

В. П. Стариков
О. Ю. Володина

Материалы по экологии темной полевки *Agricola agrestis* L., 1761 лесостепного Зауралья

Продолжительное время считалось, что темная полевка является редким видом в лесостепном Зауралье, сведения об ее экологии практически отсутствовали. В результате исследований, проведенных в 2020 г., и частично данных, полученных в 1990-е гг., установлено, что в учетах с помощью ловчих канавок эта полевка наряду с обыкновенной бурозубкой *Sorex araneus* L., 1758 входила в число доминирующих видов мелких млекопитающих лесостепного Зауралья. Здесь она тяготеет к облесенным и полуоткрытым местообитаниям, меньше ее в околородных биотопах, и совершенно избегает этот зверек большие по площади открытые пространства. Начало размножения темной полевки в 2020 г. пришлось на конец марта — начало апреля. За период наблюдений (май — август 2020 г.) перезимовавшие самки темной полевки принесли три помета, четвертая часть из них — четыре; самки-сеголетки за этот же период размножились дважды, незначительная часть из них в августе приносила третий помет. Средняя плодовитость перезимовавших самок падала от весны (6,3 эмбриона на самку) к концу лета (4,0). В мае большая часть популяции представлена взрослыми перезимовавшими животными. В летние месяцы их доля в структуре популяции неуклонно снижалась и к концу лета составляла чуть более 10%. На протяжении мая — августа среди взрослых животных преобладали самцы. Особенно это доминирование выражено в период активного размножения (май, июнь). Во второй половине лета (июль — август) в учетах незначительно преобладали самки. Среди сеголеток соотношение полов примерно 1 : 1.

Ключевые слова: темная полевка, лесостепное Зауралье, пространственное распределение, обилие, размножение, структура популяции.

Введение

Установление закономерностей размещения вида внутри ареала имеет большое значение для решения целого ряда вопросов, связанных с организацией промысла, охраной отдельных популяций, установлением роли вида в тех или иных местообитаниях и т.д. В 1936 г. В. Г. Гептнер [11] изложил основные положения теории ареала, согласно которым вид многочислен и эвритопен в центре своего распространения. К границам ареала численность вида снижается и он не образует популяций высокой плотности. Около границ вид характеризуется стенотопностью и спорадичностью размещения. Эту же мысль поддерживали и развивали А. Н. Формозов [47], Н. П. Наумов [29], А. А. Лавровский [23], Э. В. Ивантер [19] и другие зоологи.

Анализ литературы второй половины XX века позволяет заключить, что темная полевка лесостепного Зауралья в прошлом не была предметом специального изучения. Все зоологи, проводившие исследования на этой территории, указывали на ее редкость [7; 26; 30—32; 41; 51]. Как правило, краткие сведения по этому виду приводились в обзорных работах по териофауне Урала или Южного Зауралья. Наши исследования в 2020 г. проведены вблизи южной периферии ареала темной полевки в лесостепи Южного Зауралья. Нами была поставлена цель — изучить некоторые стороны экологии этого грызуна в условиях лесостепного Зауралья, а именно выявить особенности биотопического распределения, обилия темной полевки, размножения и демографической структуры популяции.

Материалы и методы

В основу работы положены материалы и наблюдения, накопленные в мае — августе 2020 г. на территории Курганской области, а также наши данные за 1990-е годы (учтено

© Стариков В. П., Володина О. Ю., 2021

48 особей темной полевки в местах исследования 2020 г., окр. с. Нагорское Притобольного района). В 2020 г. сбор биоматериала проводился на границе двух административных районов — Кетовского и Притобольного в окрестностях населенных пунктов Темляково, Заборское, Нагорское, Утятское, Камышное, а также на территории и вблизи базы центрального универмага (ЦУМа) и бывшей спортивной базы «Елочка» Курганского государственного университета (35—45 км южнее г. Кургана).

В работе мы придерживаемся ботанико-географического районирования территории Южного Зауралья (Курганская область), которая включает бореальную зону с подтаежной подзоной и степную зону с подзоной разнотравно-дерновиннозлаковой степи и лесостепной подзоной [20]. Наши исследования в 2020 г. проведены в подзоне лесостепи, которая занимает большую часть территории Курганской области [27].

В ряде случаев для сравнения мы приводим материал по темной полевке, добытой нами на Приполярном Урале в июле — сентябре 2020 г.

В 2020 г. учет мелких млекопитающих осуществляли методами ловчих канавок [28] (использовались 50-метровые канавки с пятью конусами) и ловушко-линий [21] (выставлялось 25 давилок на 4—5 дней). Всего отработано 18 590 конусо-суток (в ряде биотопов закладывались 2—3 канавки) и 5750 давилко-суток. Учтено 2034 зверька 18 видов, из них 167 составляли темные полевки. Латинское видовое название темной полевки приведено по А. А. Лисовскому с соавторами [25]. Обилие ее и других мелких млекопитающих оценивали в пересчете на 100 конусо-суток и на 100 давилко-суток, при этом использовали балльную шкалу А. П. Кузякина [22] с добавлением верхних и нижних градаций [37].

Возраст темной полевки устанавливали, опираясь на особенности скульптурированности черепа [24]. В качестве дополнительных критериев определения возраста использовали весовые и линейные показатели размеров тела, состояние репродуктивной системы самцов и самок. На основе этих признаков выделяли взрослых (перезимовавших) и прибылых животных. Участие в размножении самок устанавливали по наличию эмбрионов и плацентарных пятен; участие самцов — по размерам семенников и наличию сперматозоидов в придатке семенника [33; 45]. Учеты мелких млекопитающих, в том числе темной полевки, проведены в 27 биотопах.

Для оценки показателей плодовитости этого грызуна использовали описательную статистику (среднее значение и стандартная ошибка) и критерий Манна — Уитни. Участие в размножении животных анализировали с помощью пакета статистических программ Microsoft Excel и STATISTICA 10.0 (StatSoft Inc.).

Результаты и обсуждение

Биотопическое распределение и обилие

По мнению А. В. Бобрецова [4] и других исследователей, темная полевка относительно плохо идет в давилки на хлебную приманку, пропитанную нерафинированным подсолнечным маслом, за исключением самых оптимальных местообитаний, где ее плотность высока. Наши учеты темной полевки в определенной степени подтвердили данное наблюдение. Значительно чаще эта полевка отлавливалась в ловчие канавки, чем при использовании ловушко-линий (табл. 1). В первом случае она зафиксирована в 60% облавливаемых местообитаний, в то время как в отловах давилками — лишь в 33%. В учетах с помощью ловчих канавок она наряду с обыкновенной бурозубкой входила в группу доминирующих видов (10,4% от суммарного обилия всех мелких млекопитающих). В учетах давилками ее доля не превышала 4%.

Таблица 1

Биотопическое распределение и обилие темной полевки лесостепного Зауралья

| Биотоп | Конусы | | Давилки | |
|---|-------------------|------------------|-------------------|------------------|
| | обилие на 100 к/с | доля в уловах, % | обилие на 100 д/с | доля в уловах, % |
| Лесные и полукрытые биотопы | | | | |
| Тополиная шиповниково-малиновая разнотравная приречная роща | 0,18 | 1,35 | 0 | 0 |
| Осиновый крапивно-злаковый лес | 0,18 | 1,35 | 1,92 | 13,77 |
| Кочкарник полынно-злаковый | 0,91 | 6,82 | 1,91 | 13,70 |
| Березово-осиновый шиповниково-вишневый разнотравный лес | 0,37 | 2,77 | 0 | 0 |
| Лог березовый вишнево-разнотравный | 2,01 | 15,06 | 0 | 0 |
| Карагановый злаково-разнотравный остепненный луг | 1,40 | 10,49 | 0,38 | 2,73 |
| Посадки сосновые мертвопокровные | 1,46 | 10,94 | 0 | 0 |
| Экотон: березово-осиновый шиповниково-вишневый разнотравный лес; пшеничное поле | 1,65 | 12,36 | 1,75 | 12,55 |
| Березовый папоротниково-хвощовый пойменный лес (среднее течение р. Боровлянка) | 0,83 | 6,22 | 4,04 | 28,98 |
| Сосновый костянично-земляничный зеленомошный лес | 0 | 0 | 0,74 | 5,31 |
| Сосново-березовый разнотравный лес | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Вишнево-разнотравный приколочный луг | 0,94 | 7,04 | 0 | 0 |
| В среднем по лесным и полукрытым биотопам | 0,83 | — | 0,90 | — |
| Околоводные биотопы | | | | |
| Яблоневые ивово-смородиновые разнотравные приречные заросли | 0,18 | 1,35 | 0 | 0 |
| Ясеновые разнотравные заросли (среднее течение р. Боровлянка) | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Ивняковые разнотравные приозерные заросли | 0,28 | 2,10 | 0 | 0 |
| Ивняк молодой (нижнее течение р. Боровлянка) | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Ивняковые разнотравные заболоченные заросли | 1,43 | 10,71 | 1,44 | 10,33 |
| Ивово-смородиновые разнотравные заросли (верхнее течение р. Боровлянка) | 0,19 | 1,42 | 0 | 0 |
| Крапивные заросли (среднее течение р. Боровлянка) | 1,34 | 10,04 | 0 | 0 |
| Ивово-шиповниковые разнотравные заросли (нижнее течение р. Боровлянка) | 0 | 0 | 0 | 0 |
| В среднем по околоводным биотопам | 0,43 | — | 0,18 | — |
| Открытые биотопы | | | | |
| Бобово-злаковое поле | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Осоково-полынная ложбина | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Осоково-разнотравная балка | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Полынно-злаковая луговая степь | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Экотон: полынно-злаковая луговая степь; пшеничное поле | 0 | 0 | 0 | 0 |
| В среднем по открытым биотопам | 0 | — | 0 | — |

Продолжение табл. 1

| Биотоп | Конусы | | Давилки | |
|-------------------------------------|-------------------|------------------|-------------------|------------------|
| | обилие на 100 к/с | доля в уловах, % | обилие на 100 д/с | доля в уловах, % |
| Постройки | | | | |
| Постройки базы «Елочка» | нет учетов | нет учетов | 1,09 | 7,82 |
| Постройки базы ЦУМа | нет учетов | нет учетов | 0,67 | 4,81 |
| В среднем по биотопам с постройками | нет учетов | нет учетов | 0,88 | — |

Анализ таблицы 1 позволяет заключить, что наиболее высокие показатели ее обилия в природных биотопах отмечены в облесенных (закрытых) и полуоткрытых биотопах. В 1990-е гг. (7 лет наблюдений) темная полевка в окр. с. Нагорское также более всего отлавливалась в облесенных и полуоткрытых биотопах. Подобная особенность ее пространственного размещения наблюдается и в Барабе [12]. В околородных биотопах лесостепного Зауралья в 2020 г. ее в 2—5 раз меньше (в зависимости от способа отлова) по сравнению с лесными и полуоткрытыми биотопами. В целом по исследуемой территории лесостепного Зауралья обилие темной полевки в 2020 г. составило 1,0 особи на 100 конусо-суток и 0,46 особи на 100 давилко-суток. В околородных биотопах лесостепного Зауралья в 2020 г. доминировали обыкновенная бурозубка, малая лесная мышь *Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811 и полевка-экономка *Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776. По мнению Л. М. Сюзумовой [43], лесные и околородные биотопы в лесостепном Зауралье имеют наибольшее эпизоотологическое значение. К этим участкам приурочены места летней концентрации грызунов. В крупных по площади открытых биотопах темная полевка отсутствовала. В учетах давилками этот зверек отлавливался нами в постройках баз ЦУМа и «Елочка», расположенных в лесном массиве. В то же время в лесной зоне Западной Сибири наименьшие показатели обилия для этого вида характерны для пойм крупных рек (здесь преобладает ее конкурент — полевка-экономка *Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776), а максимум обилия приходится на переходные, верховые болота и лесные фитоценозы междуречий [42; 61].

Размножение

В зависимости от хода весны, географического положения местности начало размножения темной полевки может существенно варьировать. Например, в Белоруссии оно приходится на конец марта — начало апреля [3], а в азиатской части Субарктики — на середину мая [5]. На большей же части ареала размножение этого грызуна начинается в середине, конце апреля — начале мая [1; 4; 12; 13; 15; 17; 38; 46; 56; 62 и др.]. В то же время в наиболее благоприятные годы отмечается и зимнее размножение этой полевки [4; 39; 53; 54; 57; 60; 63 и др.]. Существуют географические особенности окончания репродуктивного периода у темной полевки. Так, в Печоро-Ильчском заповеднике размножение завершается в конце августа [4]. Примерно эти же сроки указывала для поймы Нижней Оби и Полярного Урала Ф. И. Бойкова [5], отмечая, что в августе 1973 г. почти все отловленные (78%) перезимовавшие самки закончили размножение. В то же время в Карелии размножение темной полевки заканчивается в середине — конце сентября [16]. Автор отмечал, что сроки окончания размножения во многом зависят от плотности популяции. В годы быстрого нарастания численности и максимальной осенней плотности оно заканчивается раньше, а при низкой плотности позднее. Сходные сроки окончания размножения темной полевки свойственны и для Барабы — конец второй декады сентября [12]. Наши учеты мелких млекопитающих, проведенные в 2020 г. на Приполярном Урале,

показали, что размножение темной полевки продолжалось и в первой декаде сентября, эмбрионы (на разных стадиях) вынашивали как перезимовавшие, так и прибылые самки.

В исследованиях 2020 г. в лесостепном Зауралье первые сеголетки темной полевки были отловлены 6, 13 и 15 мая. Зверек, добытый 6 мая, имел массу тела 15,1 г. Учитывая срок беременности и лактации (соответственно 18 и 14 дней) [52], а также минимальную массу животного, начинающего вести самостоятельный образ жизни (в августе в давилку отловлен грызун при массе 6,8 г и длине тела 66 мм), можно с высокой долей вероятности заключить, что в 2020 г. в лесостепном Зауралье размножение темной полевки началось в конце марта — начале апреля (для этого года была характерна ранняя и теплая весна).

Первая взрослая перезимовавшая беременная самка в лесостепном Зауралье в 2020 г. поймана 7 мая (конечная стадия беременности, размеры эмбрионов — 23×17 мм). Во второй декаде мая массово встречались самки с эмбрионами (23×17 мм), а также с плацентарными пятнами. В этот период взрослые перезимовавшие самки выкармливали первый помет. Все взрослые самцы, отловленные в мае, имели развитые семенники — 11—12 мм в длину, в их каналцах хорошо просматривались зрелые сперматозоиды.

Самки-сеголетки (начальные стадии беременности, эмбрионы — 4×3 мм) были отловлены во второй-третьей декадах мая. Самцы-сеголетки были половозрелы (60%), имели семенники 8—9 мм, массу тела 19—28 г. Длина семенников остальных неполовозрелых самцов не превышала 6 мм, масса животных варьировала от 12 до 15 г. Полученные показатели в значительной степени соответствуют представлениям И. М. Громова и И. Я. Полякова [14], которые отмечали, что половое созревание самцов серых полевок в норме наступает в возрасте 30—45 дней при весе 18—25 г.

Наименьшая масса беременной прибылой самки на исследованной территории составила 13,6 г (13 мая), что намного ниже, чем в Барабе, где наименьшая масса самки, участвующей в размножении, составляла 19,0—19,5 г [12]. Хотя в литературе имеются сведения о том, что прибылые беременные самки могут быть еще меньших размеров. Так, В. А. Поповым [34] в Татарской АССР была добыта самка массой 13 г с 4 плацентарными пятнами. Н. В. Башенина [2] для европейской тайги указывала беременную самку темной полевки с массой 10,5 г и длиной тела 72 мм. Такое раннее участие прибылых самок в размножении далеко не редкое явление и для других грызунов. Это, например, свойственно полевке-экономке. О. А. Пястолова [36] отмечала случаи (север Западной Сибири) участия в размножении самок, масса которых менее 10 г, что соответствовало возрасту 10—12 дней. Мы подобную ситуацию наблюдали у степной пеструшки *Lagurus lagurus* Pallas, 1773 Южного Зауралья. Самка, отловленная в июне 1989 г., имела 4 хорошо развитых эмбриона при массе тела 7,6 г и возрасте около 15 дней [40].

На протяжении июня около 85% перезимовавших самок участвовали в размножении. Часть из них вынашивали эмбрионы, другие имели плацентарные пятна, третьи выкармливали потомство и в то же время были беременны (вторая и третья декады июня). В этот период перезимовавшие самки приносят второй помет. Все учтенные взрослые самцы имели хорошо развитые семенники (11—14 мм). Также на протяжении всего месяца встречались беременные самки-сеголетки. Одна самка, отловленная 12 июня 2020 г., уже выкармливала детенышей (первый помет прибылых весеннего рождения). В этот период были учтены неполовозрелые самцы-сеголетки, длина их семенников не превышала 5 мм. Однако большая часть из них (76%) способна участвовать в размножении, размеры их семенников варьировали от 8 до 11 мм.

В июле все взрослые перезимовавшие самки участвовали в размножении. Часть из них вынашивали эмбрионы, некоторые лактировали, другие также выкармливали детенышей, при этом были и беременны (третий помет). Размеры семенников взрослых сам-

цов — 10—11 мм. В первой декаде июля отмечены три прибылых самки с эмбрионами или плацентарными пятнами и две — в третьей декаде этого месяца (второй помет прибылых самок). В целом в июле 21% самок-сеголеток принимало участие в размножении, 18% самцов-сеголеток также были способны к размножению.

В августе процесс размножения темной полевки в лесостепном Зауралье в 2020 г. начал затухать. В третьей декаде этого месяца в размножении участвовало лишь 25% перезимовавших самок (четвертый помет перезимовавших). Два отловленных перезимовавших самца имели хорошо развитые семенники (12—13 мм), в канальцах которых были зрелые сперматозоиды. В августе участие в размножении прибылых самок и самцов еще ниже (3,3 и 9% соответственно). Самки встречались с эмбрионами (5×4 мм, 10.08.2020) либо с плацентарными пятнами (18.08.2020) (третий помет прибылых). В сентябре отловлено лишь два зверька — неполовозрелые самки.

Таким образом, каждая зимовавшая самка за репродуктивный период приносит три помета, отдельные из них и четвертый, самки-сеголетки — два, малая часть из них дает третий помет. В Барабе [12] и Карелии [16] отмечалась сходная картина по количеству пометов темной полевки.

Плодовитость взрослых темных полевок лесостепного Зауралья варьировала от 3 до 9 эмбрионов, в среднем составляла $5,74 \pm 0,29$; плодовитость прибылых самок была ниже, изменялась от 3 до 7 эмбрионов, в среднем $5,06 \pm 0,27$ на одну самку (различия статистически незначимы) (табл. 2).

Таблица 2

Плодовитость темной полевки лесостепного Зауралья (Кетовский и Притобольный районы Курганской области, май-август 2020 г.)

| Возрастная группа | n | Количество эмбрионов | | | | | | | M±m |
|-------------------|----|----------------------|---|---|---|---|---|---|-----------------|
| | | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | |
| Перезимовавшие | 31 | 3 | 5 | 5 | 7 | 7 | 3 | 1 | $5,74 \pm 0,29$ |
| Сеголетки | 16 | 1 | 4 | 5 | 5 | 1 | — | — | $5,06 \pm 0,27$ |

Более низкая плодовитость молодых самок находит свое объяснение. По мнению И. М. Громова и И. Я. Полякова [14], они еще тратят много энергии на свой незавершенный рост, и поэтому у них число детенышей меньше, чем у сформировавшихся. Известно, что роды и выкармливание молодняка взрослыми самками также сопряжены с большими затратами энергии, они сами по себе становятся фактором некоторого их угнетения. Поэтому при частых повторных родах число эмбрионов уменьшается [14]. Это подтверждается и на материале из лесостепного Зауралья. В мае средняя плодовитость взрослых темных полевок составляла 6,3 эмбриона на одну самку, а минимальные значения отмечены в августе — 4,0 (табл. 3). Подобную тенденцию уменьшения плодовитости темной полевки от мая к августу в Печоро-Ильчском заповеднике наблюдал А. В. Бобрецов [4], а в Ильменском заповеднике Н. С. Гашев [10].

Таблица 3

Динамика плодовитости взрослых темных полевок в лесостепи Южного Зауралья (Кетовский и Притобольный районы Курганской области, май — август 2020 г.)

| Месяц | n | Количество эмбрионов | | | | | | | M±m |
|--------|----|----------------------|---|---|---|---|---|---|-----------------|
| | | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | |
| Май | 13 | 1 | 1 | 1 | 4 | 3 | 2 | 1 | $6,31 \pm 0,46$ |
| Июнь | 7 | 1 | 1 | 1 | 3 | — | 1 | — | $5,43 \pm 0,61$ |
| Июль | 9 | — | 3 | 2 | 1 | 3 | — | — | $5,44 \pm 0,44$ |
| Август | 2 | 1 | — | 1 | — | — | — | — | $4,00 \pm 1,00$ |

В таблице 4 приведены данные по плодовитости взрослых темных полевок из различных регионов. Показатели с юга на север в большинстве сопоставимы вплоть до средней тайги, за исключением северных популяций в азиатской части ареала [6]. Неоднократно было показано, что темная полевка, равно как и другие широкоареальные виды (полевка-экономка, красная полевка *Myodes rutilus* Pallas, 1779, водяная полевка *Arvicola amphibius* Linnaeus, 1758, арктическая (тундрная) бурозубка *Sorex tundrensis* Merriam, 1900), в Заполярье характеризуются комплексом биологических особенностей: большей плодовитостью, ранним половым созреванием, фенологически более ранним началом размножения [48; 49]. По мнению авторов, все это определяется географическими условиями их существования. В Субарктике они сохраняют сезонную цикличность жизнедеятельности, свойственную более южным популяциям. Однако в Заполярье высока смертность животных первого поколения. Это ведет не только к тому, что осенняя численность вида уменьшается на одну генерацию, но и к тому, что ее нарастание идет гораздо медленнее из-за резкого уменьшения числа исходных производителей. По мнению некоторых исследователей [16], высокая плодовитость северных популяций призвана компенсировать повышенную здесь смертность зверьков и в конечном счете способствует резкому повышению их численности при благоприятных условиях, что, в свою очередь, ведет к расширению диапазона занимаемых биотопов и расширению ареала. К похожему результату ранее пришел и R. D. Lord [55].

Таблица 4

Плодовитость взрослых темных полевок в разных частях ареала

| Район исследования | n | Число эмбрионов | Авторы |
|--------------------------------------|----|-----------------|-------------|
| Полярный Урал | 60 | 6,88±0,14 | [6] |
| Северный Урал (равнина) | — | 7,9 | [8] |
| Средний Урал (равнина) | — | 6,0 | |
| Южный Урал (равнина) | — | 6,1 | |
| Вологодская область | — | 5,47—7,60 | [2] |
| Печоро-Илычский заповедник (равнина) | 15 | 6,3±0,4 | [4] |
| г. Сургут | 25 | 5,36±0,37 | [42] |
| Карелия | 86 | 5,65±0,18 | [17] |
| Лесостепное Зауралье | 31 | 5,74±0,29 | Наши данные |
| Бараба | 78 | 5,76±0,15 | [12] |

Структура популяции

Сезонные изменения возрастного состава популяции темной полевки характеризовались следующими особенностями. В мае 2020 г. в популяции темной полевки лесостепного Зауралья преобладали взрослые перезимовавшие животные (63,6%). В летние месяцы их участие в структуре популяции неуклонно падало, и к концу лета доля перезимовавших особей составляла лишь 10,2%. Близкие к этому показателю (8%) данные для темной полевки Карелии (август) приводили Э. В. Ивантер и Т. В. Ивантер [18]. В то же время в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника изменение возрастных групп темной полевки происходило неравномерно и с более крайними показателями [4]. Если на равнине и в предгорьях доля перезимовавших животных в августе не превышала 2,3%, то в горах их доля оставалась еще довольно высокой — 19,5%. Наши сборы мелких млекопитающих, в том числе темной полевки (n = 46) на Приполярном Урале в первой декаде сентября 2020 г., в значительной степени подтвердили тенденцию, отмеченную А. В. Бобрецовым [4]. В указанный период здесь на долю перезимовавших

животных приходилось 17,4%. Отсюда можно заключить, что в горах обновление популяции темной полевки, очевидно, происходит медленнее, чем на равнине.

В разных частях ареала зоологи указывают на преобладание разных половых групп в популяциях темной полевки. Так, по данным В. П. Теплова [44], в Печоро-Ильчском заповеднике среди взрослых темных полевок существенно преобладали самки (67%) ($n = 51$). Здесь же, на территории заповедника, в более позднее время в разных ландшафтных районах во второй половине лета А. В. Бобрецов [4] отмечал преобладание самцов в обеих возрастных группах (за исключением перезимовавших на равнинной территории). В Алтае-Саянской горной стране [35] и Карелии [18] также установлено стойкое преобладание самцов в разных возрастных группах темной полевки. Там же, в Фенноскандии, во многих популяциях преобладали самки [56; 58]. По другим данным [59], соотношение полов у темной полевки здесь составляло примерно 1 : 1, но с середины лета в популяции начинали преобладать самки. В монографии В. Н. Большакова и Б. С. Кубанцева [9], посвященной половой структуре популяций млекопитающих, обстоятельно, на большом количестве примеров показано, что у многих видов грызунов в одних популяциях могут численно преобладать самцы, в других — самки и даже в пределах одной популяции соотношение полов как в целом, так и в отдельных возрастных группах может иногда изменяться на противоположное за относительно короткий промежуток времени.

Наши данные по половозрастной структуре темной полевки лесостепного Зауралья показали, что среди перезимовавших зверьков (за период с мая по август) преобладали самцы (59,7%). Особенно это доминирование было выражено в период активного размножения (май — июнь). Во второй половине лета (июль — август) незначительно преобладали самки (табл. 5). Среди сеголеток (май — август) также отмечено некоторое преобладание самцов (52,05%), хотя практически это соотношение равнялось 1 : 1.

Таблица 5

Динамика половозрастной структуры популяции темной полевки лесостепного Зауралья (Кетовский и Притобольный районы Курганской области, май — август 2020 г.)

| Месяц | Перезимовавшие | | | | Сеголетки | | | |
|--------|----------------|----------|----------|----------|-----------|----------|----------|----------|
| | n | самцы, % | самки, % | всего, % | n | самцы, % | самки, % | всего, % |
| Май | 21 | 36,37 | 27,27 | 63,64 | 12 | 15,15 | 21,21 | 36,36 |
| Июнь | 25 | 34,55 | 10,91 | 45,46 | 30 | 38,18 | 16,36 | 54,54 |
| Июль | 15 | 10,61 | 12,12 | 22,73 | 51 | 40,91 | 36,36 | 77,27 |
| Август | 6 | 3,39 | 6,78 | 10,17 | 53 | 38,98 | 50,85 | 89,83 |

Заключение

В лесостепном Зауралье 2020 год характеризовался низким обилием мелких млекопитающих. На наш взгляд, одна из причин этого — высокие и длительные летние температуры (засуха), в июле и августе температурные показатели были на 2—4 градуса выше среднемесячных. В учетах с помощью ловчих канавок доля темной полевки составила чуть более 10% от суммарного обилия всех учтенных животных, в отловах давилками — около 4%.

В условиях лесостепного Зауралья вблизи южной периферии ареала темная полевка в 2020 г. тяготела к закрытым и полуоткрытым местообитаниям, реже встречалась в околородных биотопах и избегала большие по площади открытые пространства. Зверек эффективнее отлавливался ловчими канавками, наряду с обыкновенной бурозубкой составлял группу доминирующих видов мелких млекопитающих. Год 2020-й характеризовался ранним размножением темной полевки. В то же время в лесостепном Зауралье в отдельные благоприятные годы возможно и зимнее размножение этого грызуна [39].

В августе интенсивность размножения падала. Это характерно как для взрослых перезимовавших, так и особенно для прибылых животных. Наиболее высокая плодовитость темной полевки наблюдалась весной, к концу лета она существенно снижалась. Весной (май) в популяции темной полевки преобладали взрослые животные, в летние месяцы отлавливалось больше прибылых, к концу лета их доля составляла около 90%. За весь период наблюдений среди взрослых животных преобладали самцы, в августе соотношение полов выравнивалось и даже незначительно доминировали самки. Соотношение полов у сеголеток за период май — август составляло примерно 1 : 1.

Список использованной литературы

1. Ануфриев В. В. Темная (пашенная) полевка // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. СПб. : Наука, 1994. Т. 2, ч. 1. С. 254—263.
2. Башенина Н. В. Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Ученые записки Пермского государственного педагогического института. Пермь, 1968. Т. 52. С. 3—44.
3. Блоцкая Е. С. Экология темной полевки в Белоруссии // Материалы Всесоюзного научно-методического совещания зоологов педвузов. Махачкала, 1990. Ч. 2. С. 27—29.
4. Бобрецов А. В. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Северо-Востока европейской части России. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2016. 381 с.
5. Бойкова Ф. И. Биологические особенности темной полевки (*Microtus agrestis* L.) в Субарктике : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1978. 22 с.
6. Бойкова Ф. И. Динамика численности и плодовитость темной полевки // Информационные материалы Института экологии растений и животных (Отчетная сессия зоологических лабораторий). Свердловск : УНЦ АН СССР, 1980. С. 60.
7. Большаков В. Н. Звери Урала. Свердловск : Ср.-Урал. кн. изд-во, 1977. 136 с.
8. Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М. : Наука, 1972. 200 с.
9. Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М. : Наука, 1984. 233 с.
10. Гашев Н. С. Размножение, рост и развитие пашенных полевков в Ильменском заповеднике // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологии. 1977. Т. 82, № 1. С. 29—40.
11. Гептнер В. Г. Общая зоогеография. М. ; Л. : Биомедгиз, 1936. 548 с.
12. Глотов И. Н., Ермаков Л. Н., Кузякин В. А., Максимов А. А., Мерзлякова Е. П., Николаев А. С., Сергеев В. Е. Сообщества мелких млекопитающих Барабы. Новосибирск : Наука, 1978. 231 с.
13. Грибова З. А. К экологии пашенной полевки (*Microtus agrestis* L.) // Труды ВНИИЖП. 1959. Т. 18. С. 51—64.
14. Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae). Л. : Наука, 1977. 504 с. (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 2, вып. 8).
15. Заблоцкая Л. В. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника // Труды Приокско-Террасного заповедника. 1957. Вып. 1. С. 146—160.
16. Ивантер Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2018. 770 с.
17. Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л. : Наука, 1975. 246 с.
18. Ивантер Э. В., Ивантер Т. В. К экологии темной полевки (*Microtus agrestis* L.) // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск : Карельский филиал АН СССР, 1986. С. 64—91.
19. Ивантер Э. В. Экологическая специфика периферийных популяций и их роль в эволюции вида // III съезд Всесоюзного Териологического общества : тез. докл. М., 1982. Т. 1. С. 208.
20. Ильина И. С., Лапшина Е. И., Махно В. Д., Романова Е. А. Геоботаническое районирование. Врезка на карте «Растительность Западно-Сибирской равнины». М. : ГУГК, 1976.
21. Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М. : Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.
22. Кузякин А. П. Зоогеография СССР // Ученые записки МОПИ им. Н. К. Крупской. М., 1962. Т. 109. С. 3—182.
23. Лавровский А. А. Некоторые особенности структуры популяций и динамика численности животных на границах их ареалов (на примере грызунов) // Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. М., 1964. С. 56—58.

24. Ларина Н. И., Лапшов В. А. К методике выделения возрастных групп у некорнезубых полевок // Физиологическая и популяционная экология животных : межвуз. науч. сб. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1974. Вып. 2. С. 92—97.
25. Лисовский А. А., Шефтель Б. И., Савельев А. П., Ермаков О. А., Смирнов Д. Г., Стахеев В. В., Глазов Д. М. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2019. Т. 56. 191 с.
26. Марвин М. Я. Фауна наземных позвоночных Урала. Вып. 1. Млекопитающие. Свердловск : УрГУ, 1969. 155 с.
27. Науменко Н. И. Растительность // География Курганской области. Курган : Изд-во КГУ, 2019. С. 80—104.
28. Наумов Н. П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии. М. : Медгиз, 1955. Т. 9. С. 179—202.
29. Наумов Н. П. Географическая изменчивость динамики численности и эволюция // Журнал общей биологии. 1945. Т. 6, № 1. С. 37—52.
30. Никифоров Л. П. Опыт биосъемки населения млекопитающих Тоболо-Ишимской лесостепи // География населения наземных животных и методы его изучения. М. : Изд-во АН СССР, 1959. С. 7—22.
31. Павлинин В. Н., Шварц С. С. К вопросу о границах распространения некоторых видов грызунов на Урале // Труды Института биологии Уральского филиала АН СССР. 1957. Вып. 8. С. 89—92.
32. Павлинин В. Н., Шварц С. С. Мышевидные грызуны Урала. Свердловск : Свердловское кн. изд-во, 1953. 117 с.
33. Пантелеев П. А. Родентология. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2010. 221 с.
34. Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Насекомоядные, рукокрылые, грызуны. Казань : Казан. филиал АН СССР, 1960. 466 с.
35. Потапкина А. Ф. Эколого-фаунистический очерк серых полевок (Genus *Microtus* Schrenk, 1798) Алтае-Саянской горной страны // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск : Наука, 1977. С. 93—107.
36. Пястолова О. А. Эколого-морфологические особенности субарктических популяций полевки-экономки : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1967. 20 с.
37. Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск : Наука, 2008. 205 с.
38. Реймерс Н. Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М. ; Л. : Наука, 1966. 430 с.
39. Русаков В. А., Стариков В. П. Зимнее размножение мышевидных грызунов Южного Зауралья // Словцовские чтения-2001 : тез. докл. и сообщ. науч.-практ. конф. Тюмень : Изд-во Тюмен. гос. ун-та, 2001. С. 165—166.
40. Стариков В. П. Особенности размножения степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) Южного Зауралья // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье. Труды Международного совещания, Москва, 1—3 февраля 1995 г. М., 1996. С. 334—337.
41. Стариков В. П., Кочуров В. Н. Терионаселение Курганской области // Фауна позвоночных Урала и сопредельных территорий : сб. науч. тр. Свердловск : УрГУ, 1986. С. 13—22.
42. Стариков В. П., Петухов В. А., Морозкина А. В., Володина О. Ю. Экология темной полевки (*Microtus agrestis*) города Сургута // Региональные проблемы экологии и охраны животного мира : материалы Всерос. науч. конф. Улан-Удэ : Бурятский гос. ун-т, 2019. С. 206—209.
43. Сюзюмова Л. М. К эпизоотологической характеристике популяций грызунов Южного Зауралья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1959. 16 с.
44. Теплов В. П. К вопросу о соотношении полов у диких млекопитающих // Зоологический журнал. 1954. Т. 33, вып. 1. С. 174—179.
45. Тушикова Н. В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М. : Медицина, 1964. С. 154—208.
46. Формозов А. Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930—1940 гг. // Фауна и экология грызунов. М. : МОИП, 1948. Вып. 3. С. 3—110.
47. Формозов А. Н. Программа и методика работ наблюдательных пунктов по учету мышевидных грызунов в целях прогноза их массового появления // Ученые записки МГУ. 1937. Вып. 11, Биология. С. 97—106.
48. Шварц С. С. Биология размножения и возрастная структура популяций широко распространенных видов полевок на Крайнем Севере // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Труды Уральского филиала Салехардского стационара. Тюмень, 1959. Вып. 1. С. 239—254.

49. Шварц С. С., Большаков В. Н. Экология субарктических *Micro mammalia* Западной Сибири и их роль в экосистемах // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1979. С. 3—20.
50. Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А., Оленев В. Г., Покровский А. В., Пястолова О. А. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журнал общей биологии. 1964. Т. 25, № 6. С. 417—433.
51. Шварц С. С., Павлинин В. Н., Сюзюмова Л. М. Теоретические основы построения прогнозов численности мышевидных грызунов в лесостепном Зауралье // Труды Института биологии Уральского филиала АН СССР, 1957. Вып. 8. С. 3—59.
52. Breed W. G. Oestrus and ovarian histology in the lactating vole (*Microtus agrestis*) // Journal of Reproduction and Fertility. 1969. Vol. 18, N 1. P. 33—42. DOI: 10.1530/jrf.0.0180033.
53. Kaikusalo A., Tast J. Winter breeding of Microtinae rodents at Kilpisjärvi, Finnish Lapland // Merritt J. F. (ed.). Winter ecology of small mammals. Pittsburgh, 1984. P. 243—252 (Special publication Carnegie museum of Natural History, N 10).
54. Larsson T.-B., Hansson L., Nyholm E. Winter reproduction in small rodents in Sweden // Oikos. 1973. Vol. 24, N 3. P. 475—476.
55. Lord R. D. Jr. Litter size and latitude in North American mammals // American Midland Naturalist. 1960. Vol. 64, N 2. P. 488—499.
56. Myllymäki A. Intraspecific competition and home range dynamics in the field vole *Microtus agrestis* // Oikos. 1977. Vol. 29, N 3. P. 553—569. DOI: 10.2307/3543594.
57. Myllymäki A. Population ecology and its application to the control of the field vole *Microtus agrestis* (L.) // EPPO publ. Ser. A. 1970. N 58. P. 7—48.
58. Pokki J. Distribution, demography and dispersal of the field vole, *Microtus agrestis* (L.), in the Tvärminne archipelago, Finland // Acta Zoologica Fennica. 1981. Vol. 164. P. 1—48.
59. Pusenius J., Viitala J. Demography and regulation of breeding density in the field vole *Microtus agrestis* // Annales Zoologici Fennici. 1993. Vol. 30, N 2. P. 133—142.
60. Smyth M. Winter breeding in woodland mice, *Apodemus sylvaticus*, and voles, *Clethrionomys glareolus* and *Microtus agrestis*, near Oxford // Journal of Animal Ecology. 1966. Vol. 35, N 3. P. 471—485. DOI: 10.2307/2486.
61. Starikov V. P., Vartapetov L. G. Geographic Ecological Analysis of Small Mammals of the Northern Taiga of Western Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2021. Vol. 14, N 1. P. 49—61. DOI: 10.1134/S1995425521010078.
62. Viitala J. Social organization in cyclic sybarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.) // Annales Zoologici Fennici. 1977. Vol. 14, N 2. P. 53—93.
63. Zimmermann K. Wintervermehrung der Feldmaus (*Microtus arvalis*) bei Potsdam-Rehbrücke 1958/59 // Zeitschrift für Säugetierkunde. 1960. Bd. 25. H. 1-2. S. 94—95.

Поступила в редакцию 08.04.2021

Стариков Владимир Павлович, доктор биологических наук, профессор
Сургутский государственный университет
Российская Федерация, 628412, Ханты-Мансийский автономный округ — Югра, г. Сургут,
пр-т Ленина, 1
E-mail: vp_starikov@mail.ru
ORCID: 0000-0001-9577-8760

Володина Оксана Юрьевна, аспирант
Сургутский государственный университет
Российская Федерация, 628412, Ханты-Мансийский автономный округ — Югра, г. Сургут,
пр-т Ленина, 1
E-mail: oxa9209@mail.ru
ORCID: 0000-0003-4960-6807

UDC 599.323:574.3

V. P. Starikov
O. Yu. Volodina

Materials on the ecology of the field vole *Agricola agrestis* L., 1761 in the forest-steppe Trans-Urals

For a long time, it was believed that the field vole of the forest-steppe Trans-Urals is a rare species, information about its ecology was practically absent. As a result of studies conducted in 2020 and partly of data obtained in the 1990s, it was found that in the surveys using ditch with pitfalls, this vole was, along with the common shrew *Sorex araneus* L., 1758, among the dominant species of small mammals of the forest-steppe Trans-Ural region. Here it prevails in forested and semi-open habitats, less of it in near-water habitats, and this animal completely avoids large open spaces. The beginning of reproduction of the field vole in 2020 fell on the end of March — beginning of April. During the observation period (May — August 2020), overwintered female field voles produced three litters, a fourth of them — four; young females bred twice during the same period, an insignificant part of them produced the third litter in August. The average fertility of overwintered females decreased from spring (6.3 embryos per female) to the end of summer (4.0). In May, most of the population is represented by adult overwintered animals. In the summer months, their share in the community structure steadily decreased and by the end of summer it was just over 10%. During May-August, males predominated among adult animals. This dominance is especially pronounced during the period of active reproduction (May, June). In the second half of summer (July-August), females slightly predominated in the counts. Among juveniles, the sex ratio is close to 1 : 1.

Key words: field vole, forest-steppe Trans-Urals, spatial distribution, abundance, reproduction, population structure.

Starikov Vladimir Pavlovich, Doctor of Biological Sciences, Professor
Surgut State University
Russian Federation, 628412, Khanty-Mansi Autonomous Okrug — Ugra, Surgut, pr-t Lenina, 1
E-mail: vp_starikov@mail.ru
ORCID: 0000-0001-9577-8760

Volodina Oksana Yurievna, Postgraduate student
Surgut State University
Russian Federation, 628412, Khanty-Mansi Autonomous Okrug — Ugra, Surgut, pr-t Lenina, 1
E-mail: oxa9209@mail.ru
ORCID: 0000-0003-4960-6807

References

1. Anufriev V. V. Temnaya (pashennaya) polevka [The dark (arable) vole]. *Fauna evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii. Mlekopitayushchie* [Fauna of the European North-East of Russia. Mammals]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1994, vol. 2, part 1, pp. 254—263. (In Russian)
2. Bashenina N. V. Materialy k ekologii melkikh mlekopitayushchikh zony evropeiskoi taigi [Materials for the ecology of small mammals in the European taiga zone]. *Uchenye zapiski Permskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta* [Scientific Notes of the Perm State Pedagogical Institute]. Perm, 1968, vol. 52, pp. 3—44. (In Russian)
3. Blotskaya E. S. Ekologiya temnoi polevki v Belorussii [Ecology of the dark vole in Belarus]. *Materialy Vsesoyuznogo nauchno-metodicheskogo soveshchaniya zoologov pedvuzov* [Proceedings of the All-Union Scientific and Methodological Meeting of Zoologists of Pedagogical Universities]. Makhachkala, 1990, part 2, pp. 27—29. (In Russian)
4. Bobretsov A. V. *Populyatsionnaya ekologiya melkikh mlekopitayushchikh ravninnykh i gornyykh landshaftov Severo-Vostoka evropeiskoi chasti Rossii* [Population ecology of small mammals of plain and mountain landscapes of the North-East of the European part of Russia]. Moscow, T-vo nauch. izd. KMK Publ., 2016. 381 p. (In Russian)

5. Boikova F. I. *Biologicheskie osobennosti temnoi polevki (Microtus agrestis L.) v Subarktike: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Biological features of the dark vole (*Microtus agrestis* L.) in the Subarctic. Abstr. Cand. Dis.]. Sverdlovsk, 1978. 22 p. (In Russian)
6. Boikova F. I. Dinamika chislennosti i plodovitost' temnoi polevki [Dynamics of abundance and fertility of the dark vole]. *Informatsionnye materialy Instituta ekologii rastenii i zivotnykh (Otchetnaya sessiya zoologicheskikh laboratorii)* [Information materials of the Institute of Plant and Animal Ecology (Reporting session of zoological laboratories)]. Sverdlovsk, UNTs AN SSSR Publ., 1980, p. 60. (In Russian)
7. Bol'shakov V. N. *Zveri Urala* [Beasts of the Urals]. Sverdlovsk, Sr.-Ural. kn. izd-vo Publ., 1977. 136 p. (In Russian)
8. Bol'shakov V. N. *Puti prispobleniya melkikh mlekopitayushchikh k gornym usloviyam* [Adaptation of small mammals to mountain conditions]. Moscow, Nauka Publ., 1972. 200 p. (In Russian)
9. Bol'shakov V. N., Kubantsev B. S. *Polovaya struktura populyatsii mlekopitayushchikh i ee dinamika* [Sex structure of mammalian populations and its dynamics]. Moscow, Nauka Publ., 1984. 233 p. (In Russian)
10. Gashev N. S. Razmnozhenie, rost i razvitie pashennykh polevok v Il'menskom zapovednike [Reproduction, growth and development of arable voles in the Ilmen reserve]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologii*, 1977, vol. 82, no. 1, pp. 29—40. (In Russian)
11. Geptner V. G. *Obshchaya zoogeografiya* [General zoogeography]. Moscow, Leningrad, Biomedgiz Publ., 1936. 548 p. (In Russian)
12. Glotov I. N., Erdakov L. N., Kuzyakin V. A., Maksimov A. A., Merzlyakova E. P., Nikolaev A. S., Sergeev V. E. *Soobshchestva melkikh mlekopitayushchikh Baraby* [Communities of small mammals Barabs]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1978. 231 p. (In Russian)
13. Gribova Z. A. K ekologii pashennoi polevki (*Microtus agrestis* L.) [To the ecology of the field vole (*Microtus agrestis* L.)]. *Trudy VNIIZhP*, 1959, vol. 18, pp. 51—64. (In Russian)
14. Gromov I. M., Polyakov I. Ya. *Polevki (Microtinae)* [Voles (*Microtinae*)]. Leningrad, Nauka Publ., 1977. 504 p. (Fauna SSSR. Mlekopitayushchie, vol. 2, is. 8). (In Russian)
15. Zablotskaya L. V. Materialy po ekologii osnovnykh vidov myshevidnykh gryzunov Prioksko-Terrasnogo zapovednika [Materials on the ecology of the main species of mouse-like rodents of the Prioksko-Terrasny reserve]. *Trudy Prioksko-Terrasnogo zapovednika*, 1957, is. 1, pp. 146—160. (In Russian)
16. Ivanter E. V. *Ocherki populyatsionnoi ekologii melkikh mlekopitayushchikh na severnoi periferii areala* [Essays on the population ecology of small mammals on the northern periphery of the range]. Moscow, T-vo nauch. izd. KMK Publ., 2018. 770 p. (In Russian)
17. Ivanter E. V. *Populyatsionnaya ekologiya melkikh mlekopitayushchikh taezhnogo Severo-Zapada SSSR* [Population ecology of small mammals in the taiga North-West of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1975. 246 p. (In Russian)
18. Ivanter E. V., Ivanter T. V. K ekologii temnoi polevki (*Microtus agrestis* L.) [To the ecology of the dark vole (*Microtus agrestis* L.)]. *Ekologiya nazemnykh pozvonochnykh Severo-Zapada SSSR* [Ecology of terrestrial vertebrates of the North-West of the USSR]. Petrozavodsk, Karel'skii filial AN SSSR Publ., 1986. pp. 64—91. (In Russian)
19. Ivanter E. V. Ekologicheskaya spetsifika periferiinykh populyatsii i ikh rol' v evolyutsii vida [Ecological specificity of peripheral populations and their role in the evolution of the species]. *III s'ezd Vsesoyuznogo Teriologicheskogo obshchestva: tez. dokl.* [III Congress of the All-Union Theriological Society. Abstr. of reports]. Moscow, 1982, vol. 1, pp. 208. (In Russian)
20. Il'ina I. S., Lapshina E. I., Makhno V. D., Romanova E. A. Geobotanicheskoe raionirovanie. Vrezka na karte "Rastitel'nost' Zapadno-Sibirskoi ravniny" [Geobotanical zoning. Inset on the map "Vegetation of the West Siberian Plain"]. Moscow, GUGK Publ., 1976. (In Russian)
21. Karaseva E. V., Telitsyna A. Yu., Zhigal'skii O. A. Metody izucheniya gryzunov v polevykh usloviyakh [Methods for studying rodents in the field]. Moscow, Izd-vo LKI Publ., 2008. 416 p. (In Russian)
22. Kuzyakin A. P. Zoogeografiya SSSR [Zoogeography of the USSR]. *Uchenye zapiski MOPI im. N. K. Krupskoi* [Uchenye zapiski MOPI n.a. N. K. Krupskaya]. Moscow, 1962, vol. 109, pp. 3—182. (In Russian)
23. Lavrovskii A. A. Nekotorye osobennosti struktury populyatsii i dinamika chislennosti zivotnykh na granitsakh ikh arealov (na primere gryzunov) [Some features of the structure of populations and dynamics of the number of animals at the boundaries of their ranges (on the example of rodents)]. *Sovremennye problemy izucheniya dinamiki chislennosti populyatsii zivotnykh* [Modern problems of studying the dynamics of the number of animal populations]. Moscow, 1964, pp. 56—58. (In Russian)
24. Larina N. I., Lapshov V. A. K metodike vydeleniya vozrastnykh grupp u nekornezubykh polevok [On the method of identifying age groups in non-root-toothed voles]. *Fiziologicheskaya i populyatsionnaya ekologiya zivotnykh: mezhvuz. nauch. sbornik* [Physiological and population ecology of animals. Interuniversity scientific collection]. Saratov, Sarat. un-t Publ., 1974, is. 2, pp. 92—97. (In Russian)

25. Lisovskii A. A., Sheftel' B. I., Savel'ev A. P., Ermakov O. A., Smirnov D. G., Stakheev V. V., Glazov D. M. Mlekopitayushchie Rossii: spisok vidov i prikladnye aspekty [Mammals of Russia: List of Species and Applied Aspects]. *Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU* [Proceedings of the Zoological Museum of Moscow State University]. Moscow, T-vo nauch. izd. KMK Publ., 2019, vol. 56. 191 p. (In Russian)
26. Marvin M. Ya. *Fauna nazemnykh pozvonochnykh Urala. Vyp. 1. Mlekopitayushchie* [Fauna of terrestrial vertebrates of the Urals. Issue 1. Mammals]. Sverdlovsk, UrGU Publ., 1969. 155 p. (In Russian)
27. Naumenko N. I. Rastitel'nost' [Vegetation]. *Geografiya Kurganskoi oblasti* [Geography of the Kurgan region]. Kurgan, KGU Publ., 2019, pp. 80—104. (In Russian)
28. Naumov N. P. Izuchenie podvizhnosti i chislennosti melkikh mlekopitayushchikh s pomoshch'yu lovchikh kanavok [Study of the mobility and number of small mammals using trapping grooves]. *Voprosy kraevoi, obshchei i eksperimental'noi parazitologii* [Questions of regional, general and experimental parasitology]. Moscow, Medgiz Publ., 1955, vol. 9, pp. 179—202. (In Russian)
29. Naumov N. P. Geograficheskaya izmenchivost' dinamiki chislennosti i evolyutsiya [Geographic variability of population dynamics and evolution]. *Zhurnal obshchei biologii*, 1945, vol. 6, no. 1, pp. 37—52. (In Russian)
30. Nikiforov L. P. Opyt bios'emki naseleniya mlekopitayushchikh Tobolo-Ishimskoi lesostepi [The experience of bioshooting the population of mammals of the Tobol-Ishim forest-steppe]. *Geografiya naseleniya nazemnykh zhyvotnykh i metody ego izucheniya* [Geography of the population of terrestrial animals and methods of its study]. Moscow, AN SSSR Publ., 1959, pp. 7—22. (In Russian)
31. Pavlinin V. N., Shvarts S. S. *K voprosu o granitsakh rasprostraneniya nekotorykh vidov gryzunov na Urale* [On the question of the boundaries of the distribution of some species of rodents in the Urals]. *Trudy Instituta biologii Ural'skogo filiala AN SSSR* [Proceedings of the Institute of Biology of the Ural Branch of the USSR Academy of Sciences], 1957, is. 8, pp. 89—92. (In Russian)
32. Pavlinin V. N., Shvarts S. S. *Myshevidnye gryzuny Urala* [Mouse rodents of the Urals]. Sverdlovsk, Sverdlovskoe kn. izd-vo Publ., 1953. 117 p. (In Russian)
33. Panteleev P. A. *Rodentologiya* [Rodentology]. Moscow, T-vo nauch. izd. KMK Publ., 2010. 221 p. (In Russian)
34. Popov V. A. *Mlekopitayushchie Volzhsko-Kamskogo kraja. Nasekomoyadnye, rukokrylye, gryzuny* [Mammals of the Volga-Kama region. Insectivores, bats, rodents]. Kazan, Kazan. filial AN SSSR Publ., 1960. 466 p. (In Russian)
35. Potapkina A. F. *Ekologo-faunisticheskii ocherk serykh polevok (Genus Microtus Schrenk, 1798) Altae-Sayanskoi gornoj strany* [Ecological and faunistic essay of the gray vole (Genus Microtus Schrenk, 1798) of the Altai-Sayan mountainous country]. *Fauna i sistematika pozvonochnykh Sibiri* [Fauna and taxonomy of vertebrates of Siberia]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1977, pp. 93—107. (In Russian)
36. *Pyastolova O. A. Ekologo-morfologicheskie osobennosti subarkticheskikh populyatsii polevki-ekonomki: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Ecological and morphological features of the subarctic populations of the root vole. Abstr. Cand. Dis.]. Sverdlovsk, 1967. 20 p. (In Russian)
37. Ravkin Yu. S., Livanov S. G. *Faktornaya zoogeografiya: printsipy, metody i teoreticheskie predstavleniya* [Factorial zoogeography: principles, methods and theoretical concepts]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2008. 205 p. (In Russian)
38. Reimers N. F. *Ptitsy i mlekopitayushchie yuzhnoi taigi Srednei Sibiri* [Birds and mammals of the southern taiga of Central Siberia]. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1966. 430 p. (In Russian)
39. Rusakov V. A., Starikov V. P. *Zimnee razmnozhenie myshevidnykh gryzunov Yuzhnogo Zaural'ya* [Winter reproduction of murine rodents of the Southern Trans-Urals]. *Slovtsovskie chteniya-2001: tez. dokl. i soobshch. nauch.-prakt. konf.* [Slovtsov readings-2001. Abstr. of reports and messages of sci.-pract. conf.]. Tyumen, Tyumen gos. un-t Publ., 2001, pp. 165—166. (In Russian)
40. Starikov V. P. *Osobennosti razmnozheniya stepnoi pestrushki (Lagurus lagurus) Yuzhnogo Zaural'ya* [Breeding features of the steppe lemongrass (Lagurus lagurus) of the Southern Trans-Urals]. *Sostoyanie teriofauny v Rossii i blizhnem zarubezh'e. Trudy Mezhdunarodnogo soveshchaniya, Moskva, 1—3 fevralya 1995 g.* [State of theriofauna in Russia and the near abroad. Proceed. of the Internat. meeting, Moscow, Febr. 1—3, 1995]. Moscow, 1996, pp. 334—337. (In Russian)
41. Starikov V. P., Kochurov V. N. *Terionaselenie Kurganskoi oblasti* [Terion population of the Kurgan region]. *Fauna pozvonochnykh Urala i sopredel'nykh territorii: sbornik nauch. trudov* [Vertebrate fauna of the Urals and adjacent territories. Collect. of sci. works]. Sverdlovsk, UrGU Publ., 1986, pp. 13—22. (In Russian)
42. Starikov V. P., Petukhov V. A., Morozkina A. V., Volodina O. Yu. *Ekologiya temnoi polevki (Microtus agrestis) goroda Surguta* [Ecology of the dark vole (Microtus agrestis) of the Surgut city]. *Regional'nye problemy ekologii i okhrany zhyvotnogo mira: materialy Vseros. nauch. konf.* [Regional problems of ecology and protection of the animal world. Proceed. of the All-Russia sci. conf.]. Ulan-Ude, Buryatskii gos. un-t Publ., 2019, pp. 206—209. (In Russian)

43. Syuzumova L. M. *K epizootologicheskoi kharakteristike populyatsii gryzunov Yuzhnogo Zaural'ya: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [On the epizootological characteristics of rodent populations in the Southern Trans-Urals. Abstr. Cand. Dis.]. Sverdlovsk, 1959. 16 p. (In Russian)
44. Teplov V. P. K voprosu o sootnoshenii polov u dikikh mlekopitayushchikh [On the question of sex ratio in wild mammals]. *Zoologicheskii zhurnal*, 1954, vol. 33, is. 1, pp. 174—179. (In Russian)
45. Tupikova N. V. Izuchenie razmnozheniya i voznrastnogo sostava populyatsii melkikh mlekopitayushchikh [Study of reproduction and age composition of populations of small mammals]. *Metody izucheniya prirodnykh ochagov boleznei cheloveka* [Methods of studying natural foci of human diseases]. Moscow, Meditsina Publ., 1964. pp. 154—208. (In Russian)
46. Formozov A. N. Melkie gryzuny i nasekomoyadnye Shar'inskogo raiona Kostromskoi oblasti v period 1930—1940 gg. [Small rodents and insectivores of the Sharya district of the Kostroma region in 1930—1940s]. *Fauna i ekologiya gryzunov* [Fauna and ecology of rodents]. Moscow, MOIP Publ., 1948, is. 3, pp. 3—110. (In Russian)
47. Formozov A. N. Programma i metodika rabot nablyudatel'nykh punktov po uchetu myshevidnykh gryzunov v tselyakh prognoza ikh massovogo poyavleniya [The program and methods of work of observation posts for the registration of mouse-like rodents in order to predict their mass appearance]. *Uchenye zapiski MGU*, 1937, is. 11, Biologiya, pp. 97—106. (In Russian)
48. Shvarts S. S. Biologiya razmnozheniya i voznrastnaya struktura populyatsii shiroko rasprostranennykh vidov polevok na Krainem Severe [Breeding biology and age structure of populations of widespread species of voles in the Far North]. *Materialy po faune Priobskogo Severa i ee ispol'zovaniyu. Trudy Ural'skogo filiala Salekhardskogo statsionara* [Materials on the fauna of the North of the Ob River region and its use. Proceedings of the Ural branch of the Salekhard unit]. Tyumen, 1959, is. 1, pp. 239—254. (In Russian)
49. Shvarts S. S., Bol'shakov V. N. Ekologiya subarkticheskikh Micromammalia Zapadnoi Sibiri i ikh rol' v ekosistemakh [Ecology of subarctic Micromammalia in Western Siberia and their role in ecosystems]. *Populyatsionnaya ekologiya i izmenchivost' zhivotnykh* [Population ecology and variability of animals]. Sverdlovsk, UNTs AN SSSR Publ., 1979, pp. 3—20. (In Russian)
50. Shvarts S. S., Ishchenko V. G., Ovchinnikova N. A., Olenev V. G., Pokrovskii A. V., Pyastolova O. A. Cheredovanie pokolenii i prodolzhitel'nost' zhizni gryzunov [Alternation of generations and lifespan of rodents]. *Zhurnal obshchei biologii*, 1964, vol. 25, no. 6, pp. 417—433. (In Russian)
51. Shvarts S. S., Pavlinin V. N., Syuzumova L. M. Teoreticheskie osnovy postroeniya prognozov chislennosti myshevidnykh gryzunov v lesostepnom Zaural'e [Theoretical foundations for making forecasts of the number of murine rodents in the forest-steppe Trans-Urals]. *Trudy Instituta biologii Ural'skogo filiala AN SSSR* [Proceedings of the Institute of Biology of the Ural Branch of the USSR Academy of Sciences], 1957, is. 8, pp. 3—59. (In Russian)
52. Breed W. G. Oestrus and ovarian histology in the lactating vole (*Microtus agrestis*). *Journal of Reproduction and Fertility*, 1969, vol. 18, no. 1, pp. 33—42. DOI: 10.1530/jrf.0.0180033.
53. Kaikusalo A., Tast J. Winter breeding of Microtinae rodents at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. Merrit J. F. (ed.). *Winter ecology of small mammals*. Pittsburgh, 1984, pp. 243—252 (Special publication Carnegie museum of Natural History, N 10).
54. Larsson T.-B., Hansson L., Nyholm E. Winter reproduction in small rodents in Sweden. *Oikos*, 1973, vol. 24, no. 3, pp. 475—476.
55. Lord R. D. Jr. Litter size and latitude in North American mammals. *American Midland Naturalist*, 1960, vol. 64, no. 2, pp. 488—499.
56. Myllymäki A. Intraspecific competition and home range dynamics in the field vole *Microtus agrestis*. *Oikos*, 1977, vol. 29, no. 3, pp. 553—569. DOI: 10.2307/3543594.
57. Myllymäki A. Population ecology and its application to the control of the field vole *Microtus agrestis* (L.). *EPPO publ. Ser. A*. 1970, no. 58, pp. 7—48.
58. Pokki J. Distribution, demography and dispersal of the field vole, *Microtus agrestis* (L.), in the Tvärminne archipelago, Finland. *Acta Zoologica Fennica*, 1981, vol. 164, pp. 1—48.
59. Pusenius J., Viitala J. Demography and regulation of breeding density in the field vole *Microtus agrestis*. *Annales Zoologici Fennici*, 1993, vol. 30, no. 2, pp. 133—142.
60. Smyth M. Winter breeding in woodland mice, *Apodemus sylvaticus*, and voles, *Clethrionomys glareolus* and *Microtus agrestis*, near Oxford. *Journal of Animal Ecology*, 1966, vol. 35, no. 3, pp. 471—485. DOI: 10.2307/2486.
61. Starikov V. P., Vartapetov L. G. Geographic Ecological Analysis of Small Mammals of the Northern Taiga of Western Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*, 2021, vol. 14, no. 1, pp. 49—61. DOI: 10.1134/S1995425521010078.

62. Viitala J. Social organization in cyclic sybarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.). *Annales Zoologici Fennici*, 1977, vol. 14, no. 2, pp. 53—93.

63. Zimmermann K. Wintervermehrung der Feldmaus (*Microtus arvalis*) bei Potsdam-Rehbrücke 1958/59. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 1960, Bd. 25, H. 1-2, S. 94—95.