

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Институт систематики и экологии животных

Сибирского отделения Российской Академии наук

На правах рукописи

Чертилина Ольга Владимировна

**ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ
МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ ОТКРЫТЫХ ЛАНДШАФТОВ
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ВНУТРЕННЕЙ АЗИИ**

03.02.04 – зоология

Диссертация

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель

доктор биологических наук

Ю.Н. Литвинов

Новосибирск – 2015

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.....	9
1.1 Природные условия районов исследования.....	11
1.2 Методы полевых исследований.....	23
1.3 Генетические методы исследования.....	30
1.4 Краткая характеристика используемого материала.....	37
ГЛАВА 2. ФАУНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ ГРЫЗУНОВ ЛЕСОСТЕПЕЙ И ГОРНЫХ СТЕПЕЙ ВНУТРЕННЕЙ АЗИИ.....	43
2.1 Виды и сообщества грызунов Казахского мелкосопочника.....	43
2.2 Сообщества грызунов Юго-Восточного Алтая.....	52
2.3 Сообщества грызунов Юго-Западной Тувы.....	54
2.4 Сравнительный фауно-экологический анализ сообществ грызунов горно- степных ландшафтов Юга Сибири.....	58
2.5 Скальные полевки в сообществах грызунов горных ландшафтов Сибири, Казахстана и Монголии.....	65
ГЛАВА 3. СРАВНЕНИЕ АДАПТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ РАЗМНОЖЕНИЯ ПОЛЕВОК ГОРНЫХ СТЕПЕЙ ЮГА СИБИРИ И СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА	75
ГЛАВА 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА И ФИЛОГЕОГРАФИЯ СКАЛЬНЫХ ПОЛЕВОК.....	80
4.1 Внутривидовая изменчивость плоскочерепной полевки по данным об изменчивости гена cytochrom b.....	81
4.2 Внутривидовая структура популяций плоскочерепной полевки по данным об изменчивости гена cytochrom b.....	81
4.3 Генетическое разнообразие и дифференциация скальных полевков.....	88
ВЫВОДЫ.....	92
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	93

ВВЕДЕНИЕ

Организация современных биомов во многом связана с популяционными процессами, происходящими в биотических сообществах, входящих в природные экосистемы (Шварц, 1980; Hansson, Stenseth, 1988; Васильев, Большаков, 1994; Hanski, 1999; Литвинов, 2010). Состав и структура природных экосистем северной части Внутренней Азии в значительной мере обусловлены разнообразием входящих в них сообществ животных. Многими исследованиями показано, что изучение экологического и генетического состава популяций мышевидных грызунов позволяет уточнить таксономический статус отдельных видов, определить филогенетические связи в таксономических и экологических группах животных, а также вносит вклад в решение проблемы формирования и существования эволюционно сложившихся современных сообществ и фаунистических группировок (Шварц, 1980; Большаков и др., 1986; Щипанов, 1998; Роговин, 1999; Абрамсон, 2007; 2009; Lebedev et al., 2007).

Грызуны в современных сообществах представлены видами, участвующими в основных экологических связях и взаимодействиях в экосистемах, что делает их удобными объектами для изучения нарушений и определяет их значение в комплексной оценке состояния природных ландшафтов.

Представители отряда Грызуны (Rodentia Bowdich, 1821) – одна из самых многочисленных, широко распространённых и значимых в горных, степных и полупустынных ландшафтах групп животных. Сообщества грызунов (совместные популяционные группировки) представляют собой элементы населения с различными ландшафтными особенностями видового и количественного состава, которые, в зависимости от действия основных природных факторов, различаются во времени и в пространстве (Литвинов и др., 2010).

В современной зоологии большое внимание уделяется анализу разнообразия двухуровневых надорганизменных биосистем, представленных взаимодействием популяционного и экосистемного уровней организации (Букварева, Алещенко, 1997, 2005). Поэтому представляется важным изучение соотношения экосистемного (на

уровне сообществ) и популяционного разнообразия грызунов в полупустынных, степных и лесостепных горных ландшафтах.

В открытых ландшафтах горных и равнинных ландшафтов Юга Сибири, Казахстана и Монголии специфика распределения грызунов по территории заключается в сильной биотопической приуроченности как стенотопных специализированных горных или степных видов, так и широко распространенных интразональных форм (Литвинов и др., 2013). Под открытыми ландшафтами мы понимаем в основном степные, частично значительно разреженные лесостепные участки, расположенные в равнинных и высокогорных районах Восточно-Казахстанского нагорья, Юго-Восточного Горного Алтая, Юго-Западной Тувы, Прибайкалья, Северной Монголии. Обитающие в открытых ландшафтах популяции полевок, в целом образуют сообщества, в которых присутствуют аборигенные элементы фауны и широко распространенные виды полевок, адаптационные возможности которых позволяют им населять интразональные, иногда нехарактерные для этих видов местообитания. Изучение фаунистического состава и организации многовидовых сообществ грызунов открытых пространств Внутренней Азии вносит вклад в формирование представлений о биоразнообразии современных биомов на изучаемых территориях. Также представляется важным сравнительное изучение некоторых популяционных характеристик фоновых видов грызунов, в частности экологических стратегий, под которыми понимаются различия в характеристике роста, размножения и плодовитости, разных по типу распространения и биотопической приуроченности видов полевок в условиях горно-степных ландшафтов Юга Сибири, Казахстана и Монголии. Особый интерес вызывают сравнительные данные по демографической структуре и плодовитости двух видов полевок: узкочерепной (*Microtus gregalis*) – широко распространенного вида, обитающего в открытых биотопах, и плоскочерепной (*Alticola strelzowi*) населяющей исключительно скальные участки с горно-степной растительностью.

К анализу популяционного и внутривидового разнообразия относится изучение молекулярно-генетической изменчивости структурообразующих видов грызунов открытых пространств. Изучение генетической изменчивости разных таксономических групп полевок, обитающих на территории Внутренней Азии, сопряжено с формированием сложной структуры рельефа и палеоклиматической

историей горных ландшафтов (Lebedev et al., 2007). Серия горных оледенений в верхнем плейстоцене и голоцене на территории Внутренней Азии приводила к изменению ландшафтно-климатических условий региона (Величко, 2009). Возникающие вследствие этого разрывы ареалов, рефугиумы, и последующее расселение видов приводят к усложнению внутривидовой структуры, разделению на отдельные эволюционные линии (Hewitt, 1996). Вместе с тем генетическая изменчивость и филогеография грызунов, обитающих на данной территории, остаются практически неизученными.

Проведенные на территории Внутренней Азии (Восточно-Казахстанское нагорье, Юго-Восточный Горный Алтай, Юго-Западная Тува, Прибайкалье, Северная Монголия) эколого-фаунистические, аутоэкологические и популяционно-генетические исследования грызунов сравнительно немногочисленны. Научные публикации зоологов для изучаемой территории не имеют системного характера и разобщены во времени десятками лет. Поэтому вышеуказанные аспекты изучения мышевидных грызунов рассматриваемого региона, несомненно, представляются актуальными.

Цель исследования: на основе изучения сообществ и популяций грызунов равнинных и горно-степных районов северо-восточной части Внутренней Азии, выявить основные закономерности их структурной организации, сравнить популяционные характеристики роста и размножения фоновых видов грызунов, определить молекулярно-генетические аспекты изменчивости в популяциях модельных горно-степных видов.

В работе решались следующие **задачи:**

1. Сравнить фаунистический состав и особенности ландшафтного распределения населения грызунов на отдельных модельных степных и горно-степных участках Внутренней Азии.
2. Проанализировать структуру, сходство и различие, а также параметры разнообразия сообществ грызунов, обследованных участков.
3. Определить экологические стратегии совместно обитающих популяций видов полевок с различной структурой ареала.
4. Провести исследование генетической изменчивости в популяциях плоскочерепной полевки в пределах ареала. На основе данных о последовательности гена *cytochrom b* оценить полиморфизм ее митохондриальной ДНК.

5. Выявить генетическую структуру видов скальных полевок для формирования предварительной гипотезы об их филогенетических связях.

Научная новизна работы. В работе проведен оригинальный сравнительный анализ населения и организации сообществ грызунов открытых территорий труднодоступных горных и степных районов Внутренней Азии. Определены стратегии плодовитости и роста в популяциях разных по характеру распространения и биотопической приуроченности видов полевок, совместно обитающих в горно-степных районах. Впервые исследована межвидовая и внутривидовая генетическая изменчивость скальных полевок (рода *Alticola*) в пределах региона (Чертилина и др., 2012).

Теоретическое и практическое значение. Изучение современной структуры популяций и сообществ грызунов открытых ландшафтов северо-восточной части Внутренней Азии – необходимый этап в создании научно обоснованных методов оценки и прогнозирования их состояния при изменениях климата и трансформации природной среды. Сведения по биологии и генетической изменчивости скальных полевок позволяют аргументировано обосновывать проблемы сохранения этой малоизученной реликтовой группы. Полученные последовательности мтДНК *Alticola strelzowi* депонированы в GenBank (JN032744-JN032755).

Положения, выносимые на защиту.

1. В открытых ландшафтах северо-восточной части Внутренней Азии сообщества грызунов состоят из стенотопных, видов со значительной ландшафтно-биотопической приуроченностью и эвритопных широко распространенных видов, занимающих интразональные участки. Смена видового состава грызунов по природно-климатическим градиентам среды происходит согласно экологическому викариату.

2. Ландшафтные видовые группировки скальных полевок в разных участках северо-восточной части Внутренней Азии характеризуются определенной степенью видовой и внутривидовой генетической изменчивости.

Личный вклад в работу. Автор принимала участие в сборе полевого материала из обследованных участков Внутренней Азии в составе экспедиционных отрядов ИСиЭЖ СО РАН. Пробы тканей на генетический анализ собраны автором самостоятельно. Участие автора в анализе возрастной структуры и размножения популяций полевок оценивается в 65%. Молекулярно-генетический анализ проведен в лаборатории ИСиЭЖ СО РАН автором самостоятельно. Интерпретации молекулярно-

генетических данных и построение филогенетических деревьев проведены совместно с к.б.н. Е.П. Симоновым. Общий вклад автора в подготовку и написание диссертационной работы оценивается в 85%.

Степень достоверности и апробация материала. Видовое определение грызунов произведено и подтверждено совместно с д.б.н. Ю.Н. Литвиновым и к.б.н. Т.А. Дупал.

Результаты исследований представлены в виде устных и стендовых докладов на следующих научных международных и российских совещаниях и конференциях: 19th International Symposium «Ecology & Safety» (Bulgaria, 2010); Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы современной териологии» (Новосибирск, 2012); Международной научной конференции «Млекопитающие северной Евразии: жизнь в северных широтах» (Сургут, 2014); 3-й научной конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2014), Юбилейной научной сессии «70 лет териологических исследований в ИСиЭЖ СО РАН: Итоги и современное состояние», (Новосибирск, 2014), и на межлабораторных семинарах ИСиЭЖ СО РАН.

Публикации. По результатам исследований опубликовано 11 работ, в том числе 4 статьи в журналах из перечня ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 111 страницах машинописного текста, состоит из введения, 4 глав, выводов и списка литературы. Работа иллюстрирована 14 рисунками и 16 таблицами. Список литературы включает 224 источника, из них 69 на иностранных языках.

Благодарности. Особую благодарность автор выражает научному руководителю - д.б.н. Литвинову Юрию Нарциссовичу, чьи идеи и научные планы послужили основой для этой работы, за внимание, поддержку и ценные советы. Искренне признательна всем сотрудникам лаборатории экологии сообществ позвоночных животных: к.б.н. В.Ю. Ковалевой., к.б.н. Т.А. Дупал., к.б.н. Е.И. Зуйковой., к.б.н. Н.А. Бочкареву за помощь, конструктивные замечания, советы в процессе выполнения работы. Автор благодарен всем коллегам: к.б.н. С.А. Абрамову, Н.В. Лопатиной, к.б.н. Е.П. Симонову, к.б.н. А.А. Банниковой (Кафедра зоологии позвоночных, Биологический факультет МГУ), В.С. Лебедеву (Зоологический музей МГУ), которые любезно предоставили часть материала и помогли в обработке данных. Выражаю искреннюю благодарность

сотрудникам ИСиЭЖ СО РАН: к.б.н. М.А. Потапову, к.б.н. П.А. Задубровскому, к.б.н. И.В. Задубровской, к.б.н. Г. А. Семенову за помощь на разных этапах работы.

Отдельное большое спасибо моим родителям – Чертилиным Владимиру Сергеевичу и Полине Дмитриевне, а также сестрам, друзьям за безграничное терпение и поддержку.

Исследования финансировались за счет интеграционных грантов СО РАН № 63, 70; грантов РФФИ № 11-04-00141-а, 14-04-00121-а; и гранта МОИН Республики Казахстан (2008-2009 гг.)

ГЛАВА 1. РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория Внутренней Азии не имеет четко обозначенных границ и в географическом смысле довольно неопределенна. Тем не менее использование этого термина представляется вполне оправданным в применении к той срединной части Азиатского континента, которая далеко отстоит от трех океанов.

Под Внутренней Азией, территорией, в которую полностью входят районы наших исследований, мы подразумеваем глубинную область обширнейшего субконтинента Центральной Азии, объединяющую внутриконтинентальные территории и составляющую ядро Азии. Именно в таком контексте использовал этот термин В.А. Обручев (1951). Существует представление о Внутренней Азии как и о пространстве от Центральной Якутии на севере до плоскогорья Ордос на юге и от Алтая на западе до Большого Хингана на востоке (Равский, 1972).

Термин «Внутренняя Азия» был известен еще в начале XX века, изначально он являлся синонимом термину «Центральная Азия», к которой немецкий географ-страновед Ф. Рихтгофен относил бессточные пространства внутренней части материка, а границами этого пространства считал на юге – южный край Тибета, на севере – Алтай, на западе – Памирский водораздел, а на востоке – Хинганский хребет. Позже русский географ А.Н. Краснов (1910) определил понятие «Внутренняя Азия» как территорию, включающую Центральную Азию по Рихтгофену с частью Тибета, Иран с частью Малой Азии и Туркестан (Средняя Азия и часть Казахстана южнее Арало-Иртышского водораздела). Э.И. Равский (1972) под Внутренней Азией рассматривает области, относящиеся к южной – «внеледниковой» части Восточной Сибири, примыкающие к ним большую часть Монголии и некоторые внутренние районы Северного Китая, принадлежащие к бассейну среднего течения реки Хуанхэ. В таких пределах Внутренняя Азия простирается почти от Полярного круга до 40° с.ш. и от 90 до 120-130° в.д.

Б.О. Гомбоев (2006) ограничивает территорию Внутренней Азии тремя субъектами России – Республиками Тувой и Бурятией, Забайкальским краем, а также

Монголией и двумя автономными районами Китая – Синцзян-Уйгурским и Внутренней Монголией

В настоящей работе за основу берется территория согласно И.А. Бересневой (2006). Данная в этой работе картосхема аридной зоны Азии выделена по радиационному индексу сухости, используемому в климатологии. Однако из нее исключается большая часть Ирана и Малая Азия, при этом северная граница отодвигается на север, захватывая зону лесостепи.

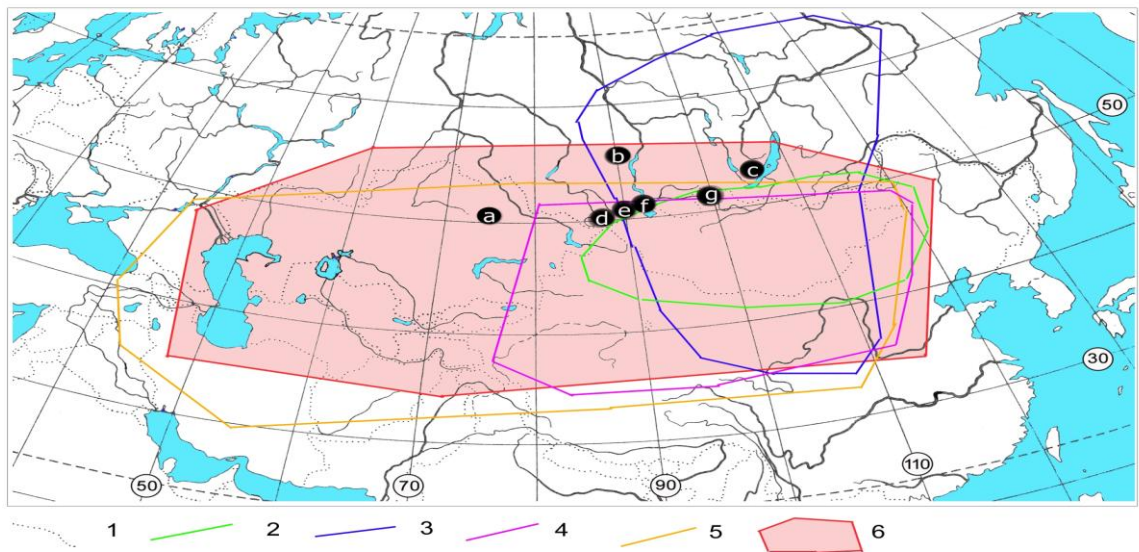


Рисунок 1 – Картосхема Внутренней Азии. Условные обозначения: 1 – границы государств. Границы Внутренней Азии в работах разных авторов: 2 – Б. О. Гомбоев (2006); 3 – Э. И. Равский (1972); 4 – Ф. Рихтгофен; 5 – А. Н. Краснов (1910); 6 – границы Внутренней Азии, принятые в настоящей работе.

Точки на карте – районы исследований: **а** – Баянаульский р-он (республика Казахстан); **б** – Ширинская степь (Республика Хакасия); **с** – Тажеранская степь (Прибайкалье); **д** – Юго-Восточный Алтай; **е, ф** – Юго-Западная Тува; **г** – окр. оз. Хубсугул (Северная Монголия)

В итоге северная граница Внутренней Азии условно проведена Бересневой по границе лесостепной зоны, далее по тем же широтам до Амура с востока территория ограничена хребтом Большой Хинган, южная граница проходит по южному краю

Тибета, далее через север Ирана на западе охватывает бассейн Каспийского моря (Рисунок 1). В основном, это бессточные области и области с внутренним стоком.

При обзоре представлений о Внутренней Азии мы использовали основные известные описания границ с уточнениями Ю. Н. Данилова (2010).

Взятая за основу схема границ Внутренней Азии включает территории нескольких азиатских государств. Наши исследования относятся к северо-восточной части Внутренней Азии и проведены на территории Казахстана, России и Монголии.

1.1 Природные условия районов исследования

В этом разделе мы приводим основные характеристики рельефа, климата, почв, растительности горно-степных районов Внутренней Азии, где проводили исследования. Очерки приведены по районам отдельно. При описаниях отдельных районов мы учитывали, как основные природные характеристики влияют на грызунов: распределение по территории, трофические связи и предпочтения, наличие убежищ и укрытий (Долговых и др., 1999).

Рассматриваемая территория расположена вблизи географического центра Азии в северной части суббореального биоклиматического пояса. Ее климат формировался в мезозое-кайнозое под суммарным влиянием трех океанов: Атлантического, Северного Ледовитого и Тихого. По последним уточненным данным (Волкова, 1994, 1997) современная западная граница резко континентального сектора проходит через Тянь-Шань пересекает восток Джунгарии, затем тянется по континентальному водоразделу вдоль магистрального хребта Монгольского Алтая, хр. Сайлюгем, Монгун-Тайги и далее на север вдоль р. Енисей. На юге этот секторный рубеж совпадает с установленной Е.И. Рачковской (1993) границей между Ирано-Туранской и Центрально Азиатской пустынными подобластями.

Под влиянием азиатского антициклона по долготному градиенту – с севера на юг и широтному – с запада на восток возрастает степень континентальности и аридизации

климата. Возрастает общая ксерофитизация ландшафтов: постепенно сокращаются и редуцируются леса; на склонах, в межгорных понижениях и на пьедесталах хребтов развиваются сухие, затем опустыненные степи, полупустыни (злаково-пустынные степи, или пустынные злаковники) и пустыни (Емельянов, 1974).

Многие палеозологи склоняются к мнению, что Азия служит центром происхождения и расселения многих млекопитающих (Мензбир, 1934; Дарлингтон, 1966). В неогене условия для формирования фауны грызунов в Азии отличались стабильностью, поскольку характеризовались однообразием климата и постоянством эколого-географических условий. Это выразилось в тождестве олигоценых и современных форм (Криштофович, 1959). Некоторые исследователи считают, что в четвертичном периоде ледники занимали всю северную часть Западной Сибири к северу от 60°с.ш. (Обручев, 1931; Сакс, 1953). Фауна ледникового периода тесно связана с предшествующей ей фауной, особенно это касается мелких форм животных (грызунов), которые возникли в конце плиоцена.

Алтае-Саянская горная область в конце третичного периода не являлась горной, она имела незначительные поднятия в виде сопок, покрытых темнохвойной тайгой с примесью широколиственных элементов (Ревердатто, 1931; 1940). Современный горный рельеф образовался перед ледниковой эпохой в начале четвертичного периода (Юдин, 1980). Во время неоднократных оледенений флора и фауна гор подвергались существенным изменениям – часть представителей погибала, часть мигрировала. Некоторые реликты сохранились до сегодняшнего дня в Северо-Западной Монголии. В четвертичном периоде происходили значительные изменения климата в сторону потепления и похолодания с изменением режима влажности. Это вызывало соответствующие перестройки растительных сообществ и животного населения. Только в начале голоцена на территории Алтая установились климатические условия, близкие к современным (Алтае-Саянская горная обл., 1969). В конце плейстоцена-голоцена развилась темнохвойная тайга и лиственничные леса восточносибирского типа с современной фауной (Сушкин, 1938).

В зависимости от направления изменения климата в сторону увлажнения или сухости менялись соотношения степей и территорий, покрытых лесом, а соответственно – фаунистических сообществ. Только коренными изменениями природной обстановки в

историческом плане можно объяснить существование изолированных территорий, заселенных реликтовыми видами (Юдин, 1980).

Таким образом, современная фауна, население и структура сообществ грызунов Внутренней Азии формировалась в плейстоцен-голоцене в результате отхода основных ледников, общего потепления климата, неотектонических процессов, формирующих горные районы.

Казахский мелкосопочник

Северный Казахстан расположен в основном в степной части Западно-Сибирской равнины; на севере он заходит в лесостепную зону, а на юге в полупустыню южной части Центрально- Казахстанского мелкосопочника (Огарь, Иващенко, 2006).

Казахский мелкосопочник – степь в центральном Казахстане с небольшими, обрывистыми низкогорными массивами, отсюда и название «мелкосопочник». Для Казахского мелкосопочника характерно большое количество холмов и увалов, обычно разделенных замкнутыми понижениями различной величины. Холмы-сопки имеют куполовидную или конусовидную вершину, поднимающуюся над окружающей местностью на высоту от нескольких метров до 80-100 м. Однако рельеф территории мелкосопочника отличается сложностью, и характеризовать его только множеством сопкок нельзя. В средней, приподнятой части мелкосопочника располагаются горы, протягивающиеся с запада на восток: Улутау (1137 м), Каркаралинские с наиболее высокой горой Кызыл-рай (1559 м), Чингиз-Тау (1301 м). В северной части, на границе с Западно-Сибирской низменностью, обособленно расположены Кокчетавские горы, поднимающиеся почти до 900 м (Давыдова и др., 1966).

Почвы Казахского мелкосопочника зональные. К северу от верхнего широтного течения р. Ишим распространены черноземы, входящие в зону степей. Большая часть мелкосопочника занята почвами полупустыни – светло-каштановыми и бурыми (Давыдова и др., 1966). Сухой континентальный климат мелкосопочника, расположенного большей частью в зоне полупустынь, неблагоприятен для образования гумуса в почвенной толще. Этому способствует и редкая, тощая растительность зоны (Казахстан, 1969). На Казахском мелкосопочнике большие пространства заняты каменистыми почвами. В долинах накапливается мелкозем, он периодически хорошо увлажняется; в долинах значительно лучше развивается растительность.

Климат в основном резко континентальный. В течение года на территории господствует воздух умеренных широт (полярный воздух). Этот воздух на севере граничит с арктическим, а на юге – с тропическим. Это обуславливает частую и быструю смену погод – типичную черту климата средних широт. Преобладание того или иного типа погоды в определенные сезоны года определяет характер климата территории. Климат мелкосопочника характеризуется не только большими амплитудами суточных и годовых температур воздуха, холодной зимой и жарким летом, но и небольшим количеством осадков. Самый холодный месяц – январь. Средняя температура января от -16 до -19°C , абсолютные минимумы – до -45°C . Самый теплый месяц – июль. Средняя температура июля $+22^{\circ}\text{C}$, абсолютные максимумы достигают $+45^{\circ}\text{C}$. Годовое количество осадков – около 250 мм (Давыдова и др., 1966).

Растительность имеет переходный характер от степной к пустынной. В северной части мелкосопочника, в Кокчетавской области, – степи, в которых преобладают дерновинные злаки. На большей его части распространены типчаково-полынные степи полупустыни. В северной их полосе преобладают злаки, а в южной полыни. Белая полынь и другие полыни занимают слабо засоленные участки. Черной полыни обычно сопутствуют солянка-биюргун, белая лебедка – кокпек, изен, или прутняк, камфоросма, эбелек, или устели-поле, и др. На солончаках растут солянки, например, сарсазан, кустарник кермек, тамариск, черная полынь. Из дерновинных злаков широко распространены типчаки, тонконог, ковыли. Весной быстро развиваются эфемеры – тюльпаны, ревень, верблюжья трава, лютик.

На горах формируется высотная поясность растительности. Вся приподнятая центральная полоса мелкосопочника с островными горами занята ковыльно-типчаковыми, полынными каменистыми степями, в которых широко распространены заросли кустарника караганы и небольшие березовые рощи. У подножия гор эти степи сменяются полыннотипчаковыми каменистыми степями. (Давыдова и др., 1966).

По физико-географическому районированию территория Баянаульского национального парка, где собирался материал с 2008 по 2010 гг., входит в Ерментау-Каркаралинскую область Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Это регион умеренно-сухих и сухих степей с выраженным высотным поясом. Характерными особенностями климата являются холодная, довольно продолжительная зима с устойчивым снежным покровом и жаркое лето с дождями и сильными ветрами.

Среднегодовая температура $+3,3^{\circ}\text{C}$, среднегодовая сумма осадков около 400 мм, причем большая их часть выпадает с апреля по октябрь (Огарь, Иващенко, 2006).

Значительную площадь занимают выходы скальных пород, сложенных в основном из крупнозернистых гранитов и туфов, покрытых разреженными сосновыми лесами и кустарниками (таволга, шиповник, спирея, казацкий можжевельник), а также петрофильной растительностью (очиток пурпурный, лишайники). В более низких и увлажнённых местах расположены смешанные леса (берёза, осина, ольха, черёмуха и сосна) с подстилкой и хорошо развитым травостоем. Выровненные пространства между скальниками и низинами заняты обширными участками полынно-злаковой степи со спиреей и другими кустарничками, большим количеством луковичных растений и горноколосника. Берега озера покрыты берёзово-тополёвыми лесами с густым кустарниковым подлеском (шиповник, таволга, жимолость, смородина и др.). Вдоль береговой линии хорошо развиты тростники.

Юго-Восточный Алтай

Истоки исследования и освоения горной системы Азии Алтая уходят далеко в глубь веков. На Алтае побывало много исследователей. Подробный хронологический обзор географическим исследованиям Алтая дан в работах М.Ф. Розена «История исследования природы Горного Алтая» (1961) и «Очерки и библиография исследований природы Алтая» (1970), Н.А. Камбалова, А.Д. Сергеева (1968), в книге «Горный Алтай» под редакцией В.С. Ревякина (1971).

Первые сведения о млекопитающих, в том числе грызунов, исследуемой территории относятся к XVII-XVIII вв., и собраны русскими землепроходцами (Юдин, Галкина, Потапкина, 1979). Среди исследователей млекопитающих в горах Южной Сибири, несомненно, следует назвать крупнейшего натуралиста П.С. Палласа (Pallas, 1771). Им и П.И. Шангиным (Шангин, 1786) оставлены богатейшие сведения по орографии, рельефу, климату, растительному и животному миру, которые не потеряли своего значения и в наши дни (Маринин, 1987).

Юго-Восточный Алтай – горная система, расположенная там, где сходятся границы России, Монголии, Китая и Казахстана. Эта провинция общей площадью 17 тыс км². Находится на юго-востоке Республики Алтай между 49 и 50° с. ш., 87 и 89° в. д. и включает юго-восточную оконечность Чулышманского нагорья с Джулукульской

котловиной, часть разделяющих Алтай и Саяны хребтов Шапшальский и Чихачева, северные склоны пограничных с Монголией хребтов Сайлюгем и Табын-Богдо-Ола, а также обширное плоскогорье Укок на юго-западе. С севера-запада на территорию провинции заходят отроги Южно- и Северо-Чуйского хребтов. Почти в центре ее расположена Чуйская котловина протяженностью 70 км, шириной 10-40 км и с абсолютными высотами от 1750 м на северо-западе до 2000 м на юго-востоке. К северо-западу от нее на высоте 1500-1700 м параллельно долине Чуи на 30 км протягивается Курайская котловина шириной 10-20 км. Эти три единицы сходны по характеру рельефа (Куминова, 1960; Огуреева, 1980; Долговых, 2006).

В пределах котловины сохранился древний монгольский или гобийский тип рельефа аридного облика. Горам юго-восточной части Алтая свойственен особый, резко отличный от других территорий Алтая тип высотной поясности, для которого характерен следующий полный ряд высотных поясов: пустыни, степи, высокогорные луга, нивальный пояс (Банникова, 1997).

В 2003-2004 гг. на формирование рельефа оказывали влияние процессы землетрясения, которые не только изменили геоморфологическую структуру рельефа, гидрологический и гидрохимический режимы подземных и поверхностных вод, выразившиеся в значительном увеличении в зимний период количества и площади наледи в Чуйской степи, но и повлияли на размещение животных, частично изменив структуру их местообитаний (Szacki, Babinska, Liro, 1993; Абатуров, 1996; Долговых, 2004).

Под сильно разреженным травянистым покровом степей формируются бурые и каштановые карбонатные почвы (Маринин, 1987) и даже солончаки (на поймах Чуйской степи и на плоскогорье Укок).

Под лесами развиты разнообразные горно-таежные подзолистые почвы. Среди них преобладают почвы грубощебнистого механического состава со слабо оформленным профилем. Такие почвы образуются на крутых склонах гор. На пологих склонах, где скапливается мелкозем, формируются подзолистые почвы с четко выраженным профилем генетических горизонтов. На увлажненных участках распространены болотистые почвы (Давыдова и др., 1966).

Под степями развиты преимущественно на лёссовидных суглинках обыкновенные черноземы и горные черноземы, переходящие в лесостепи в горные лесные серые почвы.

Алтай находится почти в середине Азиатского материка, недалеко от Центральной Азии, и удален на большие расстояния от океанов. Поэтому климат его имеет черты резко континентальные.

В свое время П.П. Сушкин (1938) подчеркивал своеобразие сухого антициклонального и холодного субаридного климата монгольского типа, свойственного Юго-Восточному Алтаю. Резкие колебания температур наблюдаются не только по сезонам года, но и в течение суток. Короткий безморозный период, небольшое количество осадков с летним максимумом, высокая инсоляция, малоснежная зима, наличие островов вечной мерзлоты – это показатели сурового резко континентального климата монгольского типа, особенно характерного для межгорных котловин. Континентальность климата проявляется в значительных годовых колебаниях температуры воздуха, которые могут достигать почти 90°C в долинах и котловинах с сильным прогревом летом и значительным охлаждением зимой. Наиболее низких значений абсолютный минимум температуры воздуха достигает в Чуйской и Джулукульской котловинах, на Чулышманском плоскогорье и плато Укок (-60 ...-66°C).

Юго-Восточный Алтай находится в области недостаточного увлажнения. Годовая сумма осадков колеблется от 70 до 170 мм. Уровень увлажнения трех летних месяцев примерно одинаков, но на июнь – август приходится свыше 68% годовой суммы осадков. В связи с сильными ветрами снеговой покров в зимнее время в междуречье практически отсутствует, что способствует глубокому промерзанию почвы (Куминова, 1960).

Четко очерченной границы между поясами растительности провести нельзя из-за разнообразия экологических условий в горах и связанной с этим пестроты растительности. На распределение растительности влияют крутизна и экспозиция склонов, количество осадков и их сток, грунтовое увлажнение. Здесь характерны остепненные варианты луговых кобрезиевых и кобрезиево-злаковых тундр, включающих элементы сухих степей. В долинах рек Юго-Восточного Алтая полосой различной ширины произрастают интерзональные тополево-ивовые, реже ельниковые насаждения (Огуреева, 1980).

В пределах Алтае-Саянской горной области высокогорная растительность контактирует с темно- и светлохвойными лесными формациями, а также с горными степями (Седельников, 1988). В южной, наиболее континентальной, части Алтае-Саянской горной области происходит частичная редукция лесного пояса или его полное выклинивание (хребты Монгун-Тайга, Сайлюгем). Лесной пояс выражен только по северным склонам хребтов, где господствует сибирская лиственница. По южным склонам развиваются своеобразные лесостепные комплексы или горные степи (Седельников, 1988).

Обследовали следующие характерные для хр. Сайлюгем биотопы: увлажненные ерниковые участки с элементами каменистых степей (2500 м над ур. м.), злаково-полынную каменистую степь (2600 м над ур. м.), участки горных степей (2700 м над ур. м.), каменистые россыпи (2800 м над ур. м.), злаково-осоковый луг в гольцовом поясе (3000 м над ур. м.).

Юго-Западная Тува

В 1880 году известный путешественник-географ Г. П. Потанин обследовал юг и запад Тувинской области. Кроме работ Потанина, фауна Тувинской области описана целым рядом исследователей: А.В. Андриановым, В.М. Родикевича, Н.Ф. Веселковым.

Расположенная в самом центре азиатского материка Тува простирается с запада на восток более чем на 700 км, занимая площадь около 170 тыс. кв. км. Рельеф центральной части Тувы представляет собой группу котловин, окруженных высокими горными хребтами, которые, протянувшись вдоль границ Тувы, образовали две мощные подковообразные дуги: северную (Саянскую) и южную (Танну-Ольскую).

Данная горная система является естественной границей между Тувой и Алтаем. Она образована несколькими горными хребтами и протянулась более чем на 200 км в меридианальном направлении, соединяя широтные хребты Саянской и Танну-Ольской горных дуг.

Все хребты, входящие в данную горную систему, представляют собой плосковерхие поднятия (горсты), впоследствии расчлененные эрозионными процессами. Преобладает альпийский гляциальный (созданный работой ледников) рельеф, развиты кары, гребни, вершины, моренные отложения, троговые ступенчатые долины. Вместе с

тем местами сохранились обширные участки плоскогорий, облегчающие траверсы хребтов.

Почвы преимущественно каштановые, черноземные, горно-лесные, горно-таежные. Снежный покров в горах Западной Тувы имеет нижнюю границу не только летом, но и зимой. Высота ее возрастает с севера на юг. Современное оледенение сохранилось на всех хребтах района, кроме Саянских (Петров, 1952; Носин, 1963).

Климат резко континентальный. Зима морозная, безветренная, в котловинах малоснежная. Средняя температура января от -28°C до -35°C . Лето умеренно теплое в горах и жаркое в котловинах. Средняя температура июля от $+15^{\circ}\text{C}$ до $+20^{\circ}\text{C}$. Осадков от 150 мм в год в котловинах до 1000 мм в горах. Расположена в степной зоне (Ефимцев, 1957).

Характер растительности в Западной Туве зависит от высоты местности и экспозиций склонов. Степи располагаются в Хемчикской котловине, в долинах рек вблизи нее и на склонах южной экспозиции. По мнению К. А. Соболевской (1950), «В целом степи Тувинской котловины несут черты переходного характера, так как в списке эдификаторов преобладают растения, свойственные степям Евразии. Но, с другой стороны, анализ видового состава показывает, что большая часть списка (72%) относится к растениям, имеющим азиатский тип ареала».

На высотах ниже 1800 м над ур. м. вдоль рек, стекающих с восточных склонов, узкой полосой тянутся тополя и ивы. Лиственничные и кедровые леса поднимаются по этим же склонам до 2200-2300 м над ур. м. Выше раскинулись альпийские луга и горные тундры. Чульшманское плоскогорье и массив Монгун-Тайги практически безлесны. В котловинах преобладает степная растительность, встречаются участки сосновых лесов. По долинам рек растут горные леса (кедр, лиственница, сосна), которые занимают около половины территории, выше 2200 м над ур. м. они сменяются горными тундрами, реже – лугами. В юго-восточной части Танну-Ола, благодаря более сухому климату, кустарники имеют более ксерофитный характер, вместе с березой и лапчаткой растут ивы, карагана гривастая и рододендрон (Обручев, 1951; Янушевич, 1952).

Прибайкалье и Северная Монголия

Приольхонье и о. Ольхон с их геолого-минералогическими и геоморфологическими особенностями на общем фоне Байкала – это своеобразие полупустынно-степных пенеппенизированных ландшафтов (Иметхенов, Долхонова, Елбаскин, 1997).

В юго-западной части Малого Моря имеются несколько небольших скальных островков, которые являются прямыми свидетелями существовавшего некогда слабовсхолмленного субаэрального рельефа, характерного для сухих степей (Атлас Иркутской области, 1962).

Большой интерес представляет рельеф вершинного пояса Приольхонской ступени (Тажеранская степь) между долиной Анги и Ольхонскими воротами. Здесь широко распространен холмисто-увалистый и гриво-ложбинный рельеф (Атлас Байкала, 1993).

Климат Приольхонья и о. Ольхон, как и любого другого участка оз. Байкал, складывался под влиянием значительной удаленности от морей, сложного горного рельефа, большой абсолютной высоты территории над ур. м. На климат территории в большой степени влияет близость озера Байкал. Влияние этого огромного озера сказывается в основном на характере распределения облачности, промерзании и оттаивании почв, образовании ледового покрова на реках и вскрытии их (Структура и ресурсы ..., 1977). Над Прибайкальем в течение всего года господствуют массы местного континентального воздуха. Поэтому для него характерны сравнительно холодная зима (средняя температура января -22 -26°C) и умеренно теплое лето (средняя температура июля 15 -18°C).

В пределах Тажеранских степей выпадает рекордно малое количество осадков (от 170 до 370 мм в год). Мощность снежного покрова на остепненных открытых участках очень мала, а нередко устойчивый снежный покров вообще отсутствует. Продолжительность безморозного периода составляет 99-124 дня. Лето довольно теплое, среднемесячная температура июля около 16°C , зима холодная, среднемесячная температура января -18 -19°C (Волошин, Андреев, Пронин, 2009).

Почвы степного пояса (зоны). В почвенном покрове степных пространств Байкальской Сибири господствующее положение занимают каштановые и черноземные почвы, им уступают по площади лугово-черноземные, повсеместно пятнами встречаются солонцы и лугово-солончаковые почвы. Каштановые почвы выделяются почвоведом как глубокопромерзающие. Черноземные почвы в целом отличаются

небольшой мощностью гумусового горизонта, резким уменьшением содержания гумуса, наличием разрыва между гумусовым горизонтом и горизонтом вскипания. Для черноземов Прибайкалья характерен высокий процент гумуса и повышенное содержание в них гуминовых кислот (Кузьмин, 1988; Волошин, Андреев, Пронин, 2009).

Широко распространены в Приольхонье и на о. Ольхон степные комплексы. От берега Байкала они простираются в горы до высоты 650-700 м над ур. м. Нередко эти природные комплексы приурочены к выходам карбонатных пород (Мартынов, Батжаргал, Мартынова, 1979). Рельеф пологоволнистый, представлен низкогорьем или предгорными шлейфами. Общий облик ландшафта сходен с Южным Забайкальем и Северной Монголией.

В Северной Монголии исследования проводились в окрестностях оз. Хубсугул. Прихубсугулье – высокоподнятая страна с наибольшей абсолютной высотой горой Мунку-Сардык (3491 м), наименьшая метка приурочена к урезу воды в Хубсугуле (1645 м). По особенностям строения рельефа в пределах Прихубсугулья выделяются два резко различающихся района – Западное и Восточное Прихубсугулье. Для западного характерно наличие крупных горных цепей, многие вершины которых поднимаются выше 2500-3000 м. Восточное Прихубсугулье намного ниже – большинство вершин не достигают здесь 2000 м (Богданова, Кулаков, Черкасов, 1976).

Положение Прихубсугулья в самой северной части Монголии предопределяет более холодный климат, чем на остальной части МНР. Климат резко континентальный. В зимний период в районе господствует сибирский антициклон, который образуется в октябре и существует до марта-апреля. В это время устанавливается малооблачная погода с очень низкими температурами воздуха в приземном слое и незначительными осадками. Средняя годовая температура воздуха составляет $-4-5^{\circ}\text{C}$. Самая низкая температура наблюдается в январе-феврале, а наиболее высокая – в июне-июле (Литвинов, Базардорж, 1992).

В бассейне Хубсугула преобладают ветры северо-западного и западного направлений, но в котловине озера они нередко подчиняются ее общей ориентировке север-юг. Осадки в Прихубсугулье в общем обильнее, чем в большинстве других физико-географических областей страны. В котловине оз. Хубсугул выпадает более 300 мм осадков в год (Дувжир, 1977).

Выделяются три вертикально почвенные зоны: горно-тундровая, горно-лесная, горно-лесостепная (Батжаргал и др., 1976).

Горно-тундровые почвы занимают около 20% территории и распространены в основном в районе Улан-Тайги, а также в горном поясе, поясе массивов Цзаду-Ури, поднимающихся на 2100-2200 м над ур. м. (Дувжир, 1977).

Основными компонентами структуры почвенного покрова горно-лесной зоны являются подзолистые и подзолисто-глеевые полугидроморфные почвы.

Горно-лесостепные почвы занимают юг области – районы средневысотных гор, покрывая склоны и межгорные долины. Этот тип почвы встречается в различных ландшафтных условиях (Дувжир, 1977).

Характерной особенностью почв некоторых районов Прихубсугулья надо считать их минерализацию.

Растительность Прихубсугулья входит в Евразиатскую хвойно-лесную область, Саянскую горно-таежную провинцию (Юнатов, 1950). В Прихубсугулье А.А. Батраева (1976) выделили 5 поясов растительности: горно-лесостепной, горно-лесной, подгольцовый, гольцовый и нивальный.

Тундровый тип растительности в Северном Прихубсугулье является наиболее распространенным после лесов. Лесная растительность составляет 50% всей территории и занимает горно-лесной пояс. Представлена лиственничной и кедровой формациями.

Степи распространены широко и занимают, в основном, южные склоны. Эта закономерность прослеживается по всему Прихубсугулью. Встречаются луговые степи. По долинам рек располагаются безжилко-осоковые луга (Литвинов, Базардорж, 1992).

1.2 Методы полевых исследований

Поскольку новые названия видов, приведенные в последней фаунистической сводке «Млекопитающие России. Систематико-географический справочник» под редакцией И.Я. Павлинова и А.А Лисовского (2012), еще не устоялись в зоологической литературе, в настоящей работе используются латинские названия видов по широко используемому справочнику: «Систематика современных млекопитающих» И.Я. Павлинов (2006).

В работе представлены результаты полевых исследований, проведенных сотрудниками лаборатории экологии сообществ позвоночных животных СО РАН при участии автора. Работы проводились с 2008 по 2014 гг. на территории Казахского мелкосопочника (Баянаульский р-н, Павлодарской обл, Республика Казахстан); Юго-Восточного Алтая (хребет Сайлюгем; р-н р. Баян-Чаган, Кош-Агачский р-н, Республика Алтай); Западной Тувы (районы рек Каргы и Моген-Бурен); в Тажеранской степи (Прибайкалье); в Ширинской степи (Республика Хакасия). Кроме того, в анализ фауны дополнительно были включены данные отловов, предоставленные сотрудниками лаборатории экологии сообществ позвоночных животных и лаборатории филогении и фауногенеза, полученные в окрестностях оз. Хубсугул (Северная Монголия), и литературные данные (Соколов, Швецов, Литвинов, 1985).

Для изучения грызунов за время работ было выставлено: 154 учетных линий давилок, 175 линий живоловок Геро, Шермана, Щипанова, заложено 70 ловчих канавок. Исследования проводились в течение летнего периода (июль, август). Отработано 1300 ловушко-суток (л-с) и 1867 живоловко-суток (ж-с). Всего отловлено и исследовано более 3000 животных, от которых в том числе взято 700 проб на молекулярно-генетический анализ, из которых 41 образец использован в настоящей работе. Определение видовой принадлежности отловленных животных проводилось по справочникам-определителям (Громов, Ербаева, 1995; Павлинов и др., 2002). Значительная часть коллекционных сборов, особенно на начальном этапе работы, определена при содействии д.б.н. Ю.Н. Литвинова. Все коллекции грызунов переданы в зоологический музей ИСиЭЖ СО РАН.

Всего проанализированы данные по 24 видам из 7 ключевых участков, расположенных в лесостепных и степных ландшафтах (Таблица 2).

Методы отлова и учета грызунов

Количественный учет – один из основных методических приемов изучения грызунов. Он позволяет охарактеризовать: количественные соотношения видов животных, населяющих отдельные биотопы или всю изучаемую территорию в целом; структуру сообществ, выделяя группы доминирующих, обычных и редких форм; относительное обилие особей каждого вида в различных участках и биотопах изучаемой территории. Также он позволяет проследить ход изменений численности животных во времени – сезонный и многолетний; количество особей, обитающих на единице площади в момент учета (Тупикова, 1964).

В связи с разнообразием образа жизни и поведения животных, нет универсальных способов учета, пригодных для одновременной оценки численности всех или большего числа видов. Для одного вида некоторые способы учета численности могут давать хорошие результаты в одни сезоны и при этом быть непригодными в другие (Юргенсон, 1937; Лавров, 1941; Ралль, 1947; Башенина, Бром, 1963; Тупикова, 1964). В настоящее время существуют различные способы количественного учета, дающие относительные или абсолютные показатели численности животных.

Отлов грызунов с использованием линий давилок

Зверьков отлавливали с использованием давилок Геро (Наумов Н.П., 1955), живоловушек Шермана, и живоловушек конструкции Щипанова (Щипанов, 1987). Метод давилок является распространенным и хорошо зарекомендовавшим себя. В большинстве случаев в работе применяли учетные линии из 50 давилок, расставленных на расстоянии приблизительно 5 м одна от другой. Соответственно длина одной ловушко-линии составляла 245 м. Реже в труднодоступных условиях применяли линии из 25 или 10 ловушек. Для установки ловушки выбирали наиболее подходящее место: на тропинках, в укрытиях под камнями, у корней дерева или куста, вдоль лежащего на земле ствола, около входа в нору и т.д.

Ловушки использовали деревянные и металлические, размером 140 x 85 мм, со стандартной пружиной и трапом. Длина рамки составляла 70 мм, что обеспечивало

большую сохранность черепов. Часть давилок были деревянными, их размер составлял 6 x 12 см при толщине не более 1 см. Длина проволочной рамки – 6,5 см.

Приманка в ловушках должна быть привлекательной для учитываемых видов, стандартной и легко доступной для использования в различные сезоны и в разнообразных условиях. Этим требованиям отвечает приманка из корки черного хлеба, смоченной подсолнечным маслом. Основным ингредиентом, привлекающим зверьков, служит подсолнечное масло. Недостатком приманки является то, что хлеб размокает на дожде, поэтому иногда вместо него использовали поролон. (Новиков, 1953; Кучерук, 1963; Тупикова, 1964; Gurnell, Little, 1992). Проверяли давилки два раза в сутки, утром и вечером.

Показателем обилия служило число зверьков, пойманных на одну учетную линию, и процент попавших в ловушки зверьков (число зверьков на 100 л-с).

Отлов грызунов линиями ловчих канавок

Лучшая уловистость ловчих канавок, по сравнению с другими методами, была доказана ранее специальными работами (Pusek, 1969). Данный метод позволяет более точно выявить видовое разнообразие по сравнению с давилками, вследствие отсутствия избирательности метода приманки (Попов, 1945; Наумов, 1951; Москвитина, Сучкова, 1988). По уловам можно судить о подвижности и изменениях численности зверьков. Количество зверьков, попавших в канавки, зависит не только от плотности населения, но и от ряда причин, влияющих на их подвижность: от сезонных биологических ритмов (размножение, расселение выводков, переход на зимовку и т.д.) и погоды (осадки увеличивают подвижность зверьков летом, падение температуры резко сокращает ее осенью) (Тупикова, 1964).

Ловчие канавки применяются в различных вариантах. Мы использовали канавки шириной 15-20 и глубиной 10-15 см, с вертикальными стенками и ровным горизонтальным дном, в которые по всей ширине без каких-либо препятствий для передвижения животных вкапывали пять жестяных конусов высотой 50-70 см и диаметром 20-25 см на расстоянии 10 м между ними и по 5 м за крайние конусы. Конусы вкапывали так, чтобы их края вплотную соприкасались с вертикальными стенками канавки, а верхний обрез конуса был на 0,5-1 см ниже дна канавки (Кучерук,

1952; Наумов, 1955; Ливанов, Равкин, 2001; Карасева, Тоцигин, 1993). Канавки проверяли ежедневно, рано утром.

За единицу учета в работе приняты уловы зверьков в пересчете на 100 конусо-суток. Определение численности грызунов производили по известным формулам (Москвитина, Сучкова, 1988; Клауснитцер, 1990; Ливанов, Равкин, 2001; Литвинов, Швецов, 2001):

$$a = b \times c,$$

$$\text{п.ч.} = \frac{d}{a} \times 100,$$

$$\text{и.д.} = \frac{d}{e} \times 100\%, \text{ где}$$

a – количество отработанных ловушко-суток (л-с);

b – количество ловушек (конусов/давилок) в канавке/линии;

c – количество отработанных суток;

d – количество отловленных зверьков каждого из видов;

e – общее количество отловленных в биотопе зверьков;

п.ч. – показатель численности – число зверьков на 100 л-с;

и.д. – индекс доминирования – доля зверьков каждого из видов в совокупном улове, выраженная в процентах.

Если показатель численности характеризует обилие вида, то индекс доминирования отражает его положение в сообществе. Доминирование и балльная оценка численности приведены по А. П. Кузякину (1962). Доминантами считали виды, которые в уловах составляли 10% и более, субдоминантами – от 5 до 10%; виды, представленные числом особей менее 5% суммарного улова, считались второстепенными. При характеристике обилия видов использована градация: многочисленные – 10,0 зверьков на 100 л-с и более, обычные – от 1,0 до 9,9; редкие – от 0,1 до 0,9; очень редкие – менее 0,1 зверька на 100 л-с.

Методы изучения фауны и сообществ грызунов

Правильное использование современных математических методов дает возможность наиболее полно проанализировать ранее недоступную информацию. Для этого необходим подбор унифицированных методик для получения репрезентативных данных в отношении возможно большего числа видов исследуемой группы (Щипанов,

1992; Литвинов, 2002). Используемые в работе математические методы позволили выразить и оценить разнообразные связи или зависимости между анализируемыми явлениями.

Материалы по фауне разных ключевых участков проанализированы различными методами одномерной и многомерной статистики (Песенко, 1982). Оценка сходства сообществ разных географических районов по структуре доминирования (сходство по долям видов в сообществах) проведена с использованием иерархического кластерного анализа методом невзвешенного попарного арифметического среднего (Факторный, дискриминантный анализ ..., 1989; Sneath, Sokal, 1973).

Видовое разнообразие складывается из двух основных компонентов: богатства или плотности видов и выравненности, основанной на относительных показателях численности и положения видов в общей структуре доминирования сообщества. Хорошие результаты при изучении видового разнообразия дает применение информационных индексов разнообразия (Мэгарран, 1992). Изменчивость разнообразия сообществ грызунов разных ключевых участков оценивали с помощью индексов разнообразия и выравненности Шеннона (H и J) и Симпсона (D и E) (Bowman et al., 1971; Peet, 1974; Taylor, 1978; Одум, 1986; Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989; Мэгарран, 1992; Monkkonen, Aspi, 1998; Литвинов, Швецов, 2001). Эти индексы позволяют оценить количество информации, которое определяется числом возможных вариантов соотношений видов в сообществе. Анализ большого количества индексов разнообразия позволяет говорить о том, что уменьшение значений тех или иных индексов свидетельствует об изменении выравненности сообщества, сильном доминировании одного или нескольких видов, резком уменьшении численности или выпадении видов из сообщества. Наряду с анализом других показателей метод позволяет сравнивать сообщества грызунов, относящихся к разным географическим ландшафтам, по степени их устойчивости (Литвинов, 2004). При этом, за более стабильные и устойчивые мы принимаем сообщества с равномерным ранговым распределением и обилием видов, за менее стабильные – те, в которых эти показатели распределены неравномерно или имеют низкие значения.

Индекс разнообразия Симпсона (D и E) – это один из параметров сообщества, величина которого зависит от числа видов и их соотношения. Этот индекс обычно

сильней других реагирует на перестройку в структуре доминирования сообществ грызунов.

Индекс Шеннона (H и J) также зависит от совокупности значений доли каждого вида в сообществе. Этот индекс почти не изменяется, если число видов и их относительные доли постоянны. Поэтому изменения значений индекса, особенно в сторону уменьшения, указывают на нарушение структуры доминирования сообщества, выпадения из него отдельных видов, т. е. на утрату устойчивости сообщества (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989; Мэгарран, 1992; Литвинов, Панов, 1998; Литвинов, 2001; Измерение и мониторинг ..., 2003).

Индексы видового разнообразия рассчитаны по формулам:

$$D = \frac{1}{\sum P_i^2}, \quad E = \frac{D}{S}$$

$$H = -\sum P_i \ln P_i, \quad J = \frac{\sum P_i \ln P_i}{\ln S}, \text{ где}$$

D – индекс разнообразия Симпсона

P_i – доля i -го вида в сообществе

E – равномерность распределения по Симпсону

S – общее число видов в сообществе

H – индекс разнообразия Шеннона

J – равномерность распределения по Шеннону.

Для определения сходства сообществ грызунов из разных районов исследования применяли кластерный анализ на основе количественных показателей, с определением евклидова расстояния и последующим анализом дендрограмм (Андреев, 1980).

Для анализа изменений, происходящих в сообществах грызунов с изменением основных градиентов окружающей среды, использован индекс Коуди (Cody, 1975; Мэгарран, 1992):

Индекс Коуди рассчитан по формуле:

$$Bc = \frac{g(H) + 1(H)}{2}$$

где $g(H)$ — число видов, прибавившееся вдоль градиента местообитаний

$1(H)$ - число видов, утраченное на том же трансекте.

Оценка сходства сообществ разных географических районов по структуре доминирования (сходство по долям видов в сообществах) проведена с использованием иерархического кластерного анализа методом невзвешенного попарного арифметического среднего (Факторный, дискриминантный анализ ..., 1989; Sneath, Sokal, 1973).

Все вычисления выполнены в пакете статистического анализа данных STATISTICA PAST (Hammer, Harper, Ryan, 2001).

Изучение размножения и возрастного состава популяции грызунов

Динамика численности грызунов – это важнейшее явление для понимания структуры и существования их сообществ. Движение численности популяции определяется размножением и смертностью зверьков. Интенсивность размножения, возрастной и половой состав популяции являются показателями их численности (Тупикова, 1964; Садыков, Бененсон, 1992).

Добытые животные обрабатывались по стандартным методикам (Новиков, 1953; Тупикова, 1964; Карасева, Телицина, 1996). Данные о размерах и состоянии половой системы заносились в полевые журналы. Возраст зверьков определялся по комплексу признаков с учетом веса, размеров тела, а также состояния половой системы (Тупикова, 1964; Швецов, 1977). Выделяли три следующие размерно-физиологические возрастные группы грызунов: 1) **ad** – взрослые половозрелые (в основном перезимовавшие зверьки); 2) **ad**₁₋₂ – сеголетки первого помета – созревающие (полузрелые, родившиеся весной – в начале лета и достигшие половой зрелости); 3) **sad** – неполовозрелые сеголетки последних пометов (Тупикова, 1964).

1.3 Генетические методы исследования

Молекулярно-генетический анализ является неотъемлемой частью филогенетического таксономического исследования (Банникова, 2004; Лукашов, 2010; Li, 1997).

До появления методов молекулярного анализа исследование эволюционных связей было возможно только на основании результатов анализа фенотипических признаков организма (сравнительная анатомия, физиология, эмбриология, палеонтология). Методы филогенетического анализа, основанные на изучении фенотипа, по существу относятся к косвенным методам, так как в основе появления новых фенотипических признаков в ходе эволюции лежат изменения генов и геномов. Несомненно, что систематика животных продолжает основываться на исследовании морфологических признаков, однако для установления филогенетических связей, становления и формирования современного ареала той или иной группы все чаще используются методы молекулярного анализа (RFLP, CAPS, STS, RAPD, SCAR, AFLP, SSAP, SSR, ISSR, DArT и SNP) (Алтухов, Салменкова, 2002; Алтухов, 2003; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Posada, 2008).

Появление молекулярно-биологических методов, основанных на амплификации нуклеиновых кислот, объединяют группу методов, использующих в качестве мишени короткий участок ДНК или РНК, уникальный для того или иного вида, который с помощью специфических олигонуклеотидных праймеров (затравок) энзиматически многократно копируется (амплифицируется), причем накопление такого продукта происходит в геометрической прогрессии, по экспоненциальному механизму. В результате даже при наличии минимального исходного количества ткани – теоретически одной копии его генома – в результате реакции амплификации, занимающей обычно 1-2 часа, происходит накопление продукта реакции, превышающее исходное количество фрагментов генома в миллионы и миллиарды раз. Один из таких экспериментальных методов – ПЦР (полимеразно-цепная реакция) или специфической амплификации ДНК, предложенный в 1983 году американским исследователем К. Маллисом (Mullis, et. al., 1986), применялся в данной исследовательской работе. Он

позволяет избирательно синтезировать *in vitro* относительно небольшие участки ДНК, длиной от нескольких десятков до нескольких сотен пар нуклеотидов, используя в качестве матрицы любые образцы ДНК, содержащие амплифицируемую последовательность.

Для молекулярно-филогенетических исследований вида *Alticola strelzowi* и рода *Alticola* был выбран один генетический маркер – фрагмент гена cytochrom b, несмотря на консервативность, наблюдаемое количество синонимичных замен достаточно для проведения исследований на межвидовом и даже популяционном уровне (Folmer et. al., 1994). Этот маркер хорошо зарекомендовал себя как информативный и успешно используется в эволюционных исследованиях, среди которых были работы по молекулярно-филогенетической изменчивости полевок (Brunhoff et. al., 2003; Lebedev et. al., 2007; Петрова, Абрамсон, 2007; Абрамсон, Родченкова, Костыгов, 2009; Банникова, Лебедев, Голенищев, 2009; Abramson, Abramov, Baranova, 2009; Малярчук, 2011).

Выделение и амплификация ДНК

ДНК может быть выделена из любого типа тканей и клеток, содержащих ядра. Мы использовали модифицированный метод экстракции ДНК, предложенный Дойлом и Диксоном в 1987 году (Doyle, Dickson, 1987).

Выделение ДНК из мышц или печени, фиксированных в 96%-ном этаноле, проводили при помощи 20% «Chelex» (BioRad). В случае с музейными экземплярами (сухие шкурки) ДНК экстрагировали из когтевых фаланг пальцев по стандартной методике, включающей инкубацию гомогенизированной ткани с протеиназой К и 1% SDS и последующей депротеинизацией фенол-хлороформом (Sambrook, Fritch, Maniatis, 1989).

Подбор праймеров осуществляли при помощи Интернет сервиса Primer-BLAST. В большинстве случаев фрагмент митохондриального гена cytochrom b длиной около 900 пар нуклеотидов (далее пн) амплифицировали при помощи пары праймеров CBU и USBL (Lebedev et. al., 2007). В ситуации с сильно деградированной ДНК из музейных экземпляров использовали три пары праймеров: CBU/H15162ALT, L15128ALT/H15419ALT и L15402ALT/USBL (Таблица 1) для получения перекрывающихся фрагментов (примерно по 350 пн) интересующего нас участка.

Таблица 1 – Праймеры использованные для ПЦР амплификации и секвенирования фрагмента гена cytochrom b у *A. strelzowi*

Праймер	Последовательность (5'-3')	Ссылка
CBU	CCATCAAACATCTCATCCTGATGAA A	Lebedev et al., 2007
USBL	TCAACTGGTTGGCCGCCAATTCATG T	Lebedev et al., 2007
H15162ALT	TACTGTGGCCCCTCAGAAGG	настоящее исследование
L15128ALT	TCGCCGTAATAGCAACGGCAT	настоящее исследование
H15419ALT	AGGCCCTAAGAAATCTTTGATTGT	настоящее исследование
L15402ALT	ACTCAGACGCCGACAAAATCCC	настоящее исследование

Реакционная смесь для ПЦР (25 мкл) содержала: 2 мкл ДНК, 1 мкМ каждого праймера, 0,2 мМ dNTPs, 2 мМ MgCl₂, 2,5 мкл 10x ПЦР буфер (10 мМ Tris-HCl, pH 8,3, 50 мМ KCl), и 1мкл Tag-полимеразы. Амплификацию проводили в термоциклере (Бис-Н, Россия) по следующей схеме: начальная денатурация 2 мин при 94°C, затем 32 цикла: по 30 с при 94°C, 1 мин при 62°C, 1 мин при 72°C и конечная элонгация 6 мин при 72°C (Lebedew et.al., 2007).

Продукты реакции анализировали электрофоретически в 1%-ном агарозном геле (BIOZYM) (Рисунок 1). Полосу ожидаемого размера вырезали и очищали согласно Т. Маниатису и соавторам (Maniatis, Fritch, Sambrook, 1982).

Результаты фореа визуализируются добавлением в гель веществ, флуоресцирующих в присутствии ДНК (традиционно использовался довольно токсичный бромистый этидий; в последнее время в обиход входят более безопасные вещества). Бромистый этидий светится оранжевым светом при облучении ультрафиолетом, причем при связывании с ДНК интенсивность свечения возрастает на несколько порядков.

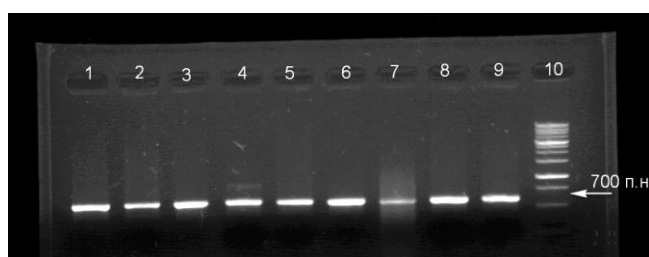


Рисунок 1 – Фрагмент агарозного геля.

1-9 – ПЦР-продукт участка гена cytochrome b около 700-800 пн. длиной

10 – маркер молекулярного веса

Определение нуклеотидной последовательности

Секвенирование двухцепочечных продуктов амплификации проводили на автоматическом секвенаторе ABI 3130XL (Applied Biosystems) с применением наборов BigDye (Applied Biosystems) и тех же праймеров, что использовались при амплификации.

Данные представляются в виде буквенной записи в виде электрофореграммы (Рисунок 2), где каждый пик соответствует определенному основанию.

По «качеству» пиков и виду электрофореграммы можно сделать вывод о представительности полученной первичной структуры исследуемого образца.

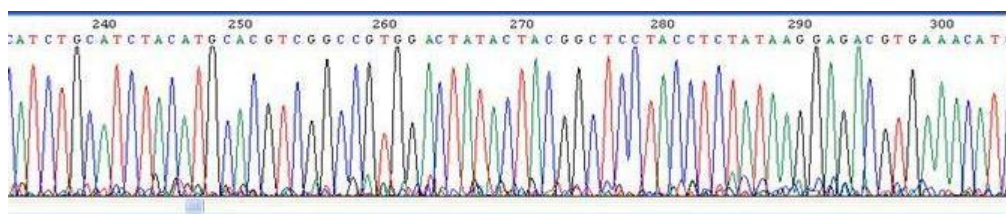


Рисунок 2 – Фрагмент электрофореграммы фрагмента гена cytochrom b, полученной на автоматическом секвенаторе ABI 3130XL (Applied Biosystems)

Выравнивание нуклеотидных последовательностей

Выравнивание нуклеотидных последовательностей фрагмента гена cytochrom b проводили с помощью программы BioEdit v.7.0 (Hall, 1999).

В ходе исследования нуклеотидные последовательности фрагмента гена cytochrom b длиной 862 пн. определены для 24 представителей вида *A. strelzowi* (род *Alticola*), и 783 пн. определены для 17 образцов представителей рода *Alticola*: *A. semicanus*, *A. tuvinicus*, *A. olchonensis*, *A. strelzowi* и *A. barakschin*.

Полученные последовательности *A. strelzowi* депонированы в GenBank (JN032744-JN032755).

Филогенетический анализ

Для реконструкции филогенетических отношений использовали методы ближайшего соседа (*Neighbor Joining*) – (NJ), максимального правдоподобия (*maximum*

likelihood) – (ML) и максимальной экономии (*Maximum Parsimony*) – (MP). Выбор моделей, наилучшим образом описывающих эволюцию изучаемых последовательностей и вычисления дендрограмм, осуществляли в программе MEGA 5.05 (Tamura et. al., 2011).

Байесовский анализ – статистический подход, помогающий изменять априорные оценки параметров модели эволюции, учитывая (экспериментальные) данные (Lau, Ioannidis, Schmid, 1997), осуществляли в программе MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). При построении ML дерева статистическая достоверность полученной реконструкции оценивалась при помощи бутстреппинга (1000 псевдореplikаций). Наилучшей оказалась модель Хасегава-Кашино-Яно (HKY) (Hasegawa, Kishino, Yano, 1985) она и использовалась для построения ML дерева. Вторая лучшая модель – Тамуры-Неи (TN93) (Tamura, Nei, 1993) – использовалась при построении NJ дерева. Следующие параметры были общими для всех методов: бутстреп – 1000 псевдореplikаций, частичное удаление позиций с 95% порогом отсека.

В последние два десятилетия активное развитие получили альтернативные построению деревьев методы построения филогенетических и генеалогических сетей (Avice et al., 1987; Crandall, Templeton, 1993; Bandelt, Forster, Rohl, 1999; Posada, Crandall, 2001; Cassens et al. 2003; Huson, Bryant, 2006). Главным отличием сетей от деревьев является то, что исследуемые операциональные единицы (типы последовательностей ДНК, или гаплотипы, или аллели; реже – организмы или таксоны) в сетях могут располагаться не только на концах ветвей, но и во внутренних узлах, а замкнутые петли не только являются допустимыми, но и могут быть содержательно интерпретированы.

Для вычисления сетей гаплотипов мы использовали метод статистической экономии (*Statistical Parsimony*) – (SP), реализованный в программе TCS1.21 (Clement, Posada, Crandall, 2000), и метод медианного связывания (MJ) (Bandelt, Forester, Rohl, 1999) в программе Network 4.6.

Существует ряд статистических методов, позволяющих оценить степень достоверности топологии полученных филогенетических деревьев, что во многих случаях позволяет избежать слишком поспешных выводов. В нашей работе использовался бутстреп-тест.

Бутстреп анализ

Бутстреп-тест – практический компьютерный метод определения статистик вероятностных распределений, основанный на многократной генерации выборок методом Монте-Карло на базе имеющейся выборки (Efron, 1979). Позволяет просто и быстро оценивать самые разные статистические данные (доверительные интервалы, дисперсию, корреляцию и т.д.) для сложных моделей. Тест определения достоверности топологии древа является наиболее используемым (Felsenstein, 1985).

В качестве входных данных берется массив выровненных последовательностей молекулы ДНК. Создается серия репликаций (обычно 500-1000), в которых сайты исходного выравнивания выбраны случайным образом и в случайном порядке. Таким образом, некоторые позиции исходного набора данных могут вовсе не присутствовать в данной репликации, тогда как другие присутствуют более одного раза. Каждый из образцов анализируют отдельно, с использованием обычных алгоритмов построения деревьев. Вариация внутри полученного набора деревьев отражает величину ошибки исходных данных. Вычисляется «консенсусное» древо, на котором коэффициенты поддержки ветвления отражают процент деревьев, в которых данная группа выделена как монофилетическая.

Данный тест имеет свои недостатки, которые связаны с тем, что если последовательности имеют небольшой уровень вариабельности или достаточно короткую длину, то при случайной перетасовке сайтов последовательности часть полиморфизма может потеряться, что приведет к заниженным значениям бутстрепных поддержек в узлах филогенетического древа.

Анализ генетической изменчивости и дивергенции

Для анализа генетической изменчивости на видовом и подвидовом уровне вычисляли следующие параметры: количество полиморфных позиций и их характер, количество гаплотипов (H), разнообразие гаплотипов (h) ((Nei, 1987), уравнения 8.4 и 8.12, но $2n$ замещено на n), разнообразие нуклеотидов на сайт (π) ((Nei, 1987), уравнение 10.5), общее количество мутаций (η), среднее количество нуклеотидных замен (K), среднее количество синонимичных замен на синонимичный сайт (K_s), среднее количество несинонимичных замен на несинонимичный сайт (K_a). Расчеты

выполнялись в программе DNA Sequence Polymorphism (DnaSP) v. 5.10 (Librado, Pozas, 2009).

π определяется по формуле:

$$\pi = n/(n - 1) \sum x_i x_j \pi_{ij} \text{ (Nei 1987, уравнение 10.5)}$$

где n – число исследованных последовательностей

x_i, x_j – частота i, j последовательностей в образце

Дивергенцию между отдельными митохондриальными линиями оценивали через среднее количество нуклеотидных различий между популяциями (используя DnaSP), точный тест на дифференциацию и парные значения F_{st} -статистики, вычисленные в программе Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010).

F_{st} – (коэффициент инбридинга субпопуляции (s) относительно всей подразделенной популяции) (Wright, 1943; 1951) критерий несет важный биологический смысл, поскольку отражает баланс процессов разобщенности и интеграции популяций. Значение F_{st} изменяется от 0 до 1. Чем больше значение критерия, тем больше разобщенность популяций и меньше поток генов между ними (Wright, 1943; 1951). Критерий F_{st} был специально видоизменен для молекулярно-генетических данных, где в качестве варьирующих признаков используется процент нуклеотидных замен на сайт в нуклеотидных последовательностях (Slatkin, 1995).

Тесты на изоляцию расстоянием и эволюционную нейтральность

Для проверки гипотезы об «изоляции расстоянием» (Wright, 1943; 1951; 1977) (пространственная изоляция может происходить и в отсутствие видимых географических барьеров) генетические дистанции (p -дистанции) между отдельными особями вычисляли в программе MEGA 5.05. Географические дистанции рассчитывали при помощи программы MapInfo Professional v. 9.5 (Pitney Bowes Software Inc.). Корреляция между матрицами генетических и логарифмически трансформированных географических дистанций была оценена при помощи теста Мэнтелла (используя 100000 перестановок) в программе ZT (Bonnet, Peer, 2002).

Отклонения от модели нейтрально эволюционирующей, демографически стабильной популяции оценивали при помощи тестов: (D) – статистики Таджимы (Tajima, 1989), F_u и L_i – $(D^*$ и $F^*)$ (Fu, Li, 1993) и F_u – (F_s) (коэффициент на селективную нейтральность популяции) (Fu, 1997). Доверительные значения F_s для

модельной популяции получены при помощи коалесцентной симуляции с 10000 повторностями, основанной на количестве полиморфных позиций в выборке. Все вычисления проводили в программе DnaSP v. 5.10 (Librado, Pozas, 2009).

Теорию нейтральности для объяснения молекулярной эволюции впервые сформулировали Кимура (Kimura, 1968), Кинг и Джукс (King, Jukes, 1969); затем она получила развитие в ряде работ (Kimura, Ohta, 1971 a, b; Kimura, 1979; 1981), а в 1983 году М. Кимура (Kimura, 1983) посвятил её критическому рассмотрению целую книгу.

Основное предположение этой теории состоит в следующем: на молекулярном уровне мутации (замены аминокислот или нуклеотидов) преимущественно нейтральны или слабо вредны (существенно вредные мутации также возможны, но они элиминируются из популяции селекцией). Математические модели теории нейтральности существенно стохастические, т.е. относительно малая численность популяции играет важную роль в фиксации нейтральных мутаций (Кимура, 1985).

1.4 Краткая характеристика используемого материала

В зависимости от поставленных задач, на всех обследованных участках при сезонных и многолетних полевых исследованиях использовали комплекс различных методов сбора и обработки материала. В результате был собран следующий материал:

Таблица 2 – Представленность видов в сообществах мышевидных грызунов разных ключевых участков (%)

№	Вид	Ключевые участки						
		Хакассия*	Прибайкалье*	Баянаул	Сайногем	Монголия (Хубсугул)**	Моген-Бурен	Каргы
1	<i>Alticola strelzowi</i>			16.1(62)	63.1(140)		35(35)	23.5(16)
2	<i>Alticola barakshin</i>						11(11)	16.2(11)
3	<i>Alticola macrotis</i>				1.8(4)			
4	<i>Alticola tuvinicus</i> (<i>Alticola olchonensis</i>)	1	1			1,4		
5	<i>Myodes rutilus</i>		8.0	8.2(32)		12,8	1(1)	1.5(1)
6	<i>Clethrionomys rufocanus</i>	0.3	1,9		0.5(1)	10,7		
7	<i>Lasiopodomys gregalis</i>	8,8	35.7	64.3(242)	15.3(34)	10,2	1(1)	
8	<i>Alexandromys oeconomus</i>		6,5		18.9(42)	55	1(1)	
9	<i>Microtus arvalis</i>	17,3						
10	<i>Arvicola terrestris</i>		0.3					
11	<i>Sylvaemus uralensis</i>			9.8(38)		2,4		
12	<i>Apodemus agrarius</i>	29,6						
13	<i>Apodemus peninsulae</i>	0.7	18,5					
14	<i>Micromys minutus</i>	0.3	0.7	0.2(1)				
15	<i>Phodopus campbelli</i>				0.5(1)		2(2)	42.7(29)
16	<i>Phodopus sungorus</i>	0.3						
17	<i>Cricetulus barabensis</i>		28,4			0.6		10.3(7)
18	<i>Cricetulus longicaudatus</i>						49(49)	
19	<i>Meriones unguiculatus</i>							5.9(4)
20	<i>Lagurus lagurus</i>	41.1						
21	<i>Sicista subtilis</i>	1,6		1.4(5)				
22	<i>Ochotona pallasi</i>				+		+	
23	<i>Allactaga sibirica</i>			+				+
24	<i>Ellobius tancrei</i>						+	

Примечание – в скобках даны объемы выборок

(Литвинов, Сенотрусова, Демидович, 2006*; Соколов, Швецов, Литвинов, 1985**)

«+» отмечено присутствие вида в фауне

1) в данной работе для анализа сообществ грызунов включены объединенные за 2-3 сезона по каждому ключевому участку данные по населению горно-степных сообществ грызунов Юго-Восточного Алтая (хр. Сайлюгем), Юго-Западной Тувы (участки Моген-Бурен и Каргы) и Северного Казахстана (участок Баянаул), полученные на каждом ключевом участке в 1990 и 2006-2010 гг.. Обследованные модельные ключевые участки включали все характерные для данного горно-степного ландшафта биотопы в пропорциях, близких к средним. Проанализированы данные отловов 1053 особей 15 видов грызунов № 1-20 (Таблица 2), которые осуществлялись давилками Геро, живоловками Шермана и стандартными ловчими канавками (Наумов, 1955) (Таблица 2). Кроме того, в анализ фауны дополнительно были включены данные отловов капканами №21, №24 (Таблица 2), конусами №22, отмечены следы жизнедеятельности №24.

Для сравнения сообществ открытых пространств мы дополнительно использовали собственные материалы по организации сообществ грызунов равнинных, зональных и реликтовых лесостепей Сибири (Хакасия и Тажеранская степь в Прибайкалье) и Казахского мелкосопочника, проанализированных ранее (Литвинов, Сенотрусова, Демидович, 2006; Литвинов и др., 2010). В этих работах также были использованы 2-3-летние материалы из каждого ключевого участка.

2) для анализа новых и имеющихся данных по ландшафтному распределению населения скальных полевков, а также совместно обитающих видов грызунов в скальных степных и высокогорных биотопах работы проводились в летний период на территории Казахского мелкосопочника (Северный Казахстан); на горных хребтах Сайлюгем, Чихачева, Северо-Чуйский, плато Укок (Республика Алтай); Западной и Восточной Туве; на хребтах Восточный Саян, Хамар-Дабан; в Тажеранской степи (Прибайкалье); в Ширинской степи (Республика Хакасия); в окрестностях оз. Хубсугул (Северная Монголия).

Проанализированы материалы сотрудников ИСиЭЖ СО РАН, собранные в разное время, начиная с 1959 г.

3) при проведении анализа параметров размножения у специализированного горного вида, имеющего ограниченный ареал, плоскочерепной полевки *Alticola strelzowi* (Kastschenko, 1899) и совместно обитающего, широко распространенного вида, узкочерепной полевки *Microtus gregalis* (Pallas, 1779), обоих зверьков отлавливали в

теплое время года (с июня по сентябрь) в горных районах Юга Сибири (Юго-Восточный Алтай, Юго-Западная Тува) и Северного Казахстана (Казахский мелкосопочник). Количество отловленных и проанализированных полевок из разных географических районов приведено в Таблице 3.

Таблица 3 – Объем исследованного материала по экологии узкочерепной и плоскочерепной полевок из горных районов Юга Сибири и Северного Казахстана

Район исследований	<i>M.gregalis</i>	<i>A.strelzowi</i>
Юго-Восточный Алтай	69	360
Юго-Западная Тува	111	240
Северный Казахстан	268	69
Всего	448	669

4) при исследовании изменчивости, внутривидовой структуры и филогеографии скальных полевок использовали образцы тканей 24 экземпляров плоскочерепной полевки, отловленных в 2006-2010 годах в разных районах Северного Казахстана, Юго-Восточного и Центрального Горного Алтая и Западной Тувы. Кроме того, в анализ были включены две последовательности *A. strelzowi* из GenBank, и одна последовательность, предоставленная А. А. Банниковой. Общее количество анализируемых образцов составило 27 (Таблица 4, Рисунок 3).

В качестве внешних групп использованы последовательности хангайской (*A. semicanus*) и гобийской (*A. barakshin*) полевок (номера доступа в GenBank: DQ845192, DQ845193 и DQ845194).

Таблица 4 – Характеристика исследованного материала для определения нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК плоскочерепной полевки

№	Местонахождение, координаты	n	Инвентарный номер / GenBank
РОССИЯ, Республика Алтай			
1	Онгудайский р-н, окр. оз. Теньга 50°53' с.ш. 85°35' в.д.	1	SZM 60901 / JN032745
2	Улаганский р-н, окр. п. Акташ, р. Чуя 50°14' с.ш. 87°37' в.д.	2	SZM 60891 / -
3	Улаганский р-н, р. Башкаус 50°24' с.ш. 88°23' в.д.	1	- / DQ845190 *
4	Улаганский р-н, окр. п. Акташ, Курайский хребет 50°19' с.ш. 87°46' в.д.	1	ZINRAS 90986 / DQ845191 *
5	Кош-Агачский р-н, плато Укок 49°34' с.ш. 87°43' в.д.	1	SZM 59430 / JN032744
6	Кош-Агачский р-н, р. Бугузун 50°02' с.ш. 89°10' в.д.	2	- / -
Республика Тува			
7	Монгун-Тайгинский р-н, р. Толайты 50°10' с.ш. 90°08' в.д.	2	SZM 60892 / -
8	Монгун-Тайгинский р-н, р. Каргы 50°16' с.ш. 90°40' в.д.	3	SZM 60898 / JN032746 SZM 60899 / - SZM 60900 / -
9	Монгун-Тайгинский р-н, оз. Хиндиктиг-Холь 50°19' с.ш. 89°47' в.д.	2	SZM 60893 / - SZM 60894 / -
10	Монгун-Тайгинский р-н, р. Моген-Бурен 50°00' с.ш. 90°02' в.д.	3	SZM 60895 / JN032747 SZM 60896 / JN032748 SZM 60897 / JN032749
КАЗАХСТАН, Павлодарская область			
11	Баянаульский р-н, окр. п. Баянаул 50°45' с.ш. 75°42' в.д.	1	SZM 60889 / JN032752
Карагандинская область			
12	Каркаралинский р-н, окр. г. Каркаралинска 49°26' с.ш. 75°32' в.д.	2	SZM 60888 / JN032751 SZM 60890 / -
13	Жанааркинский р-н, окр. п. Атасу 48°41' с.ш. 71°38' в.д.	2	SZM 5969 / JN032750 SZM 5970 / JN032755
Восточно-Казахстанская область			
14	Уланский р-н, окр. с. Таинты 49°22' с.ш. 83°03' в.д.	3	SZM 10863 / JN032753 SZM 10864 / JN032754 SZM 10867 / -
МОНГОЛИЯ, Баян-Улэгэйский аймак			
15	Сомон Булган, окр. н.п. Улагчин 47°27' с.ш. 90°53' в.д.	1	** ZMMU S-183297 / -

Примечание – Lebedev et al., 2007. ** Банникова А. А. (неопубликованные данные).

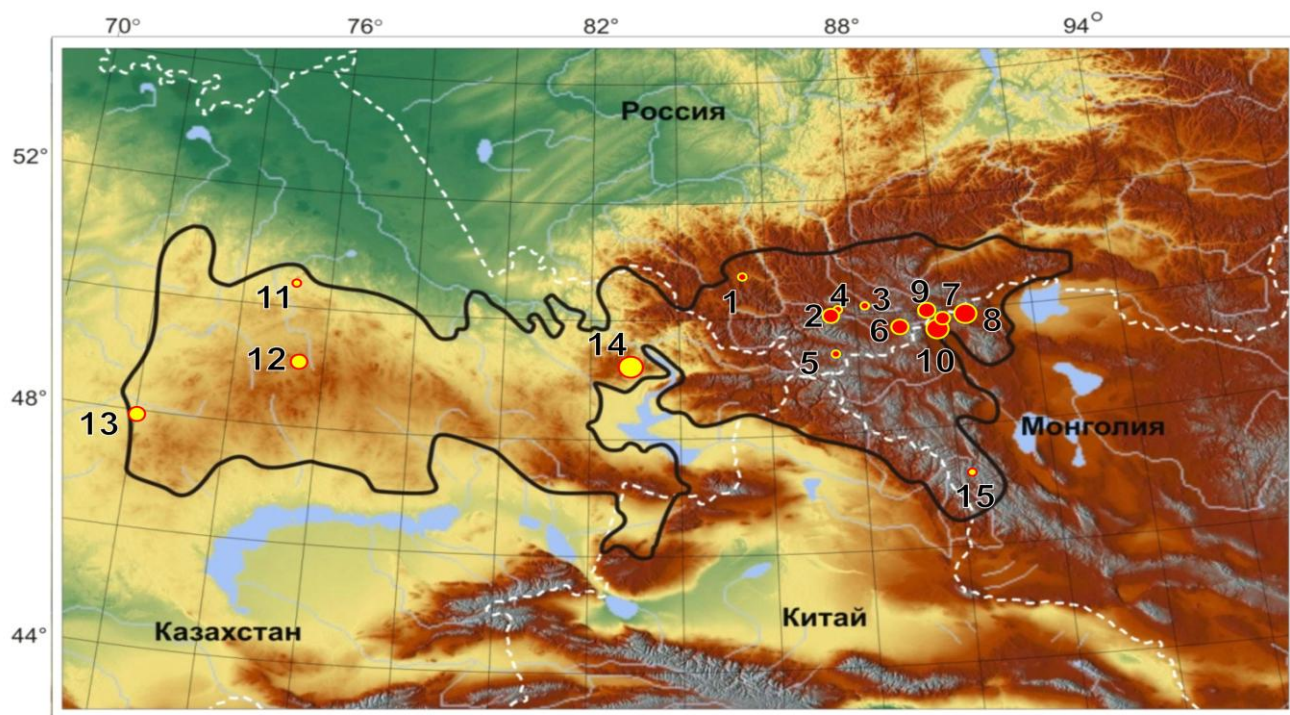


Рисунок 3 – Карта-схема расположения исследованных выборок (цветные точки) внутри ареала плоскочерепной полевки (черная линия)

Диаметр точек соответствует относительному объему выборки (min 1 – max 3).

Точки: 1-10 – *A. s. strelzowi*; 11-15 – *A. s. desertorum*

См. детальное описание выборок в Таблице 4

ГЛАВА 2. ФАУНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ ГРЫЗУНОВ ОТКРЫТЫХ ЛАНДШАФТОВ ВНУТРЕННЕЙ АЗИИ

Открытые ландшафты занимают значительную по площади территорию восточной части Внутренней Азии и заселены достаточно специфическими фаунистическими группировками грызунов, каждая из которых, в зависимости от принадлежности к тому или иному району, имеет свойственную только ей структуру сообщества. По своим природно-климатическим условиям и набору растений и животных эти природные территории можно охарактеризовать как высокогорные ландшафты, в которых присутствуют элементы кустарничковых и опустыненных степей, субальпийской и альпийской растительности. При районировании горных систем Юга Сибири по териологическим данным было показано, что гидротермический режим, связанный с высотной поясностью и широтой горной местности, в основном определяет основные параметры структуры сообществ млекопитающих данных территорий (Швецов, Литвинов, 1996; Швецов, 1999).

Под сообществом подразумевается совокупность популяций разных видов, сосуществующих в пространстве и времени. При этом мы рассматриваем в качестве уровня или масштаба исследований популяции всех видов диких грызунов, обитающих в пределах ключевого участка обследованного ландшафта (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989).

2.1 Виды и сообщества грызунов Казахского мелкосопочника

Разнообразие ландшафтов определяет видовой состав и структуру населения грызунов данной территории, где присутствуют горно-степные, степные и лесостепные виды (Таблица 5).

Рассматривая общие особенности распространения и ландшафтно-биотопического распределения грызунов, можно сказать следующее: абсолютный доминант в уловах – узкочерепная полевка (61,6%), характерна для степных участков. Вид, имеющий в данном ландшафте локальный участок ареала, плоскочерепная полевка (15,9%) – приурочен к выходам скальных пород, сложенных из крупнозернистых гранитов и туфов, покрытых разреженными сосновыми лесами и кустарниками, а также петрофильной растительностью (очиток пурпурный, кустарничковые полыни, лишайники). Обычна, но не многочисленна малая лесная мышь (11,5%), присутствует и в степях, и в скальных останцах, но наиболее характерна для экотонных, пограничных биотопов между названными ландшафтами. Редко встречаются мышь-малютка (0,2%) и степная мышовка (1,3%). Из тушканчиков самым обычным видом в наших исследованиях был тушканчик прыгун (1,2%), хотя по литературным данным (Млекопитающие Казахстана, 1977; Ержанов, 2001) здесь обитает еще два вида: тушканчик большой (*Allactaga major*) и карликовый пятипалый (*Cardicranius paradoxus*). В менее характерных и меньших по занимаемой площади лесных и кустарниковых растительных формациях доминирует красная полёвка (7,6%). Остальные виды малочисленны и сильно приурочены к характерным для них станциям (Ержанов, 2001; Литвинов, Лопатина, Чертилина, 2011; Литвинов и др., 2012).

Таблица 5 – Видовой состав и соотношение в уловах грызунов в Казахском мелкосопочнике (Павлодарская обл., Карагандинская обл. Республики Казахстан) 2008-2009 гг.

Вид	Количество особей	Индекс доминирования, %
<i>Alticola strelzowi</i> Kastschenko, 1901	73	15,9
<i>Myodes rutilus</i> Pallas, 1779	35	7,6
<i>Microtus gregalis</i> Pallas, 1779	283	61,6
<i>Micromys minutus</i> Pallas, 1771	1	0,2
<i>Sylvaemus uralensis</i> Pallas, 1811	53	11,5
<i>Sicista subtilis</i> Pallas, 1773	6	1,3
<i>Cricetus cricetus</i> Linnaeus, 1758	1	0,2
<i>Allactaga sibirica</i> Foster, 1778	7	1,5
Всего	459	100

Примечание – также в уловах отмечены: хомячок обыкновенный (*Cricetus cricetus*) – 7 экз. (1,5%), тушканчик прыгун (*Allactaga sibirica*) – 1 экз (0,2%), тундрная бурозубка (*Sorex tundrensis*) – 73 экз. (13,2%)

Видовой обзор грызунов и их распределение по биотомам

Степная мышовка (*Sicista subtilis* Pallas, 1773)

Распространена в зоне степей и полупустынь Внутренней Азии. В восточной части ареала из-за прерывистого расположения степных участков встречается спорадично. Ведет оседлый образ жизни, перемещений, носящих массовый характер, не отмечено. За исключением сезона размножения, ведет одиночный образ жизни, не образуя групповых скоплений. По характеру питания мышовка относится к насекомоядно-зерноядным животным, причем насекомые составляют большую часть поедаемых кормов. Предпочтение отдают насекомым с хорошо развитым жировым телом – бабочкам, особенно ночным, гусеницам, саранчовым, клопам и паукам. Из растительных кормов мышовки поедают семена, цветы, луковицы. Питаясь концентрированными и сочными кормами, мышовки утоляют жажду и запасают большое количество жира, необходимого им для зимней спячки, которая длится с конца сентября по апрель (Млекопитающие Казахстана, 1977).

В Баянауле степная мышовка присутствовала только в весенних сборах. Зверьков отлавливали в полынно-злаковой степи со спиреей и другими кустарничками. Показатель численности составил 2,1 на 100 л-с (Таблица 6). В конце мая все пойманные животные были перезимовавшими. Большинство самок оказались родившими, со средним числом плацентарных пятен 6, одна самка была беременной, причем также имела 6 эмбрионов.

Таблица 6 – Распределение по биотопам и численность грызунов в окр. с. Баянаул, май, 2008 г (п.ч. – показатель численности на 100 ловушко-суток, и.д. – индекс доминирования)

Вид	Биотоп							
	Скальники с сосняками, степной и петрофильной растительностью		Степь, злаково-кустарниковая растительность		Опушка берёзового и сосново-берёзового леса		Берёзово-тополёвый лес с густыми кустарниками по берегу озера	
	п.ч.	и.д.	п.ч.	и.д.	п.ч.	и.д.	п.ч.	и.д.
<i>Sylvaemus uralensis</i>	2,2	18					5	66,7
<i>Micromys minutus</i>					0,1	1,2		
<i>Alticola strelzowi</i>	8,3	68						
<i>Myodes rutilus</i>	0,6	5			0,5	9		
<i>Microtus gregalis</i>	1,1	9	26,2	92,6	2,9	34,5		
<i>Sicista subtilis</i>			2,1	4,7				
Всего	12,2		28,3		3,5		5	

Красная полевка (*Myodes rutilus* Pallas, 1779)

Красная полевка распространена в лесной зоне северной части Евразии с древесной и кустарниковой растительностью. Проникает в лесотундру и тундру и поднимается в горы до верхнего предела леса.

В своем распространении красная полевка тесно связана с различного типа лесными и кустарниковыми ассоциациями. Конфигурация южной границы ее ареала определяется интразональными вклиниваниями в пустынную зону древесной растительности, особенно в Казахском нагорье, где зверьки далеко проникают на юг (Млекопитающие Казахстана, 1978). Большое влияние на распределение и численность

зверьков оказывает наличие естественных убежищ. Наиболее благоприятные места обитания полевок – низинные березово-осиновые колки при наличии в них естественных убежищ и разнообразного корма.

В мае 2008 года красную полевку отлавливали в окрестностях с. Баянаул в скальниках с разреженными сосняками, с кустарниковой разреженно-петрофильной растительностью (п. ч. на 100 л-с – 0,6). На опушке березового и сосново-березового леса (п. ч. на 100 л-с – 0,5) (Таблица 6).

Повторные учеты, проведенные в сентябре в этом же районе, показали следующий результат: в скальниках с разреженными сосняками, с кустарниковой разреженно-петрофильной растительностью, красная полевка не встречалась. На опушке березового и сосново-березового леса показатель численности 2,6 на 100 л-с. Это свидетельствует о том, что основная масса отловленных в сентябре молодых зверьков находилась в коренной стаии и плохо расселялась. Таким образом, численность красной полевки в окрестностях с. Баянаула оказалась невысокой, индекс доминирования этого вида составил всего 2,6% (Таблица 7).

Таблица 7 – Распределение по биотопам и численность грызунов в окрестностях с. Баянаул, сентябрь, 2008 г (п.ч. – показатель численности на 100 ловушко-суток, и.д. – индекс доминирования)

Вид	Биотоп							
	Скальники с сосняками, степной и петрофильной растительностью		Степь, злакво-кустарниковая растительность		Опушка березового и сосново-березового леса		Тростники по берегу озера	
	п.ч.	и.д.	п.ч.	и.д.	п.ч.	и.д.	п.ч.	и.д.
<i>Sylvaemus uralensis</i>	2,8	18,2						
<i>Alticola strelzowi</i>	10,6	68,8						
<i>Myodes rutilus</i>					2,6	2,6		
<i>Microtus gregalis</i>	2,2	13	22	95,6	3,7	23,2		
Всего	15,6		22		6,3		10	

Плоскочерепная полевка (*Alticola strelzowi* Kastschenko, 1899)

Распространена в горах Центрального и Восточного Казахстана, Алтая, а также Тувы и Северо-Западной Монголии, заходит в Северо-Западный Китай

(Млекопитающие Казахстана, 1978). Грызун всюду тяготеет к сухим каменистым горам и населяет их, начиная с высоты 400 м на северо-востоке Казахского нагорья (массив горы Калмак-Кырган) до 2900 м в Юго-Восточном Алтае. Почти всюду в пределах ареала климат резко континентальный, сухой, зима малоснежная. Преобладает степная или, реже, полупустынная растительность. Жаркое сухое лето и связанная с ним бедность растительности – один из факторов, ограничивающих распространение зверька к югу.

Распределение зверьков по территории определяется в основном наличием мест, пригодных для устройства жилищ, в результате плотность их поселений значительно различается. На участках с благоприятными для устройства жилищ условиями возможны контакты зверьков из различных семей. Все основные работы (запасание кормов, сооружение загоронок и жилищ) производятся сообща взрослыми и молодыми полевыми одной семьи.

В наших исследованиях в районе с. Баянаул зафиксировано заселение плоскочерепной полевкой скальных массивов с большим количеством ниш, трещин, каменных глыб. Отмечено мозаичное расположение поселений относительно территории всего района. В местообитаниях полевок осенью редко отлавливали малую лесную мышь.

По нашим данным, в мае 2008 года плоскочерепная полевка отлавливалась в окрестностях с. Баянаул, в скальниках с разреженными сосняками, с кустарниковой разреженно-петрофильной растительностью (п. ч. на 100 л-с – 8,3) (Таблица 6). Повторные учеты, проведенные в сентябре в этом же районе, показали следующий результат: в скальниках с разреженными сосняками, с кустарниковой разреженно-петрофильной растительностью показатель численности составил на 100 л-с – 10,6 (Таблица 7). Среди 26 отловленных осенью животных 3 особи оказались взрослыми зимовавшими. Возможно, это говорит о том, что полевки этого специализированного горного вида могут пережить не одну зиму.

Узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pallas, 1779)

Вид с очень обширным ареалом. В пределах Внутренней Азии встречается на Памиро-Алтае, Тянь-Шане (кроме некоторых западных хребтов), в Саянах, в Северной и Центральной Монголии. Южная граница ее ареала проходит в Актюбинской, Кустанайской областях и в Тургайской долине. От центральной части Казахского

нагорья южная граница ее распространения поднимается к северу и по пойме р. Иртыш вновь идет к югу, охватывая Алтай, Зайсанскую котловину. Далее она распространена по всем окраинным юго-восточным хребтам: в Сауре, Джунгарском Алатау, Кунгей-Алатау, Заилийском Алатау, Киргизском хребте (Млекопитающие Казахстана, 1978).

Эти полевки наиболее охотно заселяют увлажненные луговые массивы, степи, участки с пышным травянистым и кустарниковым покровом, колки, опушки леса. В Северном Казахстане охотно селятся на выгонах, сильно выбитых скотом. Зверьки предпочитают биотопы с разнообразными сочными растениями. Помимо влажности и видового состава кормов, для них большое значение имеют и условия зимовки (Млекопитающие Казахстана, 1978).

В мае 2008 года узкочерепную полевку отлавливали в окрестностях с Баянаул, в скальниках с разреженными сосняками, с кустарниковой разреженно-петрофильной растительностью (п. ч. на 100 л-с – 1,1). На опушке березового и сосново-березового леса показатель численности на 100 л-с – 2,9. В районе наших работ наиболее излюбленными участками обитания для узкочерепной полевки были степи злаковые, злаково-закустаренные, злаково-лишайниковые. В мае численность на этих участках была достаточно высока – 26,2 зверька на 100 л-с (Таблица 6).

Повторные учеты, проведенные в сентябре в этом же районе, показали следующий результат: в скальниках с разреженными сосняками, с кустарниковой разреженно-петрофильной растительностью встречаемость узкочерепных полевок несколько выросла (п. ч. составил на 100 л-с – 2,2) (Таблица 7). При этом зверьков отлавливали лишь у подножия останцев, не поднимаясь высоко по склону. На опушке березового и сосново-березового леса показатель численности также увеличился и составил 3,7 на 100 л-с. В степных ассоциациях показатель численности был по-прежнему высоким – 22 зверька на 100 л-с. Это свидетельствует о том, что основная масса отловленных в сентябре молодых зверьков находились в коренной стадии в степи.

Мышь-малютка (*Micromys minutus* Pallas, 1771)

В Казахстане ареал мыши-малютки включает северную и северо-восточную части республики. Обитает в Алакольской котловине. Отсюда граница распространения идет резко на юго-восток к оз. Зайсан. Далее на восток мышь-малютка встречается повсеместно. В Казахстане численность мыши-малютки во всех районах низкая. Еще

больше она снизилась в связи с интенсивной распашкой целинных и залежных земель (Млекопитающие Казахстана, 1977).

Питаются мыши-малютки семенами культурных и диких растений, а также их зелеными частями, животными кормами (насекомыми). Кроме того, в их питании присутствуют плоды липы, боярышника, шиповника и других ягод. Большой потребностью в питьевой воде объясняется приуроченность этого вида к влажным биотопам.

В мае 2008 г. нами был отловлен один взрослый самец мыши-малютки на опушке низинного березового леса с черемухой и плодовыми кустарниками по краю (п. ч. на 100 л-с – 0,1) (Таблица 6). В повторных отловах в конце сентября этот вид мышей не встречался.

Малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811)

Предпочитает вырубki, просеки, опушки, кустарниковые заросли. Хорошо лазает по деревьям (Павлинов и др., 2002). Основная пища – семена, особенно древесных пород; на втором месте стоят ягоды и животные корма (в основном насекомые).

В районе с. Баянаул малая лесная мышь вместе с плоскочерепной полевкой заселяет скальные массивы с большим количеством ниш и трещин, с разреженными сосняками, можжевельником, кустарничково-злаковой и петрофильной растительностью. Если рассматривать расположение поселений относительно территории всего района, то можно сказать, что их количество незначительно. В мае 2008 года малая лесная мышь встречалась в скальниках с разреженными сосняками (п. ч. на 100 л-с – 2,2), а также в березово-тополево-м лесу с густым кустарником по берегу озера – 5 зверьков на 100 л-с (Таблица 6). Повторные учеты, проведенные в сентябре в этом же районе, показали следующий результат: в скальниках с разреженными сосняками, с кустарниковой петрофильной растительностью показатель численности на 100 л-с составил 2,8 (Таблица 7) (Литвинов, 2010).

Распределение грызунов по биотопам

В районе были обследованы 4 основных видов биотопа, в которых проводили отловы животных: гранитные крупноглыбчатые сланцы, покрытые разреженными сосняками, можжевельником, плодовыми кустарниками и злаково-лишайниковой растительностью; кустарничковая злаково-полынная степь; опушка соснового и

сосново-березового леса; березово-тополевый лес с густым кустарником по берегу озера. (Распределение отловленных грызунов по биотопам и количественные результаты представлены в Таблицах 6, 7).

Биотопическое распределение грызунов зависит, в первую очередь, от характера питания, а также устройства жилищ животных. Скальные биотопы заселены преимущественно характерным представителем горно-степной фауны – плоскочерепной полевкой (и.д. 68 весной и 68,8 осенью). Для обитания плоскочерепной полевки наличие крупноглыбчатых камней с горизонтальными трещинами является необходимым условием. Там она устраивает свои жилища, используемые многими поколениями этого вида, хранит запасы корма на зиму. Защищенные и богатые семенным кормом участки привлекают сюда малую лесную мышь (и.д. 18 весной и 18,2 осенью). Красную полевку отлавливали в скальниках в небольшом количестве только в раннелетний период (и.д. 5). Встречается здесь и узкочерепная полевка (и.д. 9 весной и 13 осенью), но только у подножия камней на травянистых участках.

В злаково-кустарничковой степи весной было отмечено 2 вида грызунов, характерных представителей степной фауны. Степная мышовка, избегающая в своем распространении увлажненных участков, основу питания которой составляют насекомые, имела невысокую численность (и.д. 4,7). Основную долю в отловах составила узкочерепная полевка (и.д. 92,6), питающаяся зелеными частями, корневищами и луковицами растений. В осенних отловах с 20 сентября не было поймано ни одного экземпляра степной мышовки. К этому времени они залегают в спячку, используя норы, выкопанные другими видами грызунов. Узкочерепная полевка по-прежнему имела высокую численность (22 зверька на 100 л-с) сохраняя доминирующее положение в отловах (и.д. 95,6). В незначительном количестве отмечена малая лесная мышь, вид, которого совсем не было в сухой степи весной.

Опушка березового и смешанного леса с высоким травостоем, влажной подстилкой и ивняками наиболее богата видами грызунов. Здесь встречаются представители лесостепной фауны: мышь-малютка, красная и узкочерепная полевки. Содоминант в сообществе, после землероек, – узкочерепная полевка (и.д. 34,5 весной и 23,2 осенью). Видовое разнообразие грызунов объясняется богатством кормовой базы.

2.2 Сообщества грызунов Юго-Восточного Алтая

Сведений о фауне и населении грызунов Юго-Восточного Алтая чрезвычайно мало. Одно из первых описаний грызунов хр. Сайлюгем и Чихачева приводится в работе Е.П. Демина (1960). Более поздние исследования сотрудников ИСиЭЖ СО РАН относятся к району р. Юстыд (окрестности оз. Кындыктыкуль), который представляет собой высокогорную степь (примерно 2300-2400 м над ур. м.) с большим количеством озер. Обследованы высокогорные луга и высокогорная тундра с большим количеством каменистых россыпей на склонах. Плоскочерепная полевка здесь доминирует, ее многочисленные колонии изолированы от поселений других грызунов (Юдин, Галкина, Потапкина, 1979). Участок хр. Чихачева расположен севернее двух предыдущих участков. Отлов зверьков производили на высотах около 2000 м над ур.м., в местообитаниях с выходами скал и каменистыми осыпями на границе лиственного леса и горной степи. В сообществе грызунов отмечены полевки: плоскочерепная, узкочерепная, большеухая, красная, красно-серая, экономка, а также хомячок Кэмпбелла.

В природных экосистемах Юго-Восточного Алтая за последние годы отмечено обеднение растительного покрова, вызванное чрезмерным выпасом крупного рогатого скота. Так площадь лишайниково-ерниковых тундр сократилась с 24% до 12% (Седельников, 1988). Современное состояние растительного покрова горных тундр, криофитных лугов и степей (двухтысячные годы), в связи с резким снижением поголовья крупного рогатого скота можно охарактеризовать как восстанавливающееся. На фоне обедненных растительных формаций численность травоядных грызунов характеризуется низкими показателями. Стабильна лишь численность плоскочерепной полевки, которая обитает в ненарушенных биотопах, каменистых россыпях на крутых склонах.

У северного подножия хребта Сайлюгем, на границе с Чуйской котловиной, средневысотные ландшафты представляют мозаику из пустынных, опустыненных и сухих степей с кустарниками. Наиболее характерные ландшафты, где были проведены исследования, – высокогорные степи на высотах 2400-3000 м над ур. м., расположенные

на участке Сайлюгем. Это самые южные участки из изученных, в ландшафтном облике которых преобладают скалы и каменистые россыпи. Исследование сообществ грызунов на хр. Сайлюгем проведено в районе рек Чаган-Бургазы и Саржематы. В сообществах мышевидных грызунов данных ландшафтов доминирует плоскочерепная полевка (Швецов, Литвинов, 1998; Литвинов и др., 2012). Само сообщество представлено здесь 4-5 видами полевки: плоскочерепная, узкочерепная, большеухая, экономка, красно-серая, а также хомячок Кэмпбелла (Таблицы 8, 9).

Таблица 8 – Распределение и численность по биотопам грызунов в Юго-Восточном Алтае (показатель численности и индекс доминирования) (Кош-Агачский район, хр. Сайлюгем), 2010 г

Вид	Биотоп									
	Сухой остепненный склон, скальные выходы		Влажный склон под снежником, распадок с кустарниками, лиственницами		Пойма ручья, луг, кустарники		Северный луговостепной склон		Субальпийский пояс, ерники	
	п.ч.	и.д.	п.ч.	и.д.	п.ч.	и.д.	о.ч.	и.д.	п.ч.	и.д.
<i>Alticola strelzowi</i>	22,2	70,8	1,3	20						
<i>Myodes rufocanus</i>			0,7	10						
<i>Microtus gregalis</i>			2	30	0,5	100	3,5	100	1,6	20
<i>Microtus oeconomus</i>			2	30					6,5	80
Всего:	31,4		6,0		0,5		3,5		8,1	

Примечание – на сухом остепненном склоне, со скальными выходами отлавливался хомячек Кэмпбелла (п.ч. на 100 л-с – 9,2, и.д. – 29,2)

Таблица 9 – Распределение и численность грызунов высокогорий хребта Сайлюгем (попадания на 100 ловушко-суток) (по материалам Ю.Г. Швецова и Ю.Н. Литвинова, 1998 г)

Вид	Биотоп			
	по канавкам		по давилкам	
	луга с ерниками	высокогорные степи	каменистые россыпи	
			в гонных степях и сухой тундре	во влажной тундре
<i>Alticola macrotis</i>	1			6
<i>Microtus oeconomus</i>	12,5			
<i>Alticola strelzowi</i>	1	0,4	25	
<i>Microtus gregalis</i>	8	2,4	1,5	0,5
Всего	22,5	3,2	26,5	6,5

Примечание – в уловах канавок высокогорных степей отмечен хомячок Кэмпбелла-0,4 %.

2.3 Сообщества грызунов Юго-Западной Тувы

Сведения о фауне грызунов Тувы содержатся в разрозненных литературных источниках (Янушевич, 1952; Флинт, Головкин, 1961; Очиров, Башанов, 1975; Галкина, Потапкина, Юдин, 1977; Юдин, Галкина, Потапкина, 1979). Большая часть исследований посвящена восточной части Тувы. Последний анализ фауны и населения всей территории этого региона был проведен И.В. Бояркиным (2012). Который по биотопическому распределению грызунов выделил три группы видов, чётко различающиеся между собой с точки зрения освоения ими тех или иных местообитаний: это обитатели каменистых, открытых и лесных биотопов.

К группе горных грызунов – обитателей каменистых биотопов – можно отнести алтайскую пищуху, длиннохвостого хомячка, высокогорную сибирскую, серебристую, плоскочерепную и гобийскую полёвок.

Среди мышевидных зверьков этой группы (особенно в юго-западной части Тувы) чаще других доминирует плоскочерепная полёвка, тогда как в юго-восточных районах республики – хангайская. Оба вида предпочитают собственно каменистые склоны гор и мелкосопочник.

Высокогорная сибирская полёвка (*Alticola macrotis*) достаточно многочисленна только в высокогорной каменисто-щебнистой тундре (Бояркин, 2012).

Алтайская пищуха часто обитает в тёмнохвойном лесу, субальпийских кустарниках (где достигает максимальной численности), высокогорной тундре, однако всюду придерживается участков с выходами каменистых останцев.

Длиннохвостый хомячок, помимо каменистых участков, нередко регистрируется в степных биотопах. Поселяется не только в естественных нишах, но способен также рыть в мягких грунтах, проявляя, таким образом, значительную лабильность в выборе условий обитания. При этом самая высокая численность хомячка зарегистрирована в речной пойме и на каменистых склонах гор.

Таким образом, наиболее эвритопны по сравнению с другими видами данной группы алтайская пищуха, длиннохвостый хомячок, плоскочерепная и хангайская полёвки. В противоположность им высокогорная сибирская полёвка отличается стенотопностью.

Группа видов, обитающих на открытых пространствах, включает длиннохвостого суслика, степную мышовку, тушканчика-прыгуна и мохноногого тушканчика, домовую мышь, джунгарского и даурского хомячков, хомячка Роборовского, когтистую и полуденную песчанок, обыкновенную слепушонку, степную пеструшку, водяную и узкочерепную полёвок.

Из мышевидных грызунов в открытых стациях постоянно доминирует даурский хомячок. Учёты относительной численности показали, что вид предпочитает селиться в полузакреплённых песках. В качестве содоминантов фигурируют джунгарский хомячок и песчанки (когтистая и полуденная). В зоне сельскохозяйственного использования преобладают два последних вида.

За весь период исследований постоянно низкой численностью характеризовались степная мышовка, степная пеструшка и монгольская полёвка.

Степная мышовка, мохноногий тушканчик и хомячок Роборовского были обнаружены только в песчаных массивах (что даёт повод считать их в условиях западной части Тувы более стенобионтными, нежели другие виды грызунов.). В меньшей степени стенобионтность присуща водяной полёвке. Летом вид обитает вдоль береговой линии водоёмов, а к осени широко мигрирует в другие станции, в том числе на сельскохозяйственные земли.

В противоположность видам, имеющим узкое распространение, монгольская и даурская пищухи, тушканчик-прыгун, даурский и джунгарский хомячки, узкочерепная и монгольская полёвки очень широко представлены на территории западной части Тувы (Бояркин, 2012).

Сравнение видового разнообразия трёх выделенных биотопических групп выявило в фауне грызунов и зайцеобразных изученной территории преобладание представителей открытых пространств (21 вид). Лесных млекопитающих насчитывается 10, горных – 7 видов. Доминирование видов первой группы объясняется, вероятно, тем, что юго-западная часть Тувы является непосредственным продолжением обширных степных пространств Монголии, которым, по свидетельству А. Г. Банникова (1954) и других исследователей, свойствен богатый набор млекопитающих, среди которых 46 видов грызунов и зайцеобразных (Галкина, Потапкина, Юдин, 1977; Бояркин, 2012).

Наши исследования фауны и населения грызунов относятся к юго-западной части Тувы, граничащей с Монголией. Обследованы участки в районе р. Моген-Бурен и р. Каргы. В этих районах роль значительного зоогеографического рубежа, ограничивающего проникновение грызунов с севера и юга, играет хребет Танну-Ола. Для части видов грызунов этот хребет, в плане формирования фауны Тувы, служит серьезной преградой для проникновения и расселения из Монголии в северо-западные районы (Флинт, Головкин, 1961). В окрестностях районов исследований развиты ковыльно-нанофитовые степи, относящиеся к зоне каменисто-щебенистых опустыненных степей (Соболевская, 1950). Травяной покров невысокий (в среднем 10 см), разреженный (покрытие почвы 20-30%). В районе р. Моген-Бурен было обследовано четыре биотопа: останцы в пойме и в щебнистой полупустыне, с кустами караганы; мелкоземный сухой склон с валунами, с караганой; щебнистая опустыненная

степь на мелкоземной террасе и заболоченная пойма реки с лиственнично-тополевым лесом и ивняками.

Таблица 10 – Распределение по биотопам грызунов в Юго-Западной Туве (р. Моген-Бурен, близ устья ручья Мугур-Шегетей), 2010 г

Вид	Биотоп							
	Останцы в пойме и в щебнистой полупустыне, кусты караганы		Мелкоземный сухой склон с валунами, карагана		Щебнистая опустыненная степь на мелкоземной террасе		Заболоченная пойма реки, лиственнично-тополевый лес, ивняки	
	о.ч.	и.д.	о.ч.	и.д.	о.ч.	и.д.	о.ч.	и.д.
<i>Ochotona pallasi</i>					12,5	100		
<i>Cricetulus longicaudatus</i>			0,9	14,3			2,6	75
<i>Alticola strelzowi</i>	9	100	4,3	71,4				
<i>Alticola barakschin</i>			0,9	14,3				
<i>Microtus oeconomus</i>							0,9	25
Всего:	9		6,1		12,5		3,5	

Примечание – *Ellobius tancrei* – следы жизнедеятельности на мелкоземной террасе в пустынной степи.

В целом по участку доминирует барабинский хомячок (до 80%), содоминант – хомячок Кэмпбелла (30%). В зарослях тополя и караганы доминирует барабинский хомячок. В останцах и скальных биотопах доминирует плоскочерепная полевка, в щебнистой степи – даурская пищуха. На склоне холмов с валунами и караганой отмечен длиннохвостый хомячок (Таблица 10). На участке Каргы, в подобных четырех обследованных биотопах, показатели численности, распределения и доминирования грызунов примерно соответствовали показателям на предыдущем участке (Таблица 11). В открытых биотопах доминировал сибирский тушканчик. Из лесных и околородных представителей в пойме реки и заболоченных участках Юго-Восточной Тувы была зарегистрирована полевка-экономка, которая проникает по долинам рек далеко в пределы горных степей.

Таблица 11 – Распределение по биотопам и численность грызунов в Юго-Западной Туве (р. Каргы), 2010 г

Вид	Биотоп									
	Скальники на правом берегу р. Каргы		Пойменный лиственный лес, ивняки, луг		Полынная сухая степь близ поймы		Подножие мелкоземного обрыва, кусты караганы, норы песчанок		Щебнистая полупустыня, I терраса	
	о.ч.	и.д.	о.ч.	и.д.	о.ч.	и.д.	о.ч.	и.д.	о.ч.	и.д.
<i>Allactaga sibirica</i>					4,1	85,7			5	66,7
<i>Phodopus campbelli</i>					0,7	14,3			2,5	33,3
<i>Cricetulus barabensis</i>			2,2	100			2	25		
<i>Alticola strelzowi</i>	4,6	100								
<i>Alticola barakschin</i>							6	75		
Всего:	4,6		2,2		4,8		8		7,5	

В мелкоземных сухих склонах с валунами, караганой и заболоченной пойме реки, лиственный-тополевым лесу, ивняках, пойман длиннохвостый хомячок (*Cricetulus longicaudatus*) о. ч. – 2,6, и. д. – 75%. Повсеместно в щебнистых опустыненных степях, на мелкоземной террасе, обитает пищуха даурская (*Ochotona pallasi*), которая относится к мелким зайцеобразным и регистрировалась в уловах (о.ч. – 12,5, и.д. – 100%).

2.4. Сравнительный фауно-экологический анализ сообществ грызунов горно-степных ландшафтов Юга Сибири

Суровые условия высокогорий обуславливают формирование особых териофаунистических группировок, существование которых связано с высокогорными ландшафтами. Обитающие в них виды грызунов (см. Таблица 2), в основном относятся к специализированным стенотопным высокогорно-степным формам, связанным с общей

ксерофитизацией ландшафтов (скальные полевки, хомячки). По остепненным ландшафтам сюда проникают эвритопные степные виды грызунов (узкочерепная полевка, суслики, тушканчики), а по увлажненным субальпийским долинам с кустарником и редколесьями – широко распространенные виды полевок, имеющие на территории Сибири обширный ареал (красная и красно-серая полевки, полевка-экономка). На фаунистический состав грызунов горно-степных ландшафтов накладывает отпечаток расположение рассматриваемой территории между Северной и Центральной Азией, где с юга проникают центральноазиатские формы, а с севера североазиатские (Швецов, 1999). Что касается фауны и населения грызунов южной части Тувы, граничащих с Монголией, в этих районах роль значительного зоогеографического рубежа, ограничивающего проникновение грызунов с севера и юга, играет хребет Танну-Ола. Для части видов (хомячки монгольский, Кэмпбелла и длиннохвостый, восточная слепушонка и др.) этот хребет при формировании фауны Тувы оказался преградой для расселения из Монголии в северо-западную часть Тувы (Флинт, Головкин, 1961; Литвинов, 2001). Хребты Сайлюгем и Чихачева являются, по-видимому, таким же препятствием для проникновения на Алтай с территории Монголии гобийской полевки, длиннохвостого хомячка и восточной слепушонки, обитающих на южном макросклоне этих хребтов и отсутствующих на северном (Демин, 1960; Швецов, 1999; Hellman, Fowler, 1999).

Фаунистическое сходство и смену видового состава фаунистических группировок обследованных ключевых участков в пределах Внутренней Азии показывает индекс (мера) смены видового состава Коуди (Рисунок 4). Ключевые участки с локальными фаунами грызунов расположены в соответствии с их географическим положением. На схеме можно проследить смену видового состава по долготному градиенту с запада на восток (сплошные линии, соединяющие точки на Рисунке 4).

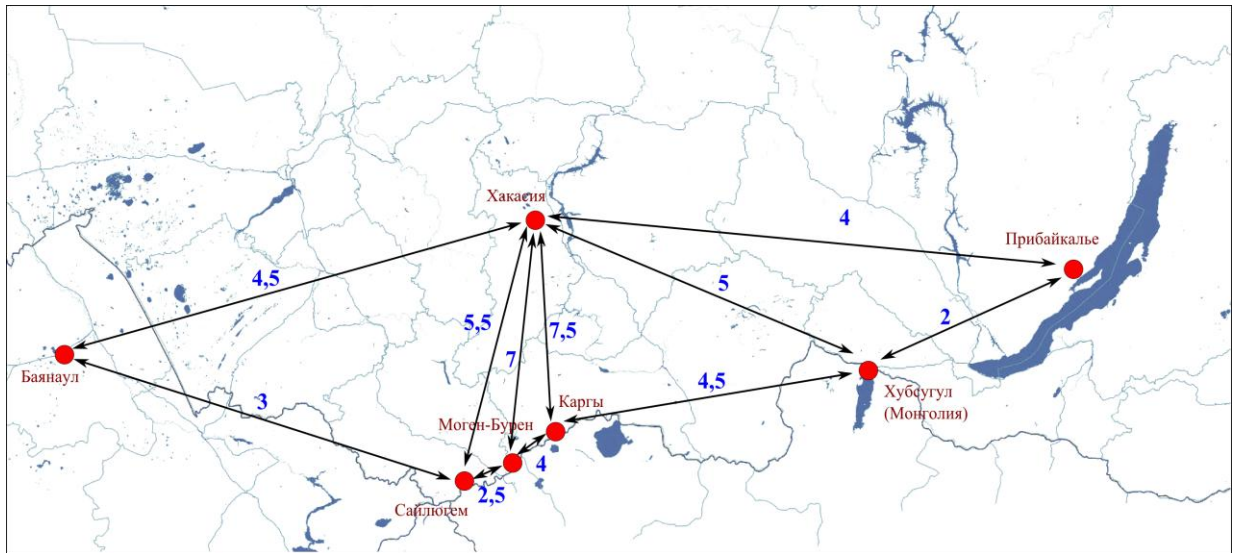


Рисунок 4 – Различия фаунистического состава сообществ мышевидных грызунов горно-степных районов Внутренней Азии, где проводились исследования (цифры – индекс Коуди)

Смена видового состава степных и лесостепных локальных фаун грызунов показывает различия – от типичных зональных лесостепей Северного Казахстана, где присутствуют элементы степной фауны с добавлением лесных и околородных видов, к более восточным лесостепным ландшафтам Хакасии (инд. Коуди – 4,5) и к реликтовым степям Прибайкалья (инд. Коуди – 4), в которых элементы зональных степных фаун Западной и Средней Сибири (степная пеструшка, джунгарский хомячок) заменены викарирующими формами (барабинский хомячок, ольхонская полевка) Восточной Сибири (Hon-Tsen, Patton, 1993; Литвинов, Сенотрусова, Демидович, 2006). Фаунистический состав Казахского мелкосопочника и горных степей Алтая (ключевые участки Баянаул, Сайлюгем), включающих общие характерные для степей и околородных биотопов виды, а также скальных осыпей и останцов (плоскочерепная полевка) различаются не сильно (инд. Коуди – 3). Далее расположены наиболее своеобразные участки с локальными фаунами Тувы. По направлению с востока на запад изменения фауны происходят на фоне общей ксерофитизации территории, сопровождаясь уменьшением количества лесных и околородных видов и добавлением элементов центральноазиатской степной фауны. Находящиеся примерно на одной долготе, но различные по широте фаунистические составы горных степей Алтая и Тувы значительно отличаются от фауны Хакасии (инд. Коуди – 5,5-7,5). Это можно объяснить присутствием в Тувинских степях элементов Монгольской фауны. Сходство фауны

северной Монголии с Тажеранскими степями Прибайкалья объясняется близостью и сходством ландшафтов Прибайкалья и Прихубсугулья.

Структура сообществ грызунов

Сходство разных степных и лесостепных, равнинных и горных сообществ грызунов демонстрирует дендрограмма, построенная на основе данных о доли видов в каждом сообществе (Рисунок 5). Сообщества зональных лесостепей Хакасии выделяется за счет значительного числа видов в сообществе (обыкновенные полевки, пеструшки, мыши), а также их равномерного распределения (структура доминирования). Среди высокогорных сообществ выделяется отдельный кластер, включающий в себя горные сообщества грызунов Юго-Восточного Алтая (хр. Сайлюгем) и два сообщества наиболее сухих и территориально близко к нему ключевых участков Юго-Западной Тувы (Моген-Бурен и Каргы), в которых большую долю занимают скальные полевки, хомячки Кэмпелла, длиннохвостый.

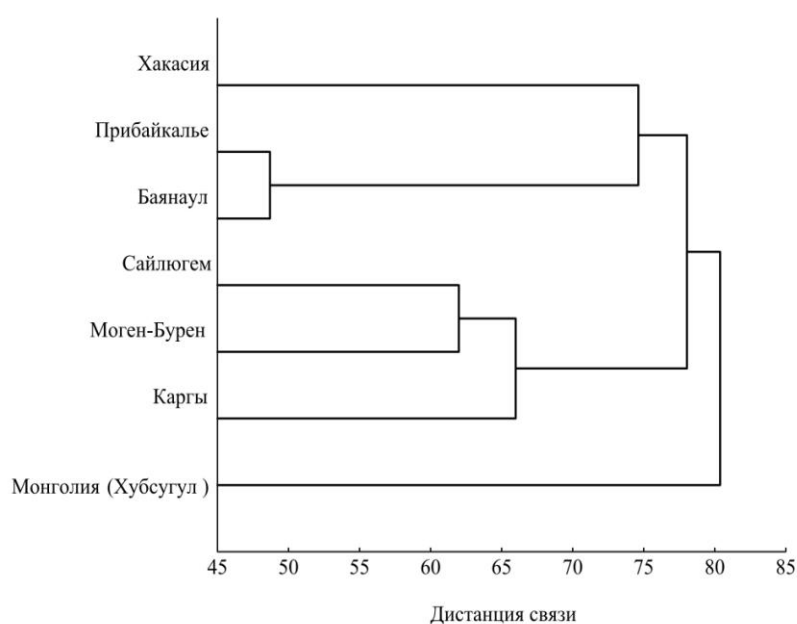


Рисунок 5 – Сходство степных и лесостепных сообществ грызунов на основе структуры доминирования

Наиболее сходны по структуре доминирования сообщества Прибайкалья и участка Баянаул в Казахстане, что объясняется значительным преобладанием в сообществах одних видов (полевки скальные, узкочерепные и хомячки) и низким

долевым участием остальных. Сообщество грызунов северной Монголии имеет самую отличительную структуру доминирования, здесь преобладают полевки: красно-красно-серые, узкочерепные, экономка.

В работе проведен анализ информационных индексов разнообразия (Одум, 1986; Мэгарран, 1992; Lewicki, Hill, Czyzewska, 1992 a; Lewicki, Weiss, Lewin, 1992 b), используемых для описания численных соотношений разных видов грызунов. Анализ информационных индексов позволяет выявлять различия между местообитаниями разных сообществ и косвенно определять факторы, оказывающие влияние на эти различия (Литвинов, 2004), а также служит важным показателем различий между сообществами (Taylor, 1978; Мэгарран, 1992).

Ранее нами было показано, что значения и соотношение индексов разнообразия и выравненности специфичны для каждого ландшафта (Литвинов, 2004). Многолетняя динамика анализируемых 4-х индексов показывает, что их величины могут значительно меняться лишь при массовых размножениях какого-либо одного вида (Литвинов и др., 2007). В период наших исследований численность и соотношение степных и лесостепных видов на участках существенно не изменялась по годам, что позволило использовать для анализа усредненные показатели.

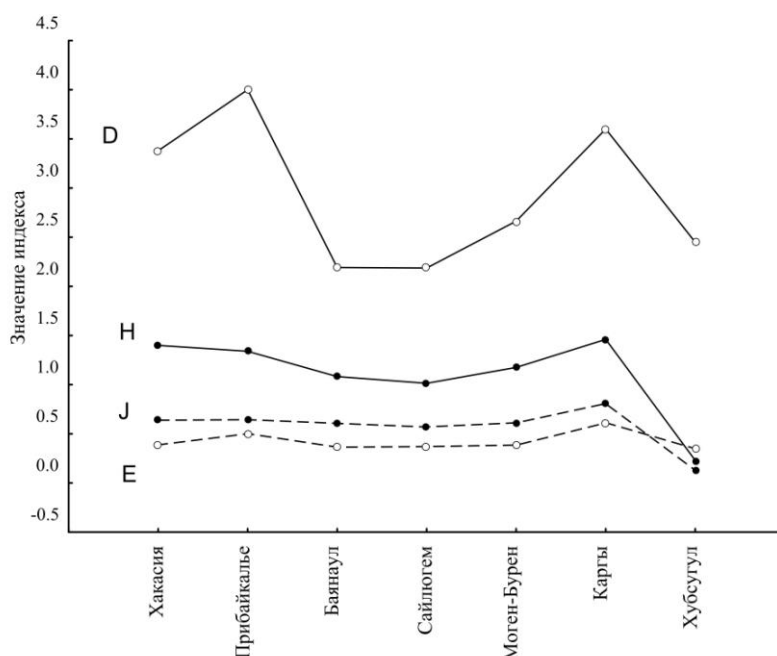


Рисунок 6 – Значения четырех индексов разнообразия и выравненности Шеннона и Симпсона, соответствующие разным лесостепным и степным сообществам грызунов.

D – индекс разнообразия Симпсона

H – индекс разнообразия Шеннона

J – индекс равномерности распределения Шеннона

E – индекс равномерности распределения Симпсона

Так, например, высокая численность скальных полевок (плоскочерепной, гобийской) и хомячков (Кэмпбелла, барабинского, длиннохвостого), характерная для участка Каргы в Юго-Западной Туве, дает более высокие показатели всех четырех рассчитанных индексов (Рисунок 6). Симметричные значения индексов (сходные по величинам их показатели) свидетельствуют о стабильных условиях в разных биотопах, служащих элементами высокогорного ландшафта в пределах ключевого участка.

Сообщества равнинных лесостепей, как правило, плохо выравнены, но имеют высокие значения индексов разнообразия H и D (Рисунок 6) за счет сравнительно богатого видового состава и значительного количества как доминантов, так и редких видов в объединенных биотопах в пределах границ ключевых участков (Литвинов, Сенотрусова, Демидович, 2006). Сообщества грызунов Казахского мелкосопочника отличаются хорошей выравненностью (индексы E и J) (Рисунок 6). При сильном разрыве в степени доминирования видов это хорошо улавливает индекс Симпсона (D), имеющий самые низкие значения (Литвинов и др., 2010). Другие высокогорные сообщества характеризуются или низкими значениями всех индексов (хр. Сайлюгем) (Рисунок 6), или очень малыми значениями разнообразия, что связано или с бедным видовым составом, выявленным на участке (3 вида), или с очень плохой выравненностью (участок Моген-Бурен). В целом графики отражающие значения всех четырех информационных показателей сообществ грызунов горных степей Алтая и Тувы, свидетельствуют о суровых погодно-климатических условиях, которые определяют видовое разнообразие животных. Видовой состав грызунов исследованных районов беден. Показатели видового разнообразия и выравненности участков в основном отличаются низкими значениями.

Комплекс мышевидных грызунов горных степей Алтая и Тувы сформирован видами с совершенно различными топическими предпочтениями. В связи с этим экологические ниши эвритопных видов, обитающих в этих суровых условиях, и горных стенотопов практически не перекрываются. Мы провели анализ распределения пяти наиболее характерных для горных степей видов грызунов в четырех укрупненных

горных биотопах Алтая и Тувы (Рисунок 7). Структура доминирования в этих биотопах различна и подчеркивает сильную приуроченность зверьков к разным элементам горных ландшафтов, в которых главное значение имеют высота над уровнем моря, ксерофитизация территории, мезорельеф и растительность.

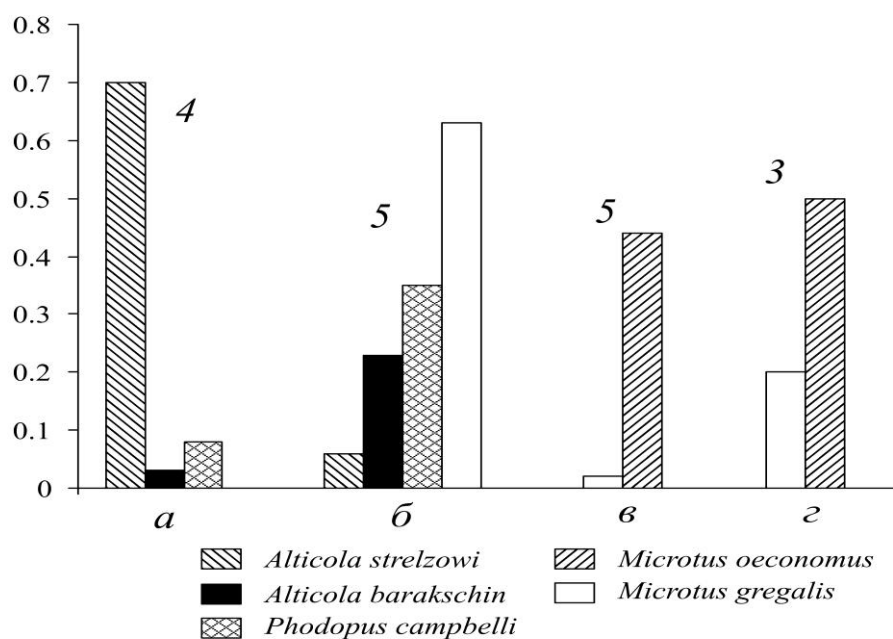


Рисунок 7 – Четыре типа укрупненных биотопов горных степей Юго-Восточного Алтая, Юго-Западной Тувы и Казахского мелкосопочника и усредненное по всем участкам соотношение доминирующих видов грызунов в каждом из них.

Типы биотопов: а – скальные выходы, останцы; б – полынные сухие степи; в – распадки и поймы с луговой растительностью; г – субальпийский и альпийский пояс с ерником.

Цифрами на графике показано общее число видов в укрупненном типе биотопа.

Фауна грызунов горных ландшафтов Юго-Восточного Алтая, Юго-Западной Тувы и Казахского мелкосопочника сформирована следующими видами: специализированными высокогорно-степными (полевки, хомячки), характерными для Северной и Центральной Азии, а также проникающими в высокогорье и имеющими широкий ареал степными, лесными и околородными. Фаунистические группировки Тувинских горных степей характеризуются сокращением количества лесных и

околоводных видов и добавлением элементов центральноазиатской горно-степной фауны.

По структуре сообществ грызунов наиболее сходны ландшафты Казахского мелкосопочника, Юго-Восточного Алтая, Юго-Западной Тувы образующие отдельный кластер. Сообщества зональных лесостепей Хакасии объединяются по уровню сходства в другой кластер, промежуточное положение занимает сообщество грызунов Прибайкалья.

Горные сообщества отличаются от равнинных по информационным характеристикам разнообразия. Большая часть сообществ имеет нарушенную структуру доминирования, низкие показатели разнообразия и выравненности, что свидетельствует о низкой степени их устойчивости.

Специфика распределения грызунов по территории в горных ландшафтах Юга Сибири заключается в сильной биотопической приуроченности как стенотопных, специализированных горных видов, так и широко распространенных интразональных элементов фауны.

2.5 Скальные полевки в сообществах грызунов горных ландшафтов Сибири, Казахстана и Монголии

Скальные полевки – обитатели каменистых биотопов степных, высокогорно-степных, альпийских и субальпийских ландшафтов Внутренней Азии. На территории России в настоящее время описывается 6 видов этой таксономической группы (Млекопитающие России..., 2012). Поскольку животные группы скальных полевок сильно привязаны к специфическим элементам ландшафта (верхние пояса гор, скальные выходы и россыпи камней), можно предполагать, что характерные для грызунов биотопы являются древними реликтовыми элементами ландшафта, в которых животные сохранились до наших дней. Последнее подтверждается нашими многолетними

исследованиями, в которых показано, что ареалы многих видов скальных полевок становятся более фрагментарными и уменьшаются в размерах.

Большеухая полевка (*Alticola macrotis* Radde, 1861)

На территории Внутренней Азии большеухая полевка населяет большинство горных хребтов Алтая, Кузнецкого Алатау, Западного и Восточного Саяна, Тувы, горных хребтов байкальской котловины, хребта Сохондо в Забайкалье. Образ жизни этого вида изучался нами на хребтах Хамар-Дабан, Восточный Саян, Сайлюгем. Основные местообитания вида – горные тундры, субальпийские луга с выходами камней, щебня, галечников. Предпочитает высокогорья свыше 1500 м над. ур. м., что превышает предел высотного распределения других видов скальных полевок.

В верхних частях прибайкальских хребтов, а именно в гольцовом поясе, где обитает большеухая полевка, население грызунов имеет структуру, связанную с хорошо выраженной высотной поясностью (Епифанцева, Дупал, Корниенко, 1995; Литвинов и др., 2000). Сообщества мышевидных грызунов гольцовых поясов, имеющие в составе скальных полевок, характеризуются обедненным видовым составом, низкими показателями численности. Многолетние исследования, проведенные в гольцовом поясе хр. Хамар-Дабан (Епифанцева, Дупал, Корниенко, 1995; Щедогоева, 2003), показали, что для этого пояса характерны низкий уровень общей численности мышевидных грызунов и небольшая амплитуда колебаний этого показателя по годам. Для большеухой полевки, доминирующей в сообществе грызунов гольцового пояса, характерна динамика численности, которая не совпадает с таковой всего сообщества высокогорий. На графике (Рисунок 8) приведены усредненные значения численности доминирующих видов грызунов в верхних поясах прибайкальских гор. Следует отметить, что в коренных биотопах – кустарниках ивы и кедрового стланика, среди камней, совместно с большеухой полевкой обитают широко распространенные красно-серая и красная полевки. Красно-серая полевка – доминант в подгольцовом поясе, где большеухая полевка редка. В луговых биотопах верхних поясов гор преобладает полевка-экономка. В Восточном Саяне в сообществе грызунов гольцового пояса, кроме доминирующей большеухой полевки, входят красно-серая, красная и полевка-экономка (Рисунок 8).

В гольцово-тундровом поясе хр. Кузнецкий Алатау доминирует большеухая полевка, содоминант – темная полевка (*Microtus agrestis*), встречаются также красно-серая и красная полевки (Виноградов, 2007).

В верхних поясах гор хребта Сайлюгем местообитания большеухой полевки приурочены к каменистым россыпям во влажной кустарничковой тундре на высотах свыше 3000 м над ур. м. (Швецов, Литвинов, 1998). На пологих вершинах гор фрагментарно перемешиваются тундровые каменистые кустарничковые и субальпийские луговые остепненные ландшафты. В подгольцовых сухих каменистых россыпях курумниках обитает плоскочерепная полевка. Биотопы этих двух видов скальных полевок хорошо разделены как по высотным поясам, так и по специфическим для каждого вида местообитаниям (Рисунок 8).

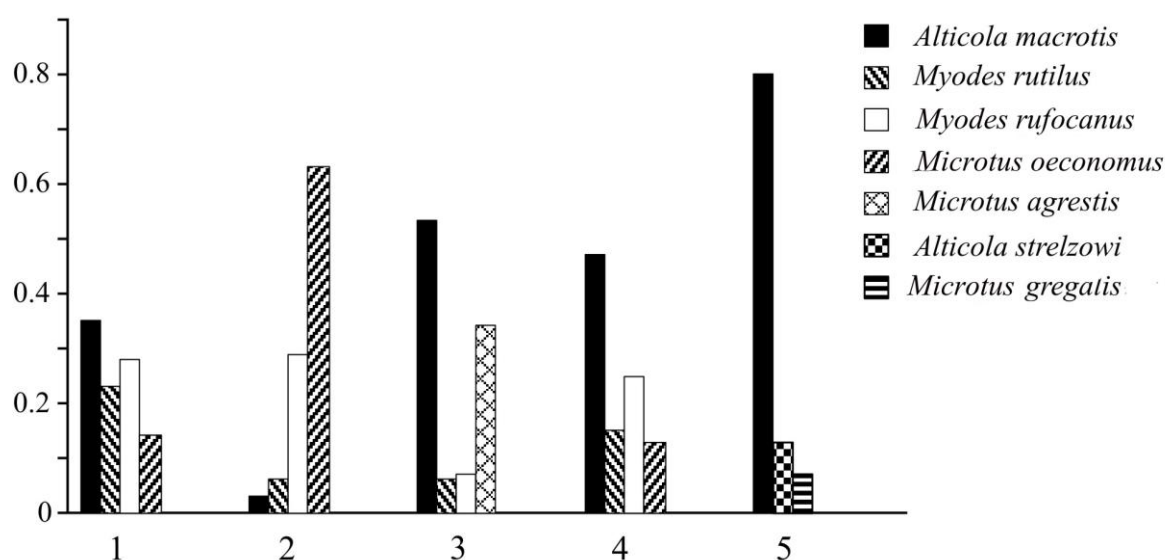


Рисунок 8 – Усредненные значения численности доминирующих видов грызунов в верхних поясах горных хребтов: 1 – Хамар-Дабан (гольцовый пояс), 2 – Хамар-Дабан (подгольцовый пояс) 3 – Восточный Саян, 4 – Кузнецкий Алатау, 5 – Сайлюгем

Плоскочерепная полевка, или полевка Стрельцова

(*Alticola strelzowi* Kastschenko, 1899)

Плоскочерепная полевка – обитатель горных районов восточного Казахстана, Алтая, Тувы и Монголии. Для этого зверька характерны обособленные колониальные

поселения. Основным фактором, определяющим размещение и плотность населения полевки, является наличие каменистых убежищ в высокогорьях (Юдин и др., 1977).

В западной Туве плоскочерепная полевка изучалась на трех участках, расположенных на высотах 1200-1300 м над ур. м. Обычно этот вид заселяет каменистые биотопы, в которых другие виды полевок не отлавливались (участок Каргы). На участке Моген-Бурен плоскочерепная полевка обитает совместно с длиннохвостым хомячком и гобийской полевкой.

На Юго-Западном Алтае наиболее характерные для вида ландшафты – высокогорные степи на высотах 2400-3000 м над ур. м. – расположены на участке хр. Сайлюгем. Это самые южные участки из изученных, в ландшафтном облике которых преобладают остепненные склоны с выходами скал и каменистые россыпи. Исследование сообществ грызунов на хр. Сайлюгем проведено в районе рек Чаган-Бургазы и Саржематы. Обследовались следующие характерные для хр. Сайлюгем биотопы: увлажненные ерниковые участки с элементами каменистых степей (2500 м над ур. м.), злаково-полынная каменистая степь (2600 м над ур. м.), участки горных степей (2700 м над ур. м.), каменистые россыпи (2800 м над ур. м.), злаково-осоковый луг в гольцовом поясе (3000 м над ур. м.). Местообитания полевки Стрельцова на этих участках, по сравнению с другими, велики по площади; колонии зверьков характеризуются здесь высокой плотностью: 25 зверьков на 100 л-с.

В схожих условиях обитает полевка Стрельцова на участке Укок, который представляет собой высокогорную степь (примерно 2300-2400 м над ур. м.) с большим количеством озер. Обследованы высокогорные луга и высокогорная тундра со скальными выходами на склонах. Следует подчеркнуть, что в сообществах мышевидных грызунов данных ландшафтов полевка Стрельцова доминирует (Швецов, Литвинов, 1998). Само сообщество представлено здесь 4-5 видами полевки: Стрельцова, узкочерепная, большеухая, экономка и хомячок Кэмпбелла, а многочисленные колонии изучаемого вида изолированы от поселений других грызунов.

Участок хр. Чихачева расположен севернее двух предыдущих участков. Отлов зверьков производили на высотах около 2000 м, в местообитаниях с выходами скал и каменистыми осыпями на границе лиственного леса и горной степи. В сообществе грызунов отмечены полевки: Стрельцова, узкочерепная, большеухая, красная, красно-серая, экономка и хомячок Кэмпбелла.

Участок Джулукуль можно рассматривать как преддверие к высокогорным степям и полупустыням Центральной Азии. Здесь изредка встречаются островки кедрово-лиственничного леса. Плоскочерепная полевка доминирует в сообществе грызунов остепненных лугов и высокогорных степей, чередующихся с каменистыми осыпями и скалами на высотах 2000-2300 м над ур. м. Сообщество мышевидных грызунов представлено здесь шестью видами полевков: Стрельцова, экономка, узкочерепная, темная, красно-серая, большеухая. На другом участке хр. Чихачева вблизи озера Богуты в осенних отловах 2013 года плоскочерепная полевка встречалась в характерных биотопах на остепненных склонах с останцами и валунами совместно с узкочерепной полевкой. При этом численность была высокой и составила более 30 особей на 100 л-с, а узкочерепной – только 5 особей.

На Центральном Алтае отлов зверьков проводился на высотах 600-1200 м над ур. м. Для обследованных участков характерно относительно небольшое разнообразие ландшафтов и их значительная контрастность. Таежные биотопы соседствуют здесь со степными, луговыми и высокогорными. Площадь каменистых склонов гор, характерных местообитаний полевки Стрельцова, в данных ландшафтах невелика. Численность грызунов на Центральном Алтае имеет высокие значения, и сообщество представлено одиннадцатью видами (Юдин и др., 1977). По данным наших отловов 2006-2009 гг., в долинах рек Чуя и Башкаус совместно с плоскочерепной полевкой обитают восточноазиатская лесная мышь, узкочерепная и обыкновенная полевки (Рисунок 9).

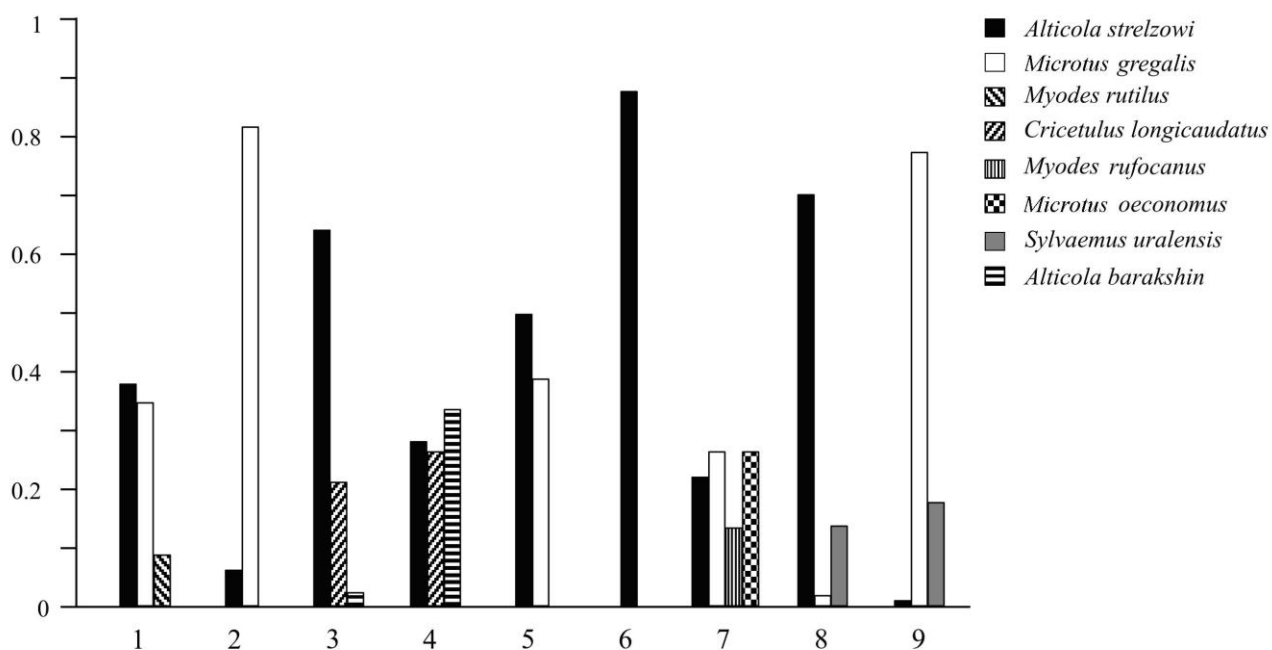


Рисунок 9 – Усредненные значения численности доминирующих видов грызунов в горных и степных биотопах:

Тува: 1 – Хиндиктиг-Холь (скальные выходы), 2 – Хиндиктиг-Холь (кустарнички в степи), 3 – Моген-Бурен (останцы), 4 – Моген-Бурен (сухой каменистый склон);

Юго-Восточный Алтай: 5 – Укок (останцы), 6 – Сайлюгем (россыпи камней в скалах), 7 – Сайлюгем (влажное ущелье), 8 – Сайлюгем (скальные останцы), 9 – Сайлюгем (полынно-злаковая степь)

В Казахском мелкосопочнике распределение зверьков по территории определяется в основном наличием мест, пригодных для устройства жилищ, в результате плотность их поселений различна.

В наших исследованиях в районе с. Баянаул плоскочерепная полевка заселяла скальные массивы с большим количеством ниш, трещин, каменные глыбы с пустотами между ними. Если рассматривать расположение поселений относительно территории всего района, то можно сказать об их высокой степени мозаичности. В местообитаниях полевков частично осенью отлавливалась лишь малая лесная мышь.

Хангайская скальная полевка (*Alticola semicanus* G.Allen, 1924)

Основная часть ареала хангайской полевки – в низкогорных сухих каменистых степях Монголии. На территории Российской Федерации этот вид скальных полевок отмечен только в южной части Республики Тува, заселяет скальные массивы южнее Восточного Танну-Ола и хребет Сенгилен. Типичные местообитания хангайской полевки – останцы, осыпи камней, отдельные каменистые глыбы, имеющие много пустот и щелей, которые служат зверькам укрытием и где они устраивают гнезда. Здесь же в щелях хранятся запасы сушеной травы. В основаниях скал и останцов в трещинах растут кустарники (карагана, крыжовник, таволга и др.), которые активно используются в питании полевок. По данным Л.И. Галкиной, в отличие от плоскочерепных полевок, этот вид значительно дальше продвигается в степные равнинные биоценозы. В долине реки Тес и вблизи озера Торе-Холь хангайских полевок отлавливали в полупустынных биотопах щебнисто-нанофитовой степи вместе с другими степными и полупустынными видами: хомячками Кэмпбелла, тушканчиками, монгольскими песчанками и даурскими пищухами (Юдин, Галкина, Потапкина, 1979). По результатам наших отловов в июле 2012 года близ озера Торе-Холь, на скалистых массивах среди колоний хангайской полевки совместно обитает барабинский хомячок. Относительная численность полевки при этом была высокой, до 35 особей на 100 л-с, хомячка – 10 особей на 100 л-с.

Гобийская скальная полевка (*Alticola barakshin* Vannikov, 1947)

Распространена в аридных низкогорных каменистых биотопах Монгольского и Гобийского Алтая. На территории Российской Федерации этот вид скальных полевок отмечен только в юго-западной части Республики Тува на примыкающих к границе с Монголией участках. Нами гобийская полевка отлавливалась в долинах рек Моген-Бурен и Каргы и на прилежащих к ним террасах. Селится в мягких сланцевых породах, прокапывая ходы под валунами и кустами караганы. Встречается в пойменном лиственнично-тополевоом лесу и в щебнисто-попынно-нанофитной степи. В скалистых останцах, где доминирует плоскочерепная полевка, почти не встречается. В долине реки Каргы нами отмечалось заселение гобийской полевкой заброшенной колонии полуденной песчанки. Сообщество грызунов этих районах Тувы представлено 11 видами (Юдин, Галкина, Потапкина, 1979), и показатели численности, как правило, имеют невысокие значения. Объясняется это, прежде всего, скудными пищевыми ресурсами аридных ландшафтов. Гобийская полевка в биотопах с мелкоземными отложениями с валунами и кустарниками является содоминантом наряду с обитающими

совместно хомячками длиннохвостым, барабинским и Кэмпбелла. При этом относительная численность гобийской полевки была не более 7 особей на 100 л-с.

Тувинская скальная полевка (*Alticola tuvunicus* Ognev, 1950)

Ареал тувинской полевки состоит из трех изолированных участков в Хакасии, Туве (долина Енисея, хр. Восточный Танну-Ола) и Монголии (восточные отроги Монгольского Алтая и северное побережье оз. Хубсугул). Номинативный подвид населяет остепненные биотопы низкогорий (400-800 м) Хакасии и Тувы с выходами сланцевых скальных пород (Юдин, Галкина, Потапкина, 1979), а также крупноглыбчатые осыпи с кустарниковыми зарослями. Исследования, проведенные в последние годы, показывают, что распространение и численность этого вида скальных полевок заметно сокращается. При обследовании в июле 2014 года в известных местообитаниях, указанных ранее на территории Хакасии, тувинская полевка не была обнаружена, так же как и следы ее жизнедеятельности (в том числе свежие запасы корма). Возможной причиной этого могут быть прошедшие обширные пожары, следы которых были встречены во многих местах. В единственной найденной точке обитания (Ширинский район) численность зверьков была невелика, ее показатель составил 3,4 особи на 100 л-с. Совместно с тувинской полевкой обитание других видов грызунов не отмечено.

Область распространения хубсугульского подвида тувинской полевки расположена изолированно в Монголии и ограничена небольшими колониями на северном побережье оз. Хубсугул на высоте более 1800 м. Стации тувинской полевки расположены преимущественно в горно-лесостепном поясе в россыпях, на выходах коренных пород (Литвинов, Базардорж, 1992). Поселения полевок, в отличие от номинативного подвида, расположены в скальниках, густо поросших осинником, с влажным микроклиматом и не встречаются на открытых каменистых склонах. Относительная численность полевок довольно высока, ее показатель составляет около 20 особей на 100 л-с. В сообщество данной территории входит 7 видов грызунов, совместно с хубсугульской полевкой обитают барабинский хомячок и восточноазиатская лесная мышь.

В 1960 году Н.И. Литвиновым была описана новая, ранее не известная форма полевок *Alticola olchonensis* Litvinov, 1960 – ольхонская полевка. По последним данным, она является подвидом тувинской полевки (Млекопитающие России ..., 2012). Этот

подвид имеет очень маленький ареал, который приурочен к реликтовым прибайкальским степям, находящимся в западном Прибайкалье. Участки обитания ольхонской полевки – скальные выходы и каменистые россыпи в Тажеранской степи, на островах пролива Малое Море и на острове Ольхон (Литвинов, 2001) (Таблица 12). Поскольку острова представляют собой оставшиеся от погружения под воду скальные возвышения, в силу исторических причин ольхонская полевка служит структурообразующим видом на большинстве островов. Таким образом, можно констатировать, что ольхонская полевка – реликтовый вид, сохранившийся с момента возникновения островов.

Таблица 12 – Обитание ольхонской полевки и других сопутствующих видов грызунов в Тажеранской степи, острове Ольхон и островах пролива Малое Море

Острова и участок материка Виды	Угунгой	Замугой	Малый Тойник	Боракчин	Хубын	Ольхон	Тажеранская степь
<i>Alicola olchonensis</i>	+	+	+	++	+	+	+
<i>Microtusoeconomus</i>	++	++	+	++	-	+	+
<i>Myodes rutilus</i>	-	?	-	++	-	+	+
<i>Myodes rufocanus</i>	-	?	+	++	-	+	+
<i>Microtus gregalis</i>	-	-	-	-	-	-	+

Примечание –

+ – вид обитает;

++ – вид периодически появляется на острове и исчезает;

-- вид отсутствует;

? – обитание предположительно.

Другие виды, периодически заселяющие острова и исчезающие с них, по-видимому, не способны создать минимальные жизнеспособные популяции. Популяции же ольхонской полевки длительное время существуют на островах и требуют отдельного внимания и изучения. Наши исследования свидетельствуют о том, что популяции ольхонской полевки на маломорских островах могут существовать изолированно на протяжении значительного времени. Встречаемость ольхонской полевки и других видов

полевков на островах показана в Таблице 12. В отдельные периоды времени численность популяций может снижаться до минимума. За спадами следуют заметные подъемы, причем происходят они несинхронно на отдельных островах и на материке. Наблюдаемые в последние годы депрессии численности этого вида вполне могут свидетельствовать о тенденциях, приводящих к исчезновению ольхонской полевки на островах и на материке. На материковой части Прибайкалья в Тажеранской степи конкурирующим с ольхонской полевкой видом в последние годы стала узкочерепная полевка, ареал которой стал расширяться в направлении на восток.

Таким образом, грызуны группы скальных полевков сильно привязаны к специфическим элементам ландшафтов (скальные выходы и россыпи камней), которые могут значительно различаться высотой местности, степенью увлажнения и температурным режимом. Известно, что основное воздействие на флору и фауну горных территорий оказали плейстоценовые оледенения, чередующиеся с более теплыми межледниковыми периодами, что сопровождалось смещением по вертикали горных поясов и, соответственно, ареалов видов. Скальные полевки, приспособившиеся к жизни в каменистых биотопах, сохранили свое доминирующее положение в сообществах грызунов рассматриваемых ландшафтов до настоящего времени. Тем не менее ареалы отдельных видов сокращаются и фрагментируются.

ГЛАВА 3. СРАВНЕНИЕ АДАПТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ РАЗМНОЖЕНИЯ ПОЛЕВОК ГОРНЫХ СТЕПЕЙ ЮГА СИБИРИ И СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

В природных популяциях грызунов такие характеристики воспроизводства, как темпы роста особей, время достижения половой зрелости, плодовитость, периодичность размножения, участие разных возрастных групп в воспроизводстве и т.д., достаточно хорошо изучены на разных видах (Наумов, 1948; Большаков, Покровский, 1967; Шварц, 1969; Башенина, 1977; Цветкова, 2003; Литвинов, 2010; Панов, 2010). Высокая плодовитость большинства видов грызунов в природе реализуется на фоне сезонных изменений среды обитания, которые определяют параметры воспроизводства и, в конечном итоге, численность и динамику популяции. Популяционная динамика обусловлена в основном специфичностью сезонных генераций (Шварц, 1969). В течение года ясно прослеживается сезонная изменчивость половозрастной структуры, в которой можно выделить четыре основных физиологических группы грызунов: половозрелые взрослые животные, размножающиеся сеголетки, половозрелые неразмножающиеся сеголетки и неполовозрелые сеголетки (Панов, 2010). Сроки существования, численный состав и соотношение численности этих физиологических групп и определяют динамику данной популяции, а также роль группы в сообществе грызунов.

В зависимости от среды обитания, принадлежности к горным, высокоширотным или равнинным ландшафтам, природные популяции грызунов могут характеризоваться различными экологическими стратегиями (существенно разными параметрами роста, развития и размножения). Показано, что специфика размножения горных видов полевок связана с ограниченностью площади пригодных местообитаний при их высоких защитных свойствах (Маликов, Мейер, 1990). Подобная зависимость характерна также для некоторых тундровых видов грызунов, таких как копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus*), обитающего в специфических местообитаниях – сухой тундре (Литвинов, 2010). Принято считать, что суровость условий обитания в высокогорьях или высоких широтах определяет относительно низкую смертность, увеличенную продолжительность жизни, позднее половое созревание, пониженную интенсивность

размножения, меньшее число генераций у видов с более низким репродуктивным потенциалом (Маликов, Мейер, 1990). Это хорошо показано на примере северных популяций большеухой полевки в природе и эксперименте (Цветкова, 2003). Различия в экологических стратегиях у стенотопов и широко распространенных видов объясняется теорией r и K стратегий, характеризующих животных с разными обобщенными мерами выживаемости и плодовитости, определяющими относительный вклад организма в будущие поколения (MacArthur, Wilson, 1967).

Был проведен анализ параметров размножения у специализированного горного вида, имеющего ограниченный ареал, плоскочерепной полевки *Alticola strelzowi* (Kastschenko, 1899) и совместно обитающего, широко распространенного вида – узкочерепной полевки *Microtus gregalis* (Pallas, 1779) (Объем отловленных особей см. Таблица 3).

Известно, что взрослые (в особенности перезимовавшие) самцы узкочерепной полевки характеризуются большими размерами тела по сравнению с самками (Дупал, Абрамов, 2010). Анализ собственных данных показал, что взрослые самцы имеют в среднем несколько большую длину тела по сравнению с самками, однако различия оказались незначимы (t-тест: $t = 1.8$, $df = 150$, $P = 0.06$). Различий по длине тела между взрослыми самцами и самками плоскочерепной полевки не обнаружено (t-тест: $t = 1.02$, $df = 378$, $P = 0.3$). Поэтому, при анализе возрастной структуры обоих видов самцы и самки анализировались совместно.

Таблица 13 – Характеристики размножения полевок разных размерно-возрастных групп

РГ	<i>M.gregalis</i>			<i>A.strelzowi</i>		
	Границы РГ	Э ± 95% ДИ	ДР, %	Границы РГ	Э ± 95% ДИ	ДР, %
1	≤64.0	0	0	≤79.5	0	0
2	64.1 – 91.9	7.5 ± 0.6	12.9	80.0 – 100.0	5.5	1.7
3	92.0 – 119.9	7.5 ± 0.4	79.5	100.1 – 120.0	7.8 ± 0.8	36.3
4	120.0 <	9.6 ± 1.4	88.9	120.1 <	7.8 ± 1.4	100

Примечание – РГ – размерно-возрастная группа, Э – среднее число эмбрионов, 95% ДИ – доверительный интервал, ДР – доля самок, участвовавших в размножении.

Для анализа возрастной структуры все отловленные животные были условно разделены через равные интервалы на четыре размерно-возрастных группы (Таблица 13, Рисунок 10). Первая размерно-возрастная группа образована исключительно

неполовозрелыми особями. В состав второй группы вошли в основном молодые (как половозрелые, так и неполовозрелые) сеголетки, не участвовавшие в размножении. Третья и четвертая группы состоят из взрослых (сеголеток и зимовавших) половозрелых особей. Участие в размножении самок определяли по наличию эмбрионов или плацентарных пятен от предыдущей беременности. Большая часть самок из третьей и четвертой групп имели эмбрионы и (или) плацентарные пятна (Литвинов и др., 2012). Самцов не учитывали.

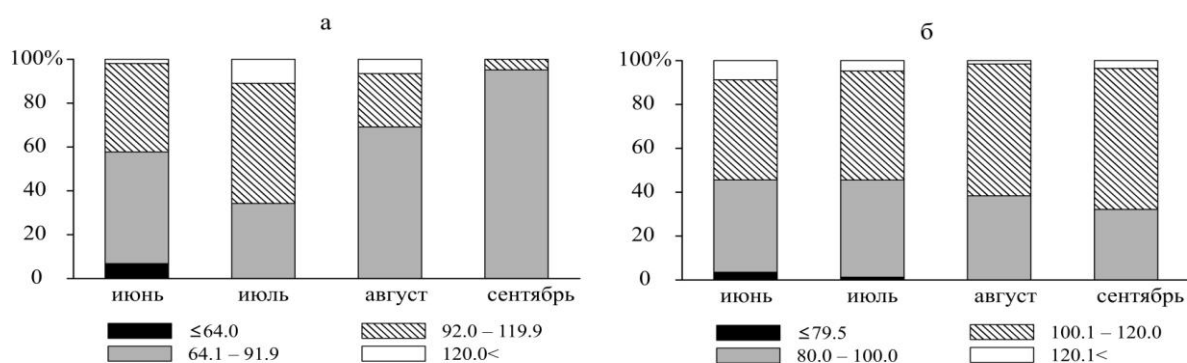


Рисунок 10 – Соотношение численности размерно-возрастных групп (показаны штриховкой) полевок *M. gregalis* (а) и *A. strelzowi* (б) в разные месяцы.

Границы размерных классов указаны в мм.

По нашим материалам, в популяции узкочерепной полевки взрослые размножающиеся особи преобладают в начале и середине лета (см. Рисунок 10 а, июнь, июль). Пик летнего размножения, связанный с вступлением в размножение сеголетков, обусловил увеличение доли молодых особей 2 возрастной группы в популяции в августе–сентябре (см. Рисунок 10 а). За лето самки узкочерепной полевки приносят до 4-5 выводков (Млекопитающие Казахстана, 1978). В сентябре размножение практически прекращается. Зимовавшие животные и взрослые сеголетки к сентябрю фактически исчезают, и популяция, состоящая на 96% из неразмножающихся сеголетков, уходит в зиму.

У плоскочерепной полевки взрослые особи также составляют значительную часть популяции в начале лета. Их доля, постоянно увеличиваясь, достигает максимума к сентябрю (Рисунок 10 б). Самки приносят не более двух приплодов за сезон. В отличие

от узкочерепной полевки, молодые особи плоскочерепной полевки в год рождения участия в размножении не принимают (Млекопитающие Казахстана, 1978), что подтверждается и собственными многолетними наблюдениями.

По данным отлова грызунов, проведенного в конце марта 2012 г в долине р. Аргут (Горный Алтай), две самки узкочерепной полевки из третьей возрастной группы были беременны (5 и 4 эмбриона в возрасте нескольких дней), что свидетельствует о раннем начале размножения у этого вида в горах. Две самки плоскочерепной полевки из этой же возрастной группы имели ювенильную матку, что может говорить о более позднем начале размножения у этого вида полевок.

Анализ индивидуальной плодовитости показал, что у самок узкочерепной полевки плодовитость зависит от веса тела ($R^2 = 0.07$, $F(1.87) = 6.7$, $P = 0,01$), т. е. более взрослые самки с большим весом характеризуются в среднем и большей плодовитостью. У плоскочерепной полевки зависимости между плодовитостью и размерами самок не обнаружено, что, по-видимому, связано с их длительным периодом созревания и поздним вступлением в размножение.

О более интенсивном размножении в летние месяцы в популяции узкочерепной полевки свидетельствует бóльшая доля самок, имеющих эмбрионы или темные пятна (Рисунок 11). Бóльшая доля размножающихся самок в популяции (как зимовавших, так и сеголетков) уменьшается к концу лета и в сентябре становится минимальной. В популяции плоскочерепной полевки летнее размножение проходит более равномерно и продолжается в августе-сентябре.

Увеличение численности популяции плоскочерепной полевки, как и у других видов скальных полевок (Цветкова, 2003), зависит от уровня весенней плотности и выживаемости молодняка. При содержании в виварии плоскочерепной полевки (по устному сообщению Н.В. Лопатиной) выяснено, что эти зверьки в неволе живут до трех лет, что не свойственно другим видам полевок. Плоскочерепной полевке присущи следующие черты животных с *K*-стратегией: бóльшая продолжительность жизни, хорошая выживаемость сеголетков в зимней период, слабая связь основных параметров воспроизводства с изменением численности.

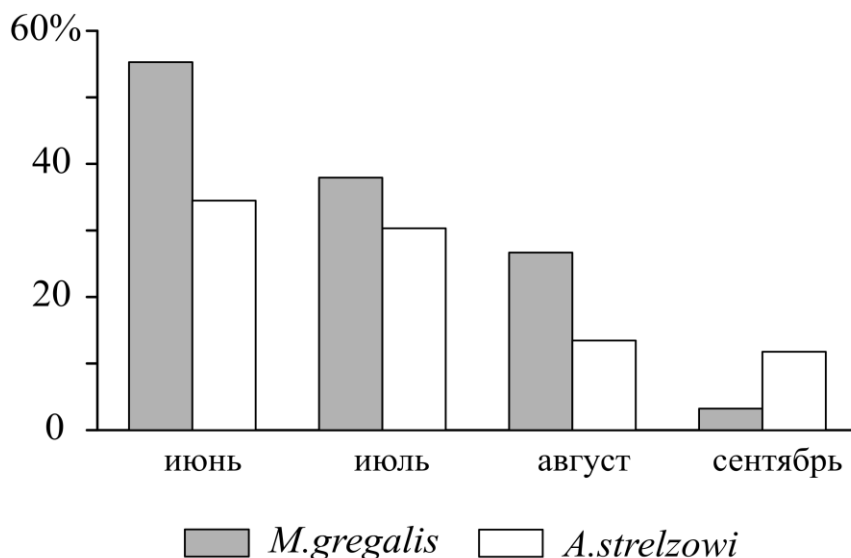


Рисунок 11 – Доля самок, принимавших участие в размножении в разные месяцы

Сравнение стратегий размножения разных по характеру распространения и биотопической приуроченности видов полевок, совместно обитающих в горно-степных районах Юга Сибири и Северного Казахстана показало, что в популяции узкочерепной полевки доля размножающихся особей преобладает в начале и середине лета. Для этого вида характерны высокая плодовитость, раннее начало размножения и его прекращение к осени. В популяциях плоскочерепной полевки летнее размножение проходит менее интенсивно и продолжается вплоть до августа-сентября. При сходных показателях индивидуальной плодовитости плоскочерепные полевки отличаются более длительным периодом роста и созревания, хорошей выживаемостью и, как результат, более высокой жизнеспособностью потомков.

По мнению В.Г. Маликова и М.Н. Мейер (1990) эти черты биологии, возможно, стали одной из основных причин сокращения ареала специализированных горных видов и сохранения их в рефугиумах. Экологическая стратегия плоскочерепной полевки, по-видимому, была характерна для ее предков, обитавших ранее на равнинах Алтая (Агаджанян, Дервянко, Шуньков, 2006).

ГЛАВА 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА И ФИЛОГЕОГРАФИЯ СКАЛЬНЫХ ПОЛЕВОК

Изучение генетической изменчивости видов, обитающих на территории Внутренней Азии, представляет значительный интерес ввиду сложной структуры рельефа и палеоклиматической истории. Серия горных оледенений в верхнем плейстоцене и голоцене на территории Центральной Азии приводила к изменению ландшафтно-климатических условий (Величко, 2009). Возникающие вследствие этого разрывы ареалов, рефугиумы, и последующее расселение видов приводили к усложнению внутривидовой структуры, разделению на отдельные эволюционные линии (Hewitt, 1996). Вместе с тем, генетическая изменчивость и филогеография грызунов, обитающих на данной территории, остаются практически неизученными.

Изменения границ природных зон и высотных поясов должны были оказывать особое влияние на филогеографию стенотопных видов.

На всем протяжении ареала вид плоскочерепной полевки приурочен к каменистым участкам с горно-степной растительностью, на высоте до 3000 м над ур. м. (Громов, Ербаева, 1995). В настоящее время на основе морфологического строения черепа, окраски и географической принадлежности выделяют подвиды *A. s. strelzowi* (Kastschenko, 1899) и *A. s. desertorum* (Kastschenko, 1901) (Лопатина, 2011). Валидность ранее выделяемого подвида *A. s. depressus* Ognev, 1944 (Огнев, 1950) современными данными не подтверждается (Поздняков, Литвинов, Лопатина, 2004; Лопатина, 2011).

4.1. Внутривидовая изменчивость плоскочерепной полевки по данным об изменчивости гена cytochrom b

Среди 27 исследованных последовательностей участка гена cytochrom b длиной 862 пн обнаружено 15 гаплотипов. Нуклеотидный состав участка на L-цепи смещен в сторону уменьшения доли гуанина (Т – 25,8%, А – 28,0%, С – 31,8%, G – 14,4%). Выявлены 33 переменные позиции (3,83% от общей длины фрагмента), на каждую из которых приходится по одной мутации. Среди них 28 синонимичных и 5 несинонимичных замен. Соотношение транзиции/трансверсии равно 4:1. Средняя величина генетических дистанций (TN) в выборке оставляет $0,57 \pm 0,116\%$.

4.2. Внутривидовая структура популяций плоскочерепной полевки по данным об изменчивости гена cytochrom b

Топология филогенетических деревьев, полученных при помощи разных методов, не имеет сколь-либо существенных различий, поэтому здесь мы приводим только дендрограмму, построенную по методу максимального правдоподобия (ML) (Рисунок 12) (Kimura, 1980).

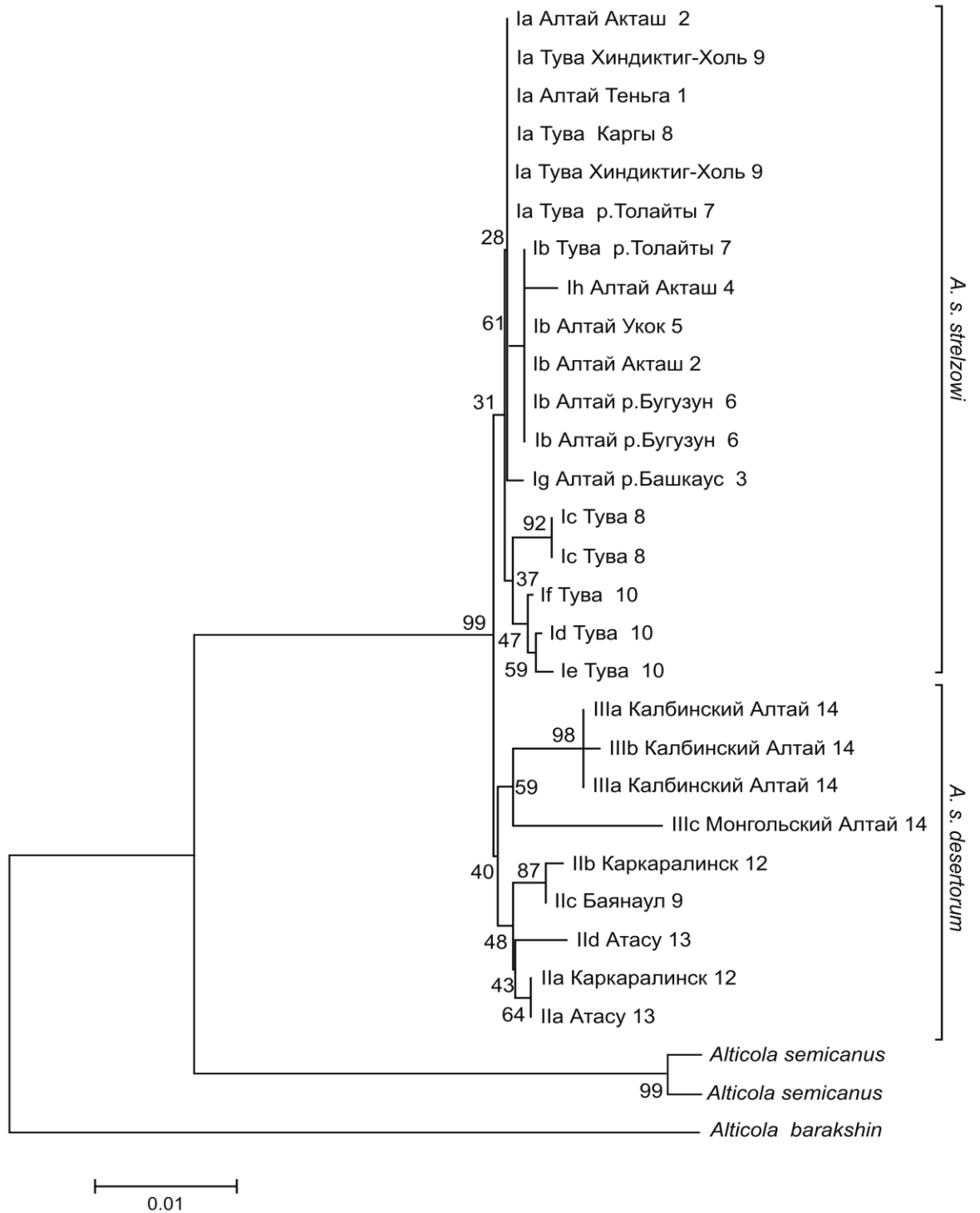


Рисунок 12 – Дендрограмма филогенетических отношений между 27 неполными последовательностями гена cytochrom b (862 п.н.) *A. strelzowi*, построенная по методу ML с использованием модели НКУ. В качестве внешних групп использованы *A. semicanus* и *A. barakshin*. Показаны все бутстреп значения. Римские цифры (I, II, III) означают гаплогруппу, следующая за ними буква – отдельные гаплотипы внутри группы, далее указаны места сбора и их номера (см. Таблица 4).

Все гаплотипы вместе образуют хорошо поддерживаемую группу (99%), что свидетельствует о монофилии таксона. Внутри вида гаплотипы изначально подразделяются на две сестринских группы в соответствии с подвидовой принадлежностью, хотя статистические поддержки каждого из кластеров менее 50%. Группа, образуемая подвидом *A. s. strelzowi* (гаплогруппа I), менее дифференцирована по сравнению с подвидом *A. s. desertorum*, состоящего из двух обособленных линий. Первую линию (гаплогруппа II, поддержка 48-53%) образуют полевки из Казахского мелкосопочника, вторая линия (гаплогруппа III, поддержка 59-64%) представлена экземплярами с территории Калбинского и Монгольского Алтая. Тест на изоляцию расстоянием внутри всего ареала вида показывает значимую корреляцию средней силы между генетическими и географическими дистанциями (тест Мэнтела: $r = 0,485$, $p < 0,0001$).

Сети гаплотипов, построенные методами MJ и SP, оказались идентичными, что говорит о надежности полученной реконструкции (Рисунок 13). Полученная сеть подразделяется на три четко разделенных митохондриальных линии, описанных выше. Гаплотип Ia кажется наиболее близким к предковому состоянию, давшему начало все трём линиям. Кроме того, гаплотип Ia, вероятно, является наиболее близким по отношению ко всем остальным гаплотипам номинативного подвида (гаплогруппа I).

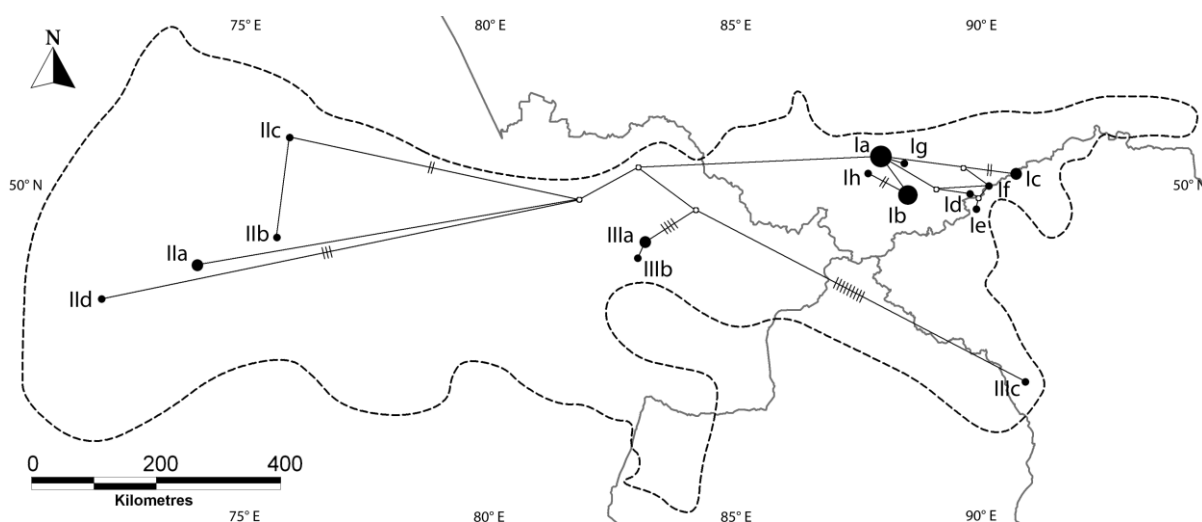


Рисунок 13 – Сеть 15 гаплотипов *A. strelzowi* построенная методом MJ и соотнесенная с картой-схемой ареала вида. Закрашенные точки – отдельные гаплотипы, размер точки соответствует относительной частоте гаплотипа. Незакрашенные точки – «потерянные» узловые гаплотипы. Каждая линия, соединяющая гаплотипы, означает одну

нуклеотидную замену, кроме случаев присутствия на них поперечных меток, тогда одна метка равна одной замене

Генетическое разнообразие и дифференциация внутри подвидов

Результаты анализа генетического полиморфизма и изменчивости на подвидовом уровне сведены в Таблице 14.

Таблица 14 – Генетическая изменчивость подвидов плоскочерепной полевки

Подвид	n	H	h	π	η	K	Ks	Ka
<i>A. s. strelzowi</i>	18	8	0,830	0,00257	10	2,203	0,0096	0,0003
<i>A. s. desertorum</i>	9	7	0,944	0,00863	23	7,389	0,0298	0,0019
Вместе	27	15	0,920	0,00568	33	4,860	0,0207	0,0010

n – объем выборки; H – количество гаплотипов; h – разнообразие гаплотипов; π – разнообразие нуклеотидов (на сайт); η – общее количество мутаций; K – среднее количество нуклеотидных замен; Ks – среднее количество синонимичных замен на синонимичный сайт; Ka – среднее количество несинонимичных замен на несинонимичный сайт.

При схожих показателях гаплотипического разнообразия разнообразие нуклеотидов на сайт, общее количество мутаций и среднее количество нуклеотидных замен выше у *A. s. desertorum*. Отношение среднего количества несинонимичных замен на несинонимичный сайт (Ka) к среднему количеству синонимичных замен на синонимичный сайт (Ks) у *A. s. strelzowi* составляет 0,0313, а у *A. s. desertorum* – 0,0638.

Чтобы оценить, насколько статистически значима неоднородность данных, полученных в разных исследованиях, обычно применяют тест на гетерогенность (критерий хи-квадрат) (Fleiss, 1981). Точный тест на гетерогенность показал наличие значимой дифференциации между гаплогруппами в общей выборке (H_0 : отсутствие дифференциации, $p < 0,0001$).

Значения *Fst* при парных сравнениях между митохондриальными линиями составляет около 0,5 и являются достоверными (Таблица 15).

Таблица 15 – Генетическая дифференциация между тремя митохондриальными линиями плоскочерепной полевки

	I	II	III
I		0,62%	1,02%
II	0,484*	-	1,11%
III	0,550*	0,531*	-

Над диагональю – TN генетические дистанции между гаплогруппами; под диагональю – F_{st} (достоверность оценена используя 1000 псевдореplikаций),

* $p < 0,00001$

Средние генетические дистанции внутри гаплогрупп I, II и III составляют 0,26, 0,40 и 0,83% соответственно.

Проверка на «изоляцию расстоянием» показала отсутствие корреляции генетических и географических дистанций внутри номинативного подвида (тест Мэнтелла: $r = 0,070$, $p = 0,206$) тогда как внутри подвида *A. s. desertorum* (гаплогруппа II и III) данная корреляция существенна (тест Мэнтелла: $r = 0,664$, $p < 0,0001$). Отсутствие изоляции расстоянием внутри гаплогруппы II (тест Мэнтелла: $r = -0,127$, $p < 0,375$) свидетельствует о том, что наличие позитивной корреляции на уровне всего подвида связано с его разделением на две митохондриальные линии, разобщенные географически. Малый размер выборки не позволяет использовать данный тест в гаплогруппе III.

Тесты на нейтральность эволюции

Результаты различных статистических тестов на нейтральность эволюции в митохондриальных линиях плоскочерепной полевки представлены в Таблице 16.

Таблица 16 – Результаты тестов на нейтральность эволюции в трех гаплогруппах плоскочерепной полевки: D –Таджимы, Фy и Ли –D* и F* и Фy –Fs тесты

Гаплогруппа	D	D*	F*	Fs	p (Fs ≤ obs Fs)**
I	-0,87290	-0,42276	-0,63460	-2,150	0,15030
II	0,08298	0,08298	0,08649	-0,128	0,44990
III	-0,84532	-0,84532	-0,86199	2,038	0,59400

Все значения D, D* и F* статистически не значимы ($p > 0,10$)

** вероятность (p) того, что наблюдаемое значение (obs) Fs больше или равно такому в демографически стабильной и нейтрально эволюционирующей популяции.

Отрицательные значения D, (D*) и (F*) в гаплогруппах I и III, хотя статистически и незначимые, указывают на тенденцию к избытку мутаций с низкой частотой, что может свидетельствовать о недавней экспансии и (или) действии очищающего отбора (Vazin et.al., 2006; Meiklejohn et al., 2007). Fs тест, однако, демонстрирует противоположные значения для этих гаплогрупп, что указывает на ведущую роль популяционного роста и распространения в линии I и роль отбора в линии III.

Вид в целом отличает невысокий уровень генетической дифференциации и генетического полиморфизма. Количество варибельных сайтов относительно общей длины фрагмента гораздо ниже, чем у других видов мелких грызунов. Например, в последовательности cytochrom b у рыжей полевки (*Myodes glareolus*) полиморфные позиции составляют 13,8% (Абрамсон, Родченкова, Костыгов, 2009), 14% у красно-серой полевки (*Myodes rufocanus*) (Петрова, Абрамсон, 2007) и 13% у полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) (Brunhoff et. al., 2003) в сравнении с 3,83% у плоскочерепной полевки. Наблюдаемый уровень разнообразия нуклеотидов ($\pi = 0,57\%$) в изученном участке цитохрома b ниже, чем у полевки-экономки – 2,82% (Brunhoff et. al., 2003), и сравним с таковым у красно-серой полевки – 0,9% (Петрова, Абрамсон, 2007). Данный уровень π может свидетельствовать о небольшом размере предковой популяции во время последнего оледенения, но следует учитывать, что наша общая выборка сильно сдвинута в сторону территории Алтая.

Разделение филогендрогаммы на два кластера соответствует существующим на сегодняшний день представлениям о внутривидовой таксономии плоскочерепной полевки (Поздняков, Литвинов, Лопатина, 2004; Лопатина, 2011). Однако разделение A.

s. desertorum на две четко обособленных митохондриальных линии оказалось несколько неожиданным, учитывая морфологическую однородность этого подвида (наши опубликованные данные).

Все три гаплогруппы плоскочерепной полевки строго ассоциированы с географическими регионами (см. Рисунок 13), поток генов между которыми, согласно высоким значениям *F_{st}*, крайне ограничен. Статистически достоверная изоляция расстоянием говорит о пребывании данных географических популяций в равновесном состоянии между миграцией и дрейфом (Hutchinson, Templeton, 1898; Page, Holmes, 1998).

Предварительный анализ филогеографии вида позволяет предположить, что его распространение во время последнего ледникового максимума ограничивалось Западным Алтаем, откуда затем произошло расселение на юго-восток (Калбинский Алтай, Монгольский Алтай), юго-запад (Казахский мелкосопочник) и, в последнюю очередь, в Центральный Алтай. Обитание *A. strelzowi* на территории Северо-Западного Алтая во время средне- и позднеплейстоценовых оледенений подтверждается находками из ряда пещер, где этот вид был одним из самых массовых среди грызунов (Дупал, 2004; 2010), но сейчас на данной территории не встречается. Генетическая удаленность экземпляра из Монгольского Алтая может указывать на возможное существование другого рефугиума у южных макросклонов этого хребта.

Генетическое разнообразие и демография подвидов

Гаплогруппа I, формируемая номинативным подвидом, отличается очень низкой гетерогенностью и широким распространением отдельных гаплотипов. Самый частый гаплотип Ia распространен от крайней западной до крайней восточной точки. Второй по частоте гаплотип Ib распространен несколько южнее первого. Вместе эти гаплотипы занимают 61% выборки *A. s. strelzowi*. Согласно реконструированной сети, эти гаплотипы являются предковыми для всех остальных на Алтае. Кроме того, Ia наиболее близок к предковой гаплогруппе из всех выявленных гаплотипов.

Низкая дифференциация, широкое распространение отдельных гаплотипов, отсутствие изоляции расстоянием и значения тестов на нейтральность указывают на сравнительно недавнюю и быструю экспансию вида на территорию Центрального Алтая в направлении с запада на восток. Пониженное генетическое разнообразие является

ожидаемым эффектом при быстром расселении на занимаемые ранее ледником территории (Hewitt, 1996). Схожий характер изменчивости наблюдается, например, для рыжей полевки на северо-западе России (Абрамсон, Родченкова, 2007).

В сравнении *A. s. strelzowi*, подвид *A. s. desertorum* разделен на две хорошо обособленные митохондриальные линии, что и отражается на выраженности внутривидового полиморфизма при сравнении с номинативным подвидом (Таблица 14). Недостаточный размер выборок в гаплогруппах II и III заставляют нас воздержаться от обсуждения их изменчивости и демографии до получения новых данных.

4.3. Генетическое разнообразие и дифференциация скальных полевок

Известные материалы по филогении и таксономии скальных полевок достаточно разрозненны и различаются по времени и отдельным взглядам на проблему разных исследователей (Lebedev et al., 2007; Млекопитающие России ..., 2012). Как видовая, так и подвидовая системы рода нуждаются во всесторонней ревизии. На результаты филогенетического анализа группы скальных полевок, несомненно, оказывает влияние их приуроченность к уникальным сухим природным условиям в скальных биотопах, которые создают адаптивные преимущества этих зверьков (Lebedev et al., 2007). Также на современное систематическое положение группы скальных полевок оказывает влияние происхождение данных форм, палеонтологические находки которых (ранний и поздний плейстоцен) из азиатской части России анализируются многими исследователями (Гилева, Рыбников, Мирошниченко, 1990; Поздняков, Литвинов, Лопатина, 2004; Lebedev et al., 2007; Abramson et. al., 2009a; Abramson et. al., 2011; Лопатина, 2011; Kohli et al., 2014).

Мы провели исследование молекулярно-генетической изменчивости разных форм, скальных полевок открытых пространств северной части Внутренней Азии, методом полимеразно-цепной реакции (ПЦР). Проанализированные 17 образцов

последовательности cytochrom b пяти видов скальных полёвок: *A. semicanus*, *A. tuvonicus*, *A. olchonensis*, *A. strelzowi* и *A. barakschin*, отловленных в районах наших исследований – позволяют составить предварительную гипотезу об их родственных филогенетических отношениях на видовом и родовом уровне. Для сравнения были использованы имеющиеся материалы по молекулярно-генетической изменчивости видов *A. barakschin*, *A. lemminus*, *A. montosa*, *A. argentatus* и *A. albicaudus*. из GenBank. Форма – Ольхонская полёвка *Alticola olchonensis* рассматривается как отдельный вид, так как имеет изолированный участок ареала и значительно отличается морфологически от других форм (Литвинов, Литвинов, Поздняков, 2000).

На основе изменчивости фрагмента гена cytochrom b (длиной 783 пн) было получено филогенетическое дерево (Рисунок 14), отражающее взаимоотношения девяти видов рода *Alticola*. Согласно полученной реконструкции род разбивается на две большие группы, первая из которых включает *A. semicanus*, *A. tuvonicus*, *A. olchonensis*, *A. strelzowi* и *A. barakschin*, а вторая состоит из *A. lemminus*, *A. montosa*, *A. argentatus* и *A. albicaudus*. При этом первая группа имеет бутстреп поддержку средней силы (75%), а вторая группа статистически не поддержана. Монофилия всего рода имеет высокую статистическую поддержку (100%). Внутри первой группы выделяются две клады, одна из которых представлена одним видом – гобийской полёвкой, а другие виды образуют отдельную кладу со 100% поддержкой, группировка внутри которой соответствует видам, выделяемым на основе морфологических признаков. Во второй группе *A. montosa*, *A. argentatus* и *A. albicaudus* группируются вместе (поддержка 86%), тогда как *A. lemminus* кластеризуется отдельно, но его положение как сестринского таксона к вышеупомянутым видам не поддерживается статистически.

Полученные результаты согласуются с таковыми у Kohli (Kohli et al., 2014) и отчасти с работой Лебедева с соавторами (Lebedev et al., 2007), хотя в последней было включено существенно меньшее количество видов рода *Alticola*. При включении в филогенетический анализ, основанный на митохондриальной ДНК, других видов трибы *Myodini*, *A. lemminus* группируется совместно с представителями рода *Myodes* (Kohli et al. 2014), что объясняет слабую статистическую поддержку этого вида на полученном нами дереве. При анализе ядерных маркеров *A. lemminus* группируется совместно с другими представителями рода *Alticola*, являясь при этом сестринским таксоном по отношению ко всем остальным видам, что может быть объяснено гибридизацией и

интрогрессией мтДНК в прошлом (Kohli et al. 2014). Во всех остальных аспектах наши данные совпадают с результатами Kohli (Kohli et al., 2014), дополняя и расширяя их за счет включения в анализ *A. tuvinicus* и *A. olchonensis*. Таким образом, в результате предварительного анализа показано, что ольхонская полевка действительно представляет собой валидный вид, обособленный не только в морфологическом, но и в филогенетическом плане. При этом *A. semicanus*, *A. tuvinicus* и *A. olchonensis* составляют единую группу близкородственных видов, сестринскую к плоскочерепной полевке *A. strelzowi*. Также наши данные подтверждают результаты предыдущих исследований о неправомерности выделения плоскочерепной полевки в отдельный род или подрод *Platycranius* (Lebedev et al., 2007).

Предварительный анализ изменчивости мтДНК позволил выявить существенную внутривидовую дифференциацию внутри вида *A. barakschin*. Обнаружено, что особи с территории республики Тува значительно отличаются от таковых из Центральной и Восточной Монголии. Генетические дистанции по cytochrom b соответствуют уровню подвидов и составляют от 1,8 до 2,1%.

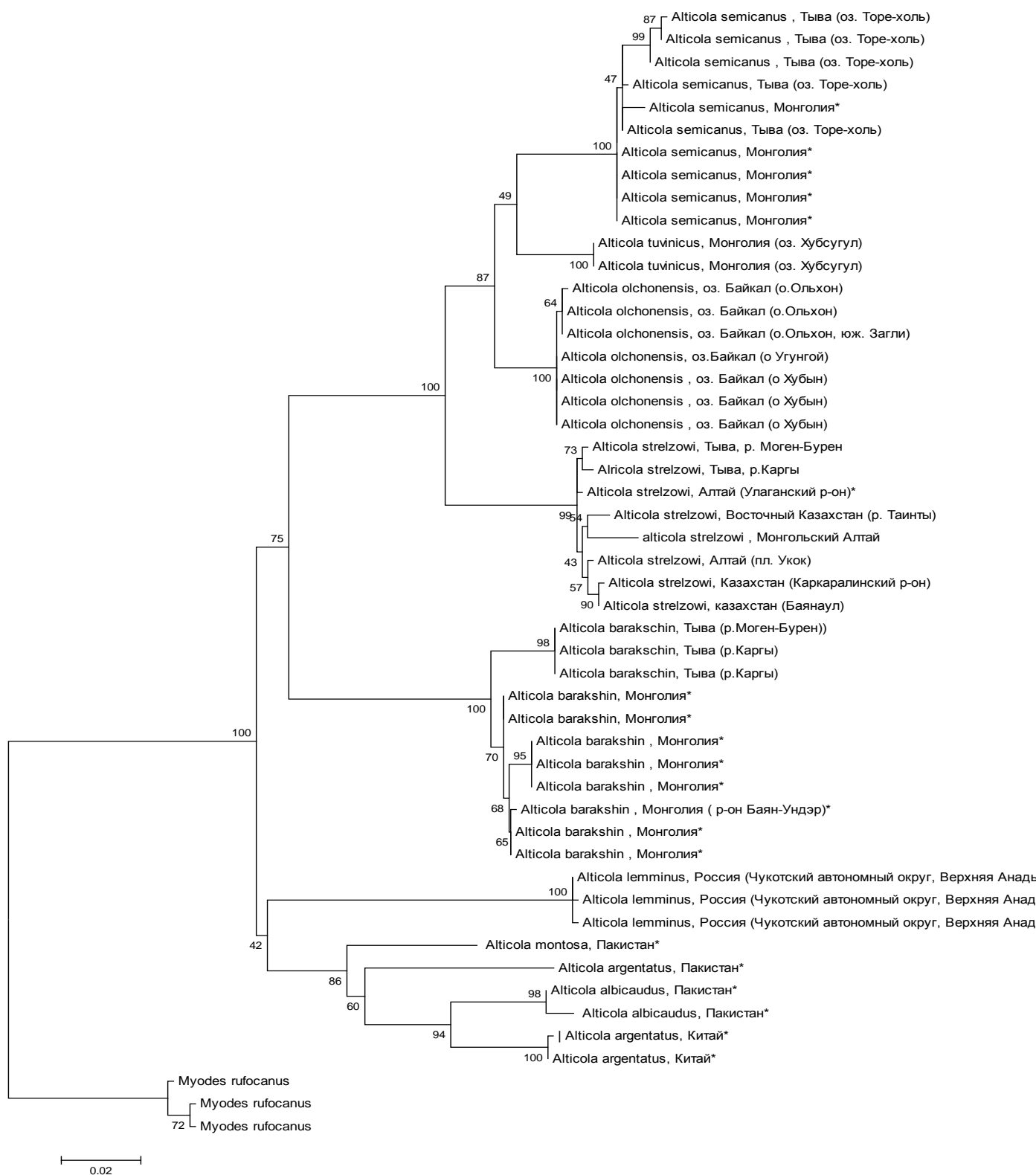


Рисунок 14 – Дендрограмма филогенетических отношений между 24 неполными последовательностями гена cytochrom b (783 пн) рода *Alticola*, построенная по методу ML с использованием модели НКУ.

В качестве внешних групп использованы последовательности *Myodes rufocanus*

Прмечание: * – последовательности из GenBank

ВЫВОДЫ

1. Фауна грызунов открытых ландшафтов северной части Внутренней Азии сформирована стенотопными адаптированными к высокогорно-степным условиям формами (скальные полевки, хомячки), а также проникающими в степные и горные районы, имеющими широкий ареал, эвритопными таксономическими группами (мыши, мышовки, лесные и серые полевки).

2. Наиболее сходны по структуре доминирования сообщества грызунов Юго-Восточного Алтая, Западной Тувы, а также монодоминантные сообщества Прибайкалья и Северного Казахстана. Горные сообщества отличаются от равнинных по информационным характеристикам разнообразия, их большая часть имеет нарушенную структуру доминирования, низкие показатели разнообразия и выравненности, что свидетельствует о низкой степени их устойчивости.

3. Два вида полевок, совместно обитающие в горно-степных районах Юга Сибири и Северного Казахстана – узкочерепная и плоскочерепная – имеют разные стратегии размножения. В популяциях узкочерепной полевки отмечена высокая плодовитость, раннее начало размножения и его прекращение к осени, доля размножающихся особей преобладает в начале и середине лета (г – стратегия). Плоскочерепные полевки отличаются более длительным периодом роста и созревания, удлинённым сроком размножения, хорошей выживаемостью и, как результат, более высокой жизнеспособностью потомков (К – стратегия).

4. Анализ молекулярно-генетической изменчивости разных популяций плоскочерепной полевки показывает дифференциацию на три митохондриальные линии. Низкая генетическая изменчивость на уровне всего вида свидетельствует о расселении из рефугиума, располагавшегося в Западном Алтае.

5. Данные, полученные при анализе молекулярно-генетической изменчивости отдельных видов скальных полевок, согласуются с результатами предыдущих исследований, с уточнениями, и позволяют выдвинуть гипотезу о видовой самостоятельности *Alticola olchonensis*, а также выявить существенную внутривидовую дифференциацию внутри вида *Alticola barakschin*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абатуров, Б.Д. Жизнедеятельность млекопитающих как средообразующий фактор / Абатуров Б.Д. // Пробл. изуч. биосферы: Тез. докл. Всерос. науч. конф., посвящ. 70-летию выхода в свет "Биосферы" В.И. Вернадского. – Саратов, 1996. – С. 60 – 62.
2. Абрамсон, Н.И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы / Н.И. Абрамсон // Вестник ВОГиС. – 2007. – Том 11. – № 2. – С. 307 – 331.
3. Абрамсон, Н.И. Генетическое разнообразие и история популяций рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на территории Европейской части России по данным анализа частичных последовательностей митохондриального гена цитохром б / Н.И. Абрамсон, Н.И. Родченкова // Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики. Материалы международной конференции. – М.: КМК, 2007. – С. 7 – 12.
4. Абрамсон, Н.И. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов / Н.И. Абрамсон // Труды Зоологического Института РАН. – 2009. – Приложение № 1. – С. 185 – 198.
5. Абрамсон, Н.И. Надвидовые родственные связи в подсемействе полевочьих (*Rodentia*, *Cricetidae*, *Arvicolinae*): неожиданный результат анализа ядерных генов / Н.И. Абрамсон, В.С. Лебедев, А.С. Тесаков, А.А. Банникова // Молекулярная биология. – 2009 а. – Т. 43. – № 5. – С. 897 – 909.
6. Абрамсон, Н.И. Генетическая изменчивость и филогеография рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, *Arvicolinae*, *Rodentia*) на территории России с анализом зоны интрогрессии мтДНК близкородственного вида – красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) / Н.И. Абрамсон, Е.Н. Родченкова, А.Ю. Костыгов // Генетика. – 2009. – Т. 45. – № 5. – С. 610 – 623.
7. Абрамсон, Н.И. Таксономическая интерпретация молекулярно-генетической кладограммы полевок трибы *Microtini* (*Arvicolinae*, *Rodentia*), построенной по ядерным генам / Н.И. Абрамсон, Ф.Н. Голенищев, А.Ю. Костыгов, А.С. Тесаков // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). – М.: КМК, 2011. – С. 7.
8. Агаджанян, А.К. Проблемы взаимоотношений первобытного человека и природной среды на примере Северо-Западного Алтая / А.К. Агаджанян, А.П. Деревянко, М.В.

Шуньков // Эволюция биосферы и биоразнообразия. Серия «Палеоэкология и эволюция сообществ». – 2006. – С 439 – 459.

9. Алтай-Саянская горная область. – М.: Наука, 1969. – 412 с.

10. Алтухов, Ю.П. Полиморфизм ДНК в популяционной генетике / Ю.П. Алтухов, Е.А. Салменкова // Генетика. – 2002. – Т. 38. – № 9. – С.1173 – 195.

11. Алтухов, Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Ю.П. Алтухов. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. – 431 с.

12. Андреев, В. Л. Классификационные построения в экологии и систематике / В.Л. Андреев. – М.: Наука, 1980. – 151 с.

13. Атлас Иркутской области / Гл. управление геодезии и картографии СССР. – М.: Иркутск, 1962. – 182 с.

14. Атлас Байкала. – М.: ГУГК, 1993. – 250 с.

15. Банников, А.Г. Млекопитающие Монгольской Народной Республики / А.Г. Банников. – М.: АН СССР, 1954. – 669 с.

16. Банникова, А.А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих / А.А. Банникова // Журнал общей Биологии. – 2004. – Т. 65. – № 4. – С. 278 – 305.

17. Банникова А.А. Систематическое положение афганских полевок подрода *Blanfordimys* по результатам секвенирования митохондриального гена *cyt B* / А.А. Банникова, В.С. Лебедев, Ф.Н. Голенищев // Генетика. – 2009. – Т. 45. – № 1. – С. 104 – 111.

18. Банникова, О.И. Сравнительная характеристика Юго-Восточного Алтая и Северо-Западной Монголии / О.И. Банникова // Модели устойчивого социально-экономического развития республики Алтай. Международный симпозиум. – Горно-Алтайск, 1997. – С. 82 – 88.

19. Батжаргал, Б. Почвы / Б. Батжаргал, П.К. Ивельский, В.Т. Мартынов, А.С. Мартынова // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья в МНР: Труды Советско-Монгольской комплексной Хубсугульской экспедиции. – М.: Недра, 1976. – В. 4. – С. 96 – 113.

20. Батраева, А.А. Растительный покров / А.А. Батраева, В.И. Ивельская, Л.И. Малышев, М.В. Фролова, А.А. Чепурнов // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья в МНР. – М.: Недра, 1976. – С. 114 – 161.

21. Башенина, Н.В. Учет кормов лисицы и горностая (мелких грызунов и насекомоядных) / Н.В. Башенина, Н.П. Лавров // Тр. Центр, лабор. биол. и охот. промысла всесоюз. объединение Заготживсырье, 1941. – Вып. 5. – С. 37 – 42.
22. Башенина, Н.В. Пути адаптации мышевидных грызунов / Н.В. Башенина. – М.: Наука, 1977. – 355 с.
23. Береснева, И.А. Климаты аридной зоны Азии / И.А. Береснева. – М.: Наука, 2006. – 288 с.
24. Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. – Т. 2. – 477 с.
25. Богданова, Л.Л. Физико-географическая характеристика / Л.Л. Богданова, В.С. Кулаков, В.С. Черкасов // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья в МНР. – М.: 1976. – С. 11 – 23.
26. Большаков, В.Н. О природной и потенциальной плодовитости тьяншанской полевки (*Clethrionomys frater* Thomas, 1908) / В.Н. Большаков, А.В. Покровский // Экология млекопитающих и птиц. – М.: Наука, 1967. – С. 111 – 116.
27. Большаков, В.Н. Мелкие млекопитающие Уральских гор / В.Н. Большаков, В.С. Балахонов, И.Е. Бененсон и др. – Свердловск, 1986. – 100 с.
28. Бояркин, И.В. Биотопическое распределение зайцеобразных и грызунов западной части Республики Тыва / И.В. Бояркин // Известия Иркутского гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. – 2012. – Т. 5. – № 4. – С. 55 – 63.
29. Бром, И.П. К вопросу о достоверности результатов и нормах учета численности грызунов / И.П. Бром // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. – М.: АН СССР, 1963. – С. 184 – 192.
30. Букварева, Е.Н. Принцип оптимального разнообразия биосистем / Е.Н. Букварева, Г.М. Алещенко // Принцип Успехи современной биологии. – 2005. – Т. 125. – № 4. – С. 337 – 348.
31. Букварева, Е.Н. Схема усложнения биологической иерархии в случайной среде / Е.Н. Букварева, Г.М. Алещенко // Успехи современной биологии. – 1997. – Т. 117. – Вып. 1. – С. 18 – 32.
32. Васильев, А.Г. Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня / А.Г. Васильев, В.Н. Большаков // Экология. – 1994. – № 3. – С. 4 – 5.

33. Величко, А.А. Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен – голоцен / А.А. Величко // Атлас-монография. – Москва, 2009. – 120 с., + 24 с. цв. карт.
34. Виноградов, В.В. Мелкие млекопитающие Кузнецкого Алатау / В.В. Виноградов. – Красноярск: КГПУ, 2007. – 212 с.
35. Волошин, А.Л. Климатические особенности / А.Л. Волошин, С.Г. Андреев, В.Н. Пронин // Байкал. Природа и люди: энциклопедический справочник. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2009. – С. 242 – 250.
36. Галкина, Л.И. Эколого-фаунистический очерк мелких млекопитающих (Micro mammalia) Юго-Восточной Тувы / Л.И. Галкина, А.Ф. Потапкина, Б.С. Юдин // Фауна и систематика позвоночных Сибири. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 60 – 80.
37. Гилева, Е.А. ДНК-РНК гибридизация и филогенетические связи в двух родах полевок *Alticola* и *Clethrionomys* / Е.А. Гилева, Д.Е. Рыбников, Г.П. Мирошниченко // Докл. Акад. Наук СССР. – 1990. – Т. 311. – С. 477 – 480.
38. Гомбоев, Б.О. Аграрное землепользование Внутренней Азии / Б.О. Гомбоев // География и природные ресурсы. – 2006. – № 1. – С. 104. – 108.
39. Горный Алтай / ред. В.С. Ревякин. – Томск: изд-во Томского ун-та, 1971. – 252 с.
40. Громов, И.М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И.М. Громов, М.А. Ербаева. – СПб, 1995. – 522 с.
41. Давыдова, М.И. Физическая география СССР / М.И. Давыдова, А.И. Каменский, Н.П. Неклюдова, Г.К. Тушинский. – М.: Просвещение, 1966. – 544 с.
42. Данилов, Ю.Н. Структура фауны роющих ос семейства Sphecidae (Hymenoptera, Apoidea) в градиенте аридизации Внутренней Азии: автореф. дис. ...канд. биол. наук: 03.02.05 / Данилов Юрий Николаевич. – Новосибирск, 2010. – 18 с.
43. Дарлингтон, Ф. Зоогеография. Географическое распространение животных / Ф. Дарлингтон. – М.: Прогресс, 1966. – 518 с.
44. Демин, Е.П. Грызуны хребтов Сайлюгем и южной части Чихачева / Е.П. Демин // Известия Иркутского науч.-исслед. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. – Иркутск: Иркут. кн. изд-во, 1960. – Т. 23. – С. 206 – 216.
45. Долговых, С.В. Биологические аспекты, отмеченные в Кош-Агачском районе на территории подвергшейся воздействию землетрясения / С.В. Долговых // Алтайское

(Чуйское) землетрясение: прогнозы, характеристика, последствия. Материалы научно-практической конференции. – Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2004. – С. 148.

46. Долговых, С.В. Население мелких млекопитающих в Юго-Восточной географической провинции Алтая (Результаты полевых исследований 1997-1998 годов) / С.В. Долговых. – Томск: Изд-во Том. ун-та. – Горно-Алтайск: ОАО Горно-Алтайская типография, 2006. – 96 с.

47. Долговых, С.В. Пространственно-типологическая структура и организация населения мелких млекопитающих Центрального Алтая / С.В. Долговых, И.Н. Богомолова, С.Г. Ливанов, Л.Г. Вартапетов, К.В. Торопов, Ю.П. Малков, М.А. Грабовский // Сибирский экологический журнал. – 1999. – Т. 6. – № 5. – С. 573 – 584.

48. Дувжир, А.Г. Физико-географическая характеристика и ландшафты Хубсугульской горной области: автореф. дис. ... канд. геогр. наук: 25.00.27 / А.Г. Дувжир. – Улан-Батор, 1977. – 30 с.

49. Дупал, Т.А. Перестройка сообществ мелких млекопитающих на рубеже плейстоцена и голоцена Северо-Западного Алтая / Т.А. Дупал // Палеонтологический журнал. – 2004. – № 1. – С. 78 – 84.

50. Дупал, Т.А. Внутрипопуляционная морфологическая изменчивость узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*, Rodentia, Arvicolinae) / Т.А. Дупал, С.А. Абрамов // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89. – № 7. – С. 850 – 861.

51. Дупал, Т.А. Структурные перестройки сообществ грызунов в процессе динамики климата конца Плейстоцена – современности / Т.А. Дупал // Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ. Новосибирск – Москва: КМК, 2010. – С. 93 – 106.

52. Емельянов, А.Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов / А.Ф. Емельянов // Энтомологический обозреватель – 1974. – Т. 53. – Вып. 3. – С. 497 – 522.

53. Епифанцева, Л.Ю. Динамика сообществ мелких млекопитающих северного макросклона хребта Большой Хамар-Дабан / Л.Ю. Епифанцева, Т.А. Дупал, С.И. Корниенко // Сибирский экологический журнал. – 1995. – № 2. – С. 179 – 187 с.

54. Ержанов, Н.Т. Редкие и исчезающие млекопитающие Казахского мелкосопочника / Н.Т. Ержанов. – Караганда: КарГУ, 2001. – С. 174.

55. Ефимцев, Н.А. Климат / Н.А. Ефимцев // Природные условия Тувинской автономной области. Труды Тувинской комплексной экспедиции. – М.: Изд-во АН СССР, 1957. –вып. III. –С. 33 – 45.
56. Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных = Measuring and monitoring biological diversity standard methods for amphibians: монография / Р. В. Мак Дайермид, Л. Э. Хэйек, М. Л. Крамп и др.; ред. В. Р. Хейер; перевод с англ. С. М. Ляпкина под ред. С.Л. Кузьмина. – Москва: Издательство КМК, 2003. – 380 с.
57. Иметхенов, А.Б. Ольхон – край родной / А.Б. Иметхенов, Э.З. Долхонова, П.Н. Елбаскин. – Улан-Удэ: Издательство Бурятского университета, 1997. – 352 с.
58. Казахстан. Природные условия и естественные ресурсы СССР / ред. И.П. Герасимов. – М.: Наука, 1969. – 476 с.
59. Калябина-Хауф, С.А. Филогеография и внутривидовая структура широкобореального вида ящериц *Lacerta agilis* L., 1758 (Laceridae, Sauria, Reptilia) (опыт использования гена цитохрома b) / С.А. Калябина-Хауф, Н.Б. Ананьева. – СПб, 2004. – 108 с.
60. Камбалов, Н. А. Первооткрыватели и исследователи Алтая / Н.А. Камбалов, А.Д. Сергеев. – Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1968. – 72 с.: ил.
61. Карасева, Е.В. Грызуны России / Е.В. Карасева, Ю.В. Тошигин. – М.: Инт-т им.Северцова РАН, 1993. – 166 с.
62. Карасева, Е.В. Методы изучения грызунов в полевых условиях / Е.В. Карасева, А.Ю. Телицина. – М.: Наука, 1996. – 227 с.
63. Кимура, М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности / М. Кимура. – М.: Мир, 1985. – 400 с.
64. Клауснитцер, Б. Экология городской фауны / Б. Клауснитцер. – М.: Мир, 1990. – 246 с.
65. Красновъ, А.Н. Лекції по фізическій географіі. Изданіе О-ва взаимопомощи студ.-естественниковъ Харьковскаго Университета / А.Н. Красновъ – Харьковъ, 1910. – 471 с.
66. Криштофович, А.Н. Основные пути развития флоры Азии / А.Н. Криштофович // Избранные труды. – М.; Л.: Изд. АН СССР, 1959. – Т. 1. – С. 139 – 156.

67. Кузьмин, В.А. Почвы Прибайкалья и Северного Забайкалья / В.А. Кузьмин. – Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1988. – 173 с.
68. Кузякин, А.П. Зоогеография СССР / А. П. Кузякин // Биогеография. Учен. зап. МОПИ им Н.К. Крупской. – М., 1962. – Т. 109. – С. 3 – 82.
69. Куминова, А.В. Растительный покров Алтая / А.В. Куминова. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. – 450 с.
70. Кучерук, В.В. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек / В.В. Кучерук // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. – М.: АН СССР, 1952. – С. 9 – 46.
71. Кучерук, В.В. Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек / В.В. Кучерук // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 159 – 183.
72. Ливанов, С.Г. Мониторинг разнообразия наземных позвоночных Государственного биосферного заповедника «Катунский» (концепция, методы и вариант реализации) / С.Г. Ливанов, Ю.С. Равкин // Тр. гос. прир. зап-ка «Катунский». – 2001. – Вып. 1. – С. 55 – 110.
73. Литвинов, Н.И. Млекопитающие Прихубсугулья. Монгольская народная республика / Н.И. Литвинов, Д. Базардорж. – Иркутск: изд. НГУ, 1992. – 130 с.
74. Литвинов, Н.И. Морфологическая изменчивость изолированных популяций ольхонской полевки, *Alticola olchonensis* (Rodentia, Arvicolidae) с островов Байкала / Н.И. Литвинов, Ю.Н. Литвинов, А.А. Поздняков // Зоологический журнал. – 2000. – Т. 79. – № 1. – С. 73 – 79.
75. Литвинов, Н.И. Вымирание и иммиграция животных на островах Байкала / Н.И. Литвинов // Вестник ИрГСХА. – 2001. – Вып. 21. – С. 46 – 51.
76. Литвинов, Ю. Н. Структурные связи как элемент биоразнообразия в сообществах грызунов Северной Барабы / Ю.Н. Литвинов, В.В. Панов // Успехи современной биологии. – 1998. – Т. 118. – Вып. 1. – С. 101 – 108
77. Литвинов, Ю.Н. Структура сообществ мышевидных грызунов горных хребтов Прибайкалья / Ю.Н. Литвинов, Ю.Г. Швецов, Л.Ю. Епифанцева, Т.А. Дупал // Успехи современной биологии. – 2000. – Т. 120. – Вып. 2. – С. 201 – 206.

78. Литвинов, Ю.Н. Методы изучения сообществ мелких наземных позвоночных животных / Ю.Н. Литвинов, Ю.Г. Швецов // Учебно-методическое пособие. – Новосибирск: Изд-во НГУ. – 2001. – 52 с.
79. Литвинов, Ю.Н. Фауно-экологический анализ сообществ мелких млекопитающих в экосистемах Сибири: дис... д-ра биол. наук: 03.00.08 / Литвинов Юрий Нарциссович. – Новосибирск, 2002. – 346 с.
80. Литвинов, Ю.Н. Оценка влияния факторов различной природы на показатели разнообразия сообществ мелких млекопитающих / Ю.Н. Литвинов // Успехи современной биологии. – 2004. – Т. 124. – Вып. 6. – С. 612 – 624.
81. Литвинов, Ю.Н. Общие параметры лесостепных сообществ грызунов / Ю.Н. Литвинов, М.М. Сенотрусова, П.А. Демидович // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85. – № 11. – С. 1362 – 1369.
82. Литвинов, Ю.Н. Структурно-временная организация сообщества грызунов Прителецкой тайги (Горный Алтай) / Ю.Н. Литвинов, С.А. Абрамов, А.В. Кривопапов и др. // Экология. – 2007. – № 6. – С. 444 – 449.
83. Литвинов, Ю.Н. Элементы пространственной организации сообществ мелких млекопитающих Сибири / Ю.Н. Литвинов и др. // Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ. Труды Института систематики и экологии животных СО РАН. – Новосибирск-Москва: КМК, 2010. – Вып. 46. – С. 17 – 48.
84. Литвинов, Ю.Н. Новые сведения о мелких млекопитающих Казахского мелкосопочника / Ю.Н. Литвинов, Н.Т. Ержанов, Н.В. Лопатина, Т.Ж. Абылхасанов // Сибирский экологический журнал. – 2010. – Т. 27. – № 5. – С. 807 – 812.
85. Литвинов, Ю.Н. К биологии копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus* Pallas, 1779) на Таймыре / Ю.Н. Литвинов // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отделение биологии. – 2010. – Т. 115. – № 3. – С. 13 – 21.
86. Литвинов, Ю.Н. Широтное изменение фауны грызунов горно-степных ландшафтов Северной и Центральной Азии / Ю.Н. Литвинов, Н.В. Лопатина, О.В. Чертилина // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). – М.: КМК, 2011. – С. 280.
87. Литвинов, Ю.Н. Сообщества млекопитающих островов пролива Малое Море (оз. Байкал) / Ю.Н. Литвинов, Н.И. Литвинов, А.П. Демидович, Н.В. Лопатина // Известия Иркут. гос. ун-та. Серия «Биология. Экология». – 2012. – Т. 5. – № 2. – С. 27 – 31.

88. Литвинов, Ю.Н. Адаптивные стратегии размножения полевков открытых пространств гор Юга Сибири и Северного Казахстана / Ю.Н. Литвинов, О.В. Чертилина, С.А. Абрамов, Н.В. Лопатина // Известия Иркутского гос. ун-та. Серия «Биология. Экология». – 2013. – Т. 6. – № 2. – С. 74 – 78.
89. Литвинов, Ю. Н. Сообщества грызунов горно-степных ландшафтов Юга Сибири (фауно-экологический анализ) / Ю.Н. Литвинов, С.А. Абрамов, Н.В. Лопатина, О.В. Чертилина // Зоологический журнал. – 2013. – Т. 92. – № 1. – С. 99 – 105.
90. Лопатина, Н.В. Териофауна России и сопредельных территорий / Н.В. Лопатина // Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: КМК, 2011. – С. 285.
91. Лукашов, В.В. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ / В.В. Лукашов. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2009. – 256 с. ил.
92. Маликов, В.Г. Особенности размножения и постнатального онтогенеза горных и равнинных видов полевков (Rodentia, Arvicolinae) в связи с характером их распространения / В.Г. Маликов, М.Н. Майер // Труды ЗИН АН СССР. Фауна, систематика и эволюция млекопитающих. Рукокрылые, грызуны. – Л.: ЗИН АН СССР, 1990. – Т. 225 – С. 21 – 33.
93. Малярчук, Б.А. Адаптивная внутривидовая дивергенция (на примере гена цитохром b животных) / Б.А. Малярчук // Генетика. – 2011. – Т. 47. – № 8. – С. 1103 – 1111.
94. Маринин, А. М. Физическая география Горного Алтая / А.М. Маринин, Г.С. Самойлова // Учебное пособие по спец. курсу. – Барнаул: БГПИ, 1987. – 110 с.
95. Мартынов, В.П. Геохимические ландшафты бассейна оз. Байкал в пределах СССР и МНР / В.П. Мартынов, Б. Батжаргал, А.С. Мартынова // Проблемы экологии Прибайкалья. Популяционные аспекты экологии. – Иркутск, 1979. – Ч. 4. – С. 11 – 12.
96. Мензбир, М.А. Очерк истории фауны европейской части СССР (от начала третичной эры) / М.А. Мензбир. – М.-Л.: Биомедгиз, 1934. – 223 с.
97. Млекопитающие Казахстана / Под ред. А. А. Слудского. – Алма-Ата: Наука, 1977. – Т. 1. – Ч. 2. – 514 с.
98. Млекопитающие Казахстана / Под ред. А. А. Слудского. – Алма-Ата: Наука, 1978. – Т. 1. – Ч. 3. – 488 с.

99. Млекопитающие России: систематическо-географический справочник / И.Я. Павлинов, А.А. Лисовский (ред.). – М.: КМК, 2012. – 604 с.
100. Москвитина, Н.С. Мелкие млекопитающие Томского Приобья и способы их изучения / Н.С. Москвитина, Н.Г. Сучкова. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1988. – 185 с.
101. Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – Мир, 1992. – 184 с.
102. Наумов, Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов / И.П. Наумов. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1948. – 204 с.
103. Наумов, Н.П. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов / Н.П. Наумов // Фауна и экология грызунов. – М.: Изд-во МОИП, 1951. – Вып. 4. – С. 3 – 21.
104. Наумов, Н. П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок / Н.П. Наумов // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. – М.: Медгиз, 1955. – Т. 9. – С. 179 – 202.
105. Новиков, Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных / Г.А. Новиков. – М.: Наука, 1953. – 502 с.
106. Обручев, В.А. В. дебрях Центральной Азии / В.А. Обручев. – М.: Географгиз, 1951. – 340 с.
107. Огарь Н.П. Заповедники и национальные парки Казахстана / Н.П. Огарь, А.А.Иващенко. – Алматы: Алматыкытап, 2006. – С. 192 – 201.
108. Огнев, С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны / С.И. Огнев. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Т. 7. – 706 с.
109. Огурева, Г.Н. Ботаническая география Алтая / Г.Н. Огурева. – М.: Наука, 1980. – 190 с.
110. Одум, Ю. Экология / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 359 с.
111. Очиров, Ю.Д. Млекопитающие Тувы / Ю.Д. Очиров, К.Б. Башанов. – Кызыл: Тувинское кн-е изд-во, 1975. – 152 с.
112. Павлинов, И.Я. Наземные звери России / И.Я. Павлинов, С.В. Крускоп, А.А. Варшавский, А.В. Борисенко // Справочник определитель. – М.: КМК, 2002. – 298 с.
113. Павлинов, И.Я. Систематика современных млекопитающих (2 изд.) / И.Я. Павлинов. – М.: изд-во МГУ, 2006. – 297 с.

114. Панов, В.В. Годовой цикл популяций мелких млекопитающих (на примере красной полевки) / В.В. Панов // Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ. – Новосибирск-М.: КМК, 2010. – С. 125 – 132.
115. Переверзева В.В. Филогенетические отношения популяций красной полевки *Myodes= (Clethrionomys) Rutilus Pallas, 1779* Северного приольхонья и Колымского региона / В.В. Переверзева, А.А. Примак, Е.А. Дубинин // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – Т. 17. – № 3. – С. 444 – 451.
116. Песенко, Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
117. Петрова, Т.В. Филогеографическая структура и история расселения красно-серой полевки (*Myodes rufocanus*) в постплейстоценовый период по данным изменчивости цитохрома б / Т.В. Петрова, Н.И. Абрамсон // Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики. Материалы международной конференции. – М.: КМК, 2007. – С. 165 – 174.
118. Поздняков, А.А. Эколого-морфологическая изменчивость алтайских популяций плоскочерепной полевки (*Alticola strelzowi Kastschenko*) / А.А. Поздняков, Ю.Н. Литвинов, Н.В. Лопатина // Сибирский экологический журнал. – 2004. – № 4. – С. 579 – 587.
119. Попов, В.А. Методика и результаты учета мелких лесных млекопитающих в Татарской АССР / В.А. Попов // Труды общества естествоиспытателей при Казанском гос. ун-те. – 1945. – Вып. 1. – Т. 57. – С. 54 – 67.
120. Равский, Э.И. Осадконакопление и климаты Внутренней Азии в антропогене / Э.И. Равский. – М.: Наука, 1972. – 336 с.
121. Ралль, Ю.М. Методика полевого изучения грызунов и борьба с ними / Ю.М. Ралль. – Ростов-на Дону, 1947. – 158 с.
122. Рачковская, Е.И. Растительность гобийских пустынь Монголии / Е.И. Рачковская. – СПб, 1993. – С. 103 – 120.
123. Ревердатто, В.В. Растительность Сибири / В.В. Ревердатто. – Новосибирск, 1931. – Ч. 3. – 174 с.
124. Ревердатто, В.В. Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири / В.В. Ревердатто // Советская ботаника. – 1940. – № 2. – С. 48 – 55.

125. Роговин, К.А. Экология сообществ родственных видов животных (подходы и методы исследований на примере наземных позвоночных) / К.А. Роговин // Журнал общей биологии. – 1999. – Т. 60. – № 4. – С. 394 – 413.
126. Розен, М.Ф. История исследования природы Горного Алтая / М.Ф. Розен. – Горно-Алтайск, 1961. – 95 с.
127. Розен, М.Ф. Очерки и библиография исследований природы Алтая / М.Ф. Розен. – Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1970. 255 с.: ил
128. Садыков, О.Ф. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели / О.Ф. Садыков, И.Е. Бененсон. – М.: Наука, 1992. – 191 с.
129. Сакс, В.Н. Четвертичный период в Советской Арктике / В.Н. Сакс // Тр. НИИГА, 1953. – Т. 77. – 627 с.
130. Седельников, В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области / В.П. Седельников. – Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1988. – 223 с.
131. Соболевская, К.А. Растительность Тувы / К.А. Соболевская. – Новосибирск, 1950. – 139 с.
132. Соколов, В. Е. Мелкие млекопитающие лесов Монгольской Народной Республики / В.Е. Соколов, Ю.Г. Швецов, Н.И. Литвинов. – М.: Наука, 1985. – 98 с.
133. Структура и ресурсы климата Байкала и сопредельных пространств /ответ. ред. Н.П. Ладейщиков.– Новосибирск: Наука СО, 1977. – 272 с.
134. Сушкин, П.П. Птицы Советского Алтая и прилегающих частей Северо-Западной Монголии / П.П. Сушкин. – М.: Изд-во АН СССР, 1938. – Т. 1. – 2. –347 с.
135. Тупикова, Н.В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих / Н.В. Тупикова // Методы изучения природных очагов болезней человека. – М.: Медицина, 1964. – С. 154 – 191.
136. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ: пер с англ. / Дж.-О. Ким, Ч.У. Мюллер, У.Р. Клекка и др.; под ред. И.С. Енюкова. – М.: Финансы и статистика, 1989. – 215 с. ил.
137. Флинт, В.Е. Значение хребта Танну-Ола как зоогеографической преграды и происхождение пустынно-степной фауны Тувы / В.Е. Флинт, А.Н. Головкин // Зоологический журнал. – 1961. – Т. 44. – Вып. 4. – С. 556 – 567.
138. Цветкова, А. А. Экспериментальная и природная плодовитость большеухой полевки / А.А. Цветкова // Териофауна России и сопредельных территорий.

Международное совещание (VII съезд Териологического общества при РАН). – М.: КМК, 2003. – С. 375.

139. Чертилина, О.В. Генетическое разнообразие плоскочерепной полевки (*Alticola strelzowi* (Kastschenko, 1899)) по данным об изменчивости гена цитохрома b / О.В. Чертилина, Е.П. Симонов, Н.В. Лопатина, Ю.Н. Литвинов // Генетика. – 2012. – Т. 48. – № 3. – С. 352 – 360.

140. Шангин, П.И. Дневные записки г. обергиттенфервальтера Петра Шангина, деланные им при описании рек Ини, Чарыша, Корсуна, Катуня, Большого Хаира, Кумына и Бухтармы со всеми впадающими в них речками / П.И. Шангин // Новые ежемес. соч. – СПб., 1796. – Ч. 118, апр. – С. 3 – 16; Ч. 119, май. – С. 24 – 38; Ч. 120, июнь. – С. 68 – 84; Ч. 121, июль. – С. 17 – 42.

141. Шварц, С.С. Экологические закономерности эволюции / С.С. Шварц. – М.: Наука, 1980. – 278 с.

142. Шварц, С.С. Эволюционная экология животных / С.С. Шварц // Тр. Ин-та экол. раст. и живот. УФАН СССР, 1969. – Вып. 65. – 198 с.

143. Швецов, Ю.Г. Высотное распределение млекопитающих на водораздельном пространстве между Северной и Центральной Азией / Ю.Г. Швецов // Сибирский экологический журнал. – 1999. – № 5. – С. 471 – 485.

144. Швецов, Ю.Г. Районирование Алтае-Саянской горной области по териологическим данным / Ю.Г. Швецов, Ю.Н. Литвинов // Сибирский экологический журнал. – 1996. – № 2. – С. 183 – 186.

145. Швецов, Ю.Г. Состояние сообществ млекопитающих хребта Сайлюгем и Монгольского Алтая как потенциальной территории международного биосферного заповедника / Ю.Г. Швецов, Ю.Н. Литвинов // Особо охраняемые природные территории и объекты Республики Алтай и горных систем центра Евразии (пути и проблемы устойчивого развития). – Горно-Алтайск, 1998. – С. 57 – 60.

146. Щедогоева, Л.В. О фауне и экологии мелких млекопитающих (насекомоядные и грызуны) хребтов Восточного Прибайкалья (Улан-Бургасы и Хамар-Дабан) / Л.В. Щедогоева // Вестник Бурятского ун-та. Серия 2. – 2003. – № 4. – С. 163 – 168.

147. Щипанов, Н.А. Универсальная живоловка для мелких млекопитающих / Н.А. Щипанов // Зоологический журнал. – 1987. – Т. 66. – С. 759 – 761.

148. Щипанов, Н.А. Современные принципы охраны животного мира: задачи, подходы, концепции. Наземные позвоночные / Н.А. Щипанов // Успехи современной биологии. – 1992. – Т. 112. – Вып. 56. – С. 643 – 660.
149. Щипанов, Н.А. Охрана природы и фундаментальная экология / Н.А. Щипанов // Успехи совр. биол. – 1998. – Т. 118. – Вып. – 1. – С. 5 – 23.
150. Юдин, Б.С. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны / Б.С. Юдин, Л.И. Галкина, А.Ф. Потапкина. – Новосибирск: Наука, 1979. – 296 с.
151. Юдин, Б.С. Эколого-фаунистический анализ населения мелких млекопитающих (Mammalia) Центрального Алтая / Б.С. Юдин, А.Ф. Потапкина, Л.И. Галкина, Р.А. Половинкина // Фауна и систематика позвоночных Сибири. – Новосибирск. Наука, 1977. – С. 5 – 31.
152. Юдин, Б.С. Географическая изменчивость видового состава млекопитающих гор Юга Сибири / Б.С. Юдин // Проблемы зоогеографии и истории фауны. – Новосибирск: Наука Сиб. отд-ние, 1980. – С. 190 – 203.
153. Юнатов, А.А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики / А.А. Юнатов. – М.– Л., 1950. – 224 с.
154. Юргенсон, П. Б. Количественный учет мышевидных грызунов и динамика их численности в различных типах леса / П.Б. Юргенсон // Тр. Центр. лесн. зап-ка. – 1937. – Вып. 2 – С. 104 – 117.
155. Янушевич, А.И. Фауна позвоночных Тувинской области / А.И. Янушевич. – Новосибирск: Зап-Сиб. филиал Изд-ва АН СССР, 1952. – 142 с.
156. Abramson, N.I. New species of red-backed vole (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) in fauna of Russia: molecular and morphological evidences / N.I. Abramson, A.V. Abramov, G.I. Baranova // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2009. – V. 313. – № 1. – P. 3 – 9.
157. Avise, J.C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics / J.C. Avise, J. Arnold, R.M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J.E. Neigel, C.A. Reeb and N.C. Saunders // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 1987. – V. 18. – P. 489 – 522.
158. Bandelt, H-J. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies / H-J. Bandelt, P. Forster, A. Rohl / Molecular Biology and Evolution. – 1999. – V. 16. – P. 37 – 48.
159. Bazin, E. Population size does not influence mitochondrial genetic diversity in animals / E. Bazin, S. Giemin, et al. // Science. – 2006. – V. 312(5773). – P. 570 – 572.

160. Bonnet, E. ZT: a software tool for simple and partial Mantel tests / E. Bonnet, Y. Van de Peer // *Journal of Statistical software*. – 2002. – V. 7. – № 10. – P. 1 – 12.
161. Bowman, K.O. Comments on the distribution of indices of diversity / K.O. Bowman, K. Hutcheson, E.P. Odum, L.R. Shenton // *Internat. Symp. on statical ecology*. – Pennsylvania State Univ. Press, 1971. – V. 3. – P. 315 – 366.
162. Brunhoff, C. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes / C. Brunhoff, E. Galbreath, B. Fedorov, et al. // *Molecular Ecology*. – 2003. – V. 12. – P. 957 – 968.
163. Cassens, I. The phylogeography of dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*): a critical examination of network methods and rooting procedures / I. Cassens, K. Van Waerenbeek, P.B. Best, E.A. Crespo, J. Reyes, M.C. Milinkovitch // *Molecular Ecology*. – 2003. – V. 12. – № 7. – P. 1781 – 1792.
164. Clement, M. TCS: a computer program to estimate gene genealogies / M. Clement, D. Posada, K. Crandall // *Molecular Ecology*. – 2000. – V. 9. – № 10. – P. 1657 – 1660.
165. Cody, M. Towards theori of continental species diversiti bird distributions over Mediterranean habitat gradients / M. Cody // *Ecology and Evolution of Commyunities*. – Cambrige, Mass.: Harvard Univ. Press, 1975. – P. 214 – 257.
166. Crandall, K.A. Empirical tests of some predictions from coalescent theory with applications to intraspecific phylogeny reconstruction / K.A. Crandall, A.R. Templeton // *Genetics*. – 1993. – V. 134. – P. 959 – 969.
167. Doyle, J.J. Preservation of plant samples for DNA restriction endonuclease analysis / J.J. Doyle, E. Dickson // *Taxon*. – 1987. – V. 36. – P. 715 – 722.
168. Efron, B. Bootstrap Methods: Another Look at the Jackknife / B. Efron, // *Annals of Statistics*. – 1979. – V. 7. – № 1. – P. 1 – 26.
169. Excoffier, L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows / L. Excoffier, H.E.L. Lische // *Molecular Ecology Resources*. – 2010. – V. 10. – P. 564 – 567.
170. Felsenstein, J. Confedence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap / J. Felsenstein // *Evolution*. – 1985. – V. 39. – P. 783 – 791.
171. Folmer, O. DNA primer for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunite I from deverse metazoan invertebrates / O. Folmer, M. Black, W. Hoeh, R. Lutz, R. Vrijenhoek // *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. – 1994. – V. 3. – P. 294 – 299.

172. Fu, Y. Statistical tests of neutrality of mutations / Y.-H. Fu, W.- H. Li // *Genetics*. – 1993. – V. 133. – P. 693 – 709.
173. Fu, Y.-X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection / Y.-X. Fu // *Genetics*. – 1997. – V. 147. – P. 915 – 925.
174. Fleiss, J.L. *Statistical Methods for Rates and Proportions* / J.L. Fleiss (2d ed.). – New York: J Wiley, 1981. – P. 161 – 165.
175. Gurnell, J. The influence of trap residual odour on catchius woodland rodents / J. Gurnell, J. Little. // *Animal Behaviour*. – 1992. – V. 43. – P. 623 – 632.
176. Hall, T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T.A. Hall // *Nucleic Acids Symposium*. – 1999. – V. 41. – P. 95 – 98.
177. Hanski, I. Habitat connectivity, habitat continuity, and matapopulation in dynamics landscape / I. Hanski // *Oikos*. –1999. – V. 87. – P. 209 – 219.
178. Hansson, L. Modelling small rodent population dynamics / L. Hansson, N.C. Stenseth // *Oikos*. – 1988. – V. 52. – P. 138 – 229
179. Hammer, Ø. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. / Ø. Hammer, D.A.T Harper, P.D. Ryan // *Palaeontologia Electronica*. – 2001. – V. 4(1). – P. 9.
180. Hasegawa, M. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA / M. Hasegawa, H. Kishino, T. Yano // *Journal of Molecular Evolution*. – 1985. – V. 22. – № 2. – P. 160 – 174.
181. Hellman, J. J. Bias, precision, and accuracy of four measures of species richness / J. J. Hellman, G. W. Fowler // *Ecological Application*. – 1999. – V. 9. – P. 824 – 834.
182. Hewitt, G.M. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation / G.M. Hewitt // *Biological Journal of the Linnaean Society*. – 1996. – V. 58. – P. 247 – 276.
183. Hon-Tsen, Ju. The historical precedence for elevational zonation patterus in the distribution of small mammals / Ju Hon-Tsen, Patton J. E. // 6th Int. Theriolog. Congr. Sydney: Abstr. Spoken and Poster Pap. – Rensington, 1993. – P. 328.
184. Huelsenbeck, J.P. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees / J.P. Huelsenbeck, F. Ronquist // *Bioinformatics*. – 2001. – V. 17. – P. 754 – 755.

185. Huson, D.H. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies / D.H. Huson, D. Bryant // *Molecular Biology and Evolution*. – 2006. – V. 23. – № 2. – P. 254 – 267.
186. Hutchinson, D.W. Correlation of pair wise genetic and geographic distance measures: inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability / D.W Hutchinson, A.R. Templeton // *Evolution*. – 1999. – V. 53. – P. 1898 – 1914.
187. King J.L. Non-Darwinian Evolution / J.L.King, T.H. Jukes // *Science*. – 1969. – V. 164. – P. 788 – 798.
188. Kohli, B.A. Multilocus systematics and non-punctuated evolution of Holarctic Myodini (Rodentia: Arvicolinae) / B.A. Kohli, K.A. Speer, C.W. Kilpatrick, N. Batsaikhan, D. Damdinbaza, J.A. Cook // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2014. – 76. – P. 18 – 29.
189. Kimura, M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitution through comparative studies of nucleotide sequences / M. Kimura // *Journal Molecular Evolution*. – 1980. – V. 16. – P. 111 – 120.
190. Kimura, M. Evolutionary rate at the molecular level / M. Kimura // *Nature*. – 1968. – V. 217. – P. 624 – 625.
191. Kimura, M. Protein polymorphism as a phase of molecular evolution / M. Kimura, T. Ohta // *Nature*. – 1971 a. – V. 229. – P 467 – 469.
192. Kimura, M. *Theoretical Aspects of Population Genetics* / M. Kimura, T. Ohta // Princeton: Princeton University Press, 1972 b. – 232 pp.
193. Kimura, M. Model of effectivity neutral mutation in which selective constraint is incorporated / M. Kimura. – *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 1979. – V. 76. – P. 3440 – 3444.
194. Kimura, M. Estimation of evolutionary distances between homologous nucleotide sequences / M. Kimura. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1981. – V. 78(1). – P. 454 – 458.
195. Kimura, M. *The Neutral Theory of Molecular Evolution* / M. Kimura. – Cambridge University Press, New York. 1983. – 367 pp.
196. Lau, J. Quantitative synthesis in systematic reviews / J. Lau, J.P.A. Ioannidis, C.H. Schmid // *Ann Intern Med*. – 1997. – V. 127. – P. 820 – 826.
197. Lebedev, V. Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of the cytochrome b gene / L. Lebedev, A. Bannikova, A. Tesakov, N. Abramson // *Zoologica Scripta*. – 2007. – V. 36. – № 6. – P. 547 – 563.
198. Lewicki, P. Nonconscious acquisition of information / P. Lewicki, T. Hill, M. Czyzewska // *Amer. Psychologist*. – 1992 a. – № 47. – P. 796 – 801.

199. Lewicki, R. J. Models of conflict, negotiation and third party intervention: A review and synthesis / R. J. Lewicki, S. E. Weiss, D. Lewin // *Journal of Organizational Behavior*. – 1992 b. – V. 13. – P. 209 – 252.
200. Li, W.-H. *Molecular Evolution* / W.-H. Li. – USA Sunderland Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., Publishers, 1997. – 487 p.
201. Librado, P. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data / P. Librado, J. Rozas // *Bioinformatics*. – 2009. – V. 25. – P. 1451 – 1452.
202. MacArthur, R. H. *The Theory of Island Biogeography* / R.H. MacArthur, E. Wilson. – Princeton, N.J.: Princeton University Press, 1967. – 224 p.
203. Maniatis, T. *Molecular Cloning: a laboratory manual* / T. Maniatis, E.F. Fritch, J. Sambrook. – New York: Cold Spring Harbor Laboratory, 1982. – 545 p.
204. Meiklejohn, C. D. Positive and negative selection on the mitochondrial genome / C.D. Meiklejohn, K. L. Montooth, et al. // *Trends Genet.* – 2007. – V. 23. – №. 6. – P.259 – 263.
205. Monkkonen, Mikko. Sampling error in measuring temporal density variability in animal populations and communities / Mikko Monkkonen, Jouni Aspi // *Ann. zool. fenn.* – 1998. – V. 35. – № 1. P. 47 – 57.
206. Mullis, K. Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: the polymerase chain reaction / K. Mullis, F. Faloona, S. Scharf, et. al. // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* – 1986. – V. 51. – P. 263 – 273.
207. Nei, M. *Molecular Evolutionary Genetics* / M. Nei. – New York: Columbia University Press, 1987. – 512 p.
208. Page, D.M. *Molecular Evolution. A Phylogenetic Approach* / D.M. Page, F.C. Holmes. – Blackwell Science Ltd., 1998. – 346 p.
209. Pallas, P.S. *Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs* / P.S. Pallas. – St. Petersburg: Imp. Akad Wiss, 1771. – Th. 1. – 504 p.
210. Peet, R.K. The measurement of species diversity / R.K. Peet // *Ann. Rev. Ecol.* – 1974. – System. 5. – P. 285 – 307.
211. Posada, D. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks / D. Posada, K.A Crandall // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2001. – V. 16. – № 1. – P. 37 – 45.
212. Posada, D. jModelTest: phylogenetic model averaging / D. Posada // *Molecular biology and evolution*. – 2008. – V. 25. – P. 1253 – 1256.

213. Pusek, Z. Trap response and estimation of numbers of shrews in removal catches / Z. Pusek // *Acta theriol jornal.* – 1969. – V. 14. – № 28 – 34. – P. 403 – 426.
214. Sambrook, J. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual* / J. Sambrook, E Fritch, T. Maniatis. – New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989. – 398 p.
215. Slatkin, M.A. Spatial patterns in the distribution of polygenic characters / M.A. Sletkin // *J. Theor. Biol.* – 1978. – V. 70. – P. 213 – 228.
216. Sneath, P.H.A. *Numerical taxonomy* / P.H.A. Sneath, R.R. Sokal. – San Francisco: W.H. Freeman and Co, 1973. – 573 p.
217. Szacki, J. The influence of landscape spatial structure on small mammal movements / Jacob Szacki, Werka Joanna Babinska, Anna Liro // *Acta theriologica.* – 1993. – V. 38. – № 2. –P. 113 – 123.
218. Tadjima, F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism / F. Tadjima // *Genetics.* – 1989. – V. 123. – P. 585 – 595.
219. Tamura, K. *MEGA 5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods* / K. Tamura, D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei, S. Kumar // *Molecular Biology and Evolution.* – 2011. – V. 28. – P. 2731 – 2739.
220. Tamura, K. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees / K. Tamura, M. Nei // *Molecular Biology and Evolution.* – 1993. – V. 10. – P. 512 – 526.
221. Taylor, L. R. *Bates, Williams, Hutchinson – a variety of diversisties. 9 th Sump. of the Roy* / L.R. Taylor // *Entomol. Soc. Blackwell.* – Oxford, 1978. – P. 23 – 41.
222. Wright, S. *Isolation by distance* / S. Wright // *Genetics (US).* – 1943. – V. 28. – P. 114 – 138.
223. Wright, S. *The genetical structure of populations* / S. Wright // *Ann. Eugenics.* – 1951. –V. 15. – P. 323 – 354.
224. Wright, S. *Evolution and genetics of populations* / S. Wright. – Chicago: Chicago press, 1977. – V. 4. – 580 p.