка Миддендорфа: а – достоверные находки, б – сомнительные; северосибирская полевка: в – достоверные находки, г – сомнительные. 1 – сборы В. Н. Скалона (ЗМГУ), 2 – сборы А. А. Романова (ЗИН), 3 – по данным Боескорова и др., 1993, 4 – сборы Р. Л. Беме (ЗМГУ). Местонахождения, из которых материал обработан морфометрически, обведены кругом. Остальные пояснения в тексте.

тельна. Последние многолетние экспедиции в низовья Лены, в район Тикси, в бассейн нижнего течения р. Омолой [22] не обнаружили северосибирской полевки в северо-западной части Якутии.

Сведения о местах обнаружения этих двух видов показаны на рис. 4. Исходя из анализа имеющихся данных, можно заключить, что западная граница ареала северосибирской полевки проходит по реке Яна, восточная граница ареала полевки Миддендорфа проходит в тундре Колымо-Индигирского междуречья и южная граница — в средней части Верхоянского хребта. Ареалы этих видов перекрываются в средней части бассейна р. Яна и нижнем течении р. Индигирка.

В зоне перекрытия ареалов станции обитания этих видов разобщены [9, 23, 24]. Полевка Миддендорфа заселяет влажные тундровые и лесотундровые биотопы и открытые гряды склонов гор [25]. Для северосибирской полевки характерны долинно-луговостепные ассоциации [7, 23]

Существует точка зрения, что полевка Миддендорфа характеризуется как специализированный тундровый вид, а северосибирская — как обитатель лугово-долинных участков предгорных и горных районов, т. е. ареал северосибирской полевки занимает южное положение по отношению к ареалу полевки Миддендорфа [7, 8, 26]. Приведенный материал показывает, что эти представления не совсем точные, так как полевка Миддендорфа проникает довольно далеко в горы, а северосибирская — в низовья рек.

Можно сказать, что полевка Миддендорфа — это лесотундровый вид как равнин, так и гор Урала и Сибири, а северосибирская полевка — северо-таежный и лесотундровый вид северо-востока Сибири.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время в зоологии доминирует биологическая концепция, трактующая вид как репродуктивно изолированную совокупность популяций [27]. С точки зрения этой концепции, репродуктивная изоляция между близкими видами может и не сопровождаться хиатусом по каким-то морфологическим признакам. В качестве примера можно привести виды группы "arvalis" [28]. Приведенные нами мате-

риалы подтверждают сложившиеся взгляды на характер морфологической изменчивости полевки Миддендорфа и северосибирской, в частности, размеры полевки Миддендорфа увеличиваются по направлению с запада на восток, и они больше по сравнению с размерами северосибирской полевки [7, 8]. Эти материалы говорят о том, что мнение об отсутствии репродуктивной изоляции между полевкой Миддендорфа и северосибирской [5] может быть основано на неверной идентификации данных. Поэтому дальнейшие исследования изменчивости природных популяций, границ ареалов, механизмов репродуктивной изоляции могут представить чрезвычайный интерес как в плане систематического статуса северосибирской полевки, так и в плане происхождения и эволюции этих видов полевок.

Авторы благодарят В. М. Малыгина за ценные замечания, сделанные при обсуждении рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Б. С. Виноградов, Грызуны, Л., Изд-во АН СССР, 1933.
2. С. И. Огнев, Звери СССР и прилегающих стран, т. 7. Грызуны, М.-Л., Изд-во АН СССР, 1950.
3. А. В. Покровский, В. Г. Кривошеев, З. А. Гилева, *Экология*, 1970, 1, 103-105.
4. Э. Л. Гилева, *Докл. АН СССР*, 1972, 203: 3, 689-692.
5. А. В. Покровский, И. А. Васильева, Н. А. Лобанова, Популяционная изменчивость животных, Свердловск, 1975, 39-62.
6. Б. С. Виноградов, И. М. Громов, Грызуны фауны СССР, М.-Л., Изд-во АН СССР, 1952.
7. В. Г. Кривошеев, *Зоол. журн.*, 1963, 42: 5, 752-762.
8. И. М. Громов, И. Я. Поляков, Млекопитающие, т. 3, вып. 8, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1977.
9. В. Г. Кривошеев, Млекопитающие Якутии, М., Наука, 1971, 332-341.
10. Н. А. Бобринский, Б. А. Кузнецов, А. П. Кузякин, Определитель млекопитающих СССР, М., Просвещение, 1965.
11. А. А. Поздняков, *Зоол. журн.*, 1993, 72: 11, 114-125.
12. Н. Н. Воронцов, Проблемы эволюции, Т. 1. Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1968, 202-207.
13. В. Н. Большаков, Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям, М., Наука, 1972.
14. Б. С. Юдин, В. Г. Кривошеев, В. Г. Беляев, Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1976.
15. В. Л. Андреев, Классификационные построения в экологии и систематике, М., Наука, 1980.
16. M. A. C. Hinton, Monograph of the Voles and Lemmings (Microtinae) Living and Extinct, London British Mus. (Nat. Hist.), 1926.
17. Ю. Н. Литвинов, Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1987, 11-16.

18. Ю. Н. Литвинов, Экология горных млекопитающих, Свердловск, 1982, 63–64.
19. В. Н. Скалон, Изв. Гос. противочумного института Сибири и Дальнего Востока, т. 2, Москва–Иркутск, 1935, 42–64.
20. Б. С. Юдин, Фауна и экология позвоночных Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1980, 5–31.
21. Ю. Н. Литвинов, Мелкие млекопитающие Таймыра (зонально-ландшафтная характеристика, структура населения), Автореф. дис. ...канд. биол. наук, Новосибирск, 1990.
22. А. А. Меженный. Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1975, 53–118.
23. Ю. В. Ревин, Я. Л. Вольперт, Фауна и экология млекопитающих Якутии, Якутск, 1985, 55–72.
24. Е. Г. Шадрина, Мелкие млекопитающие северной тайги низовьев реки Индигирки, Автореф. дис. ...канд. биол. наук, Новосибирск, 1994.
25. Ю. Н. Литвинов, А. А. Поздняков, *Зоол. журн*, 1993, 72: 2, 84–92.
26. В. Г. Кривошеев, Общая и региональная териогеография, М., Наука, 1988, 30–74.
27. З. Майр, Принципы зоологической систематики, М., Мир, 1971.
28. В. М. Малыгин, Систематика обыкновенных полевок, М., Наука, 1983.