

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ ТРЁХ ФОРМ ОБЫКНОВЕННЫХ ПОЛЁВОК *MICROTUS ARVALIS SENSU LATO* В ЦЕНТРАЛЬНОМ ЧЕРНОЗЕМЬЕ

Н.М. Окулова¹, С.Ф. Сапельников², М.И. Баскевич¹, О.П. Власова³,
А.Д. Майорова⁴, С.В. Егоров⁴, Т.А. Миронова¹, В.П. Сарычев⁵

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

²Воронежский государственный биосферный заповедник. пос. Краснолесный. Воронежская обл.

³Государственный Центрально-Чернозёмный биосферный заповедник. пос. Заповедный, Курская обл.

⁴Ивановский государственный университет, г. Иваново

⁵Заповедник «Галичья Гора», пос. Донское, Липецкая обл.

Сообщаются новые данные по экологии трёх форм обыкновенных полёвок группы *Microtus arvalis* s. l.: обыкновенных – *M. arvalis*, формы *M. a. arvalis*, *M. a. obscurus* и восточно-европейской – *M. rossiaemeridionalis* из Воронежской, Курской и Липецкой областей. Формы различаются по численности, месту в сообществе зверьков, биотопическому размещению, размножению, питанию.

Ключевые слова: полевки, биотопы, численность, состав популяции, размножение, питание.

Установление присутствия в Центральном Черноземье трёх кариологически различных форм в группе обыкновенной полёвки *Microtus arvalis sensu lato* – обыкновенной полёвки (светлая форма) *M. arvalis arvalis* (МАО), обыкновенной полёвки (тёмная форма) *M. arvalis obscurus* (МАО) и восточно-европейской полёвки *M. rossiaemeridionalis* (MR) [1; 2; 7; 12; 22] привело к необходимости пристального изучения распространения и экологии форм в регионе. Первые результаты этой работы были представлены ранее [3; 4]. В дальнейшем распространение форм *Microtus arvalis* s. l. в Черноземье было детально рассмотрено нами в статье [6]. Коротко отметим, что на большей части Курской области (участки Центрально-Чернозёмного заповедника Заповедный, Стрелецкая и Казацкая степь, а также более западные и северные районы) обитает МАО, тогда как на самом юго-востоке области и южнее, на северо-востоке Белгородской области – МАО [5; 9]. Подавляющая часть территории Воронежской области заселена МАО, а Липецкая, к северо-западу от линии Хлевное-Мичуринск – МАО, южнее – МАО. Восточноевропейская полёвка MR встречается повсеместно. Известно, что представители группы в целом являются серьёзными вредителями посевов в Чернозёмном крае, а также носителями возбудителей болезней человека (туляремия, лептоспирозы и др.), однако до сих пор неизвестно, какие именно формы и виды группы ответственны за вредные воздействия, и существуют ли различия в этих воздействиях между формами; также недостаточно изучены особенности распространения, биотопического размещения, структуры популяции, питания, размножения отдельных форм.

Материал и методы

Мы предприняли работу по изучению распространения и экологии полёвок группы в конце лета (вторая половина июля – август) в 2003-2006 гг: в Воронежском государственном заповеднике (ВГЗ), Воронежская обл. и Липецкой области (юг и окрестности заповедника «Галичья Гора»), а также в Центрально-Чернозёмном заповеднике (Курская обл.) в 2004-2006 гг. Все эти территории находятся на юге или востоке Средне-Русской возвышенности. Воронежский заповедник (ВГЗ) характеризуется наличием крупного массива сосновых и широколиственных лесов, внутри которого имеются заросшие луговой растительностью поляны, нередко сенокосные. По периферии лесной массив окружён полями, залежами и сенокосными лугами. В Липецкой области поля зерновых, кукурузы, технических культур чередуются с залежами. Характерно наличие лесных полос, которые делят поля на правильные четырёхугольники. Юг Курской об-

ласти характеризуется наиболее выраженным рельефом в виде холмов. В Центрально-Чернозёмном заповеднике (ЦЧЗ) площадь лесных биотопов значительно меньше (это главным образом широколиственные и пойменные леса), основную площадь занимают степные биотопы, косимые и некосимые, а также луга, реже поля зерновых, подсолнечника и других культур. Здесь, как и в Воронежской области, большие площади занимают многолетние залежи на бурьянистой стадии восстановления (5-12-летнего возраста). В Воронежском заповеднике работы вели по всему заповеднику и в его окрестностях радиусом в 5-25 км. В Липецкой области были обследованы прилежащие к ВГЗ точки: с. Никольские Выселки и с. Савицкое Усманского района, с. Подгорное Хлевенского района, а также местность от с. Хлевное на север до с. Сухая Лубна. В Центрально-Чернозёмном заповеднике работы вели в участках Баркаловка, Зорино, Букреевы Бармы, Стрелецкая и Казацкая степь, а также вне заповедника в окр. с. Воробьёвка, Обжи и некоторых точках Хомутовского района.

Определение видов и форм серых полёвок вели кариотипическими методами (Баскевич М.И.), электрофореза (Балакирев А.Е.), молекулярной генетики (Потапов С.Г.) [Потапов и др., 2007; Баскевич и др., 2007]. Всеми лабораторными методами за 2003-2006 гг. были идентифицированы вид и внутривидовая форма: Воронежская обл. - 55 зверьков (29 МАО, 26 MR), в Курской области - 49 зверьков (3 МАА, 9 МАО, 37 MR), в Липецкой области - 25 зверьков (5 МАО, 16 МАА, 4 MR), всего 129 зверьков (43 МАО, 19 МАА, 67 MR).

В ряде случаев, когда в какой-либо точке было кариотипировано 6 и более зверьков, и все они оказались относящимися к одной форме, мы и остальных полёвок группы, пойманных в той же точке, относили к той же группе. Хотя это и не вполне надёжно, мы считаем такое допущение возможным на данном этапе изучения группы, когда данных очень немного. Расчёты по размножению и составу популяции вели только для тех зверьков, вид которых был установлен, таких животных насчитывалось 377.

Учёты численности зверьков вели стандартным методом ловушко-линий давилок Геро со стандартной приманкой. Показатель учёта – число зверьков на 100 ловушко-суток (лс). Пойманных зверьков измеряли, проводили зоологическое вскрытие с целью установить характер размножения и возраст зверька. Всего в процессе работы в Черноземье за 2003-2006 гг. было выставлено 11 365 лс учёта зверьков, вскрыто 1659 зверьков, из них 446 представителей изучаемой группы. Возраст зверьков определяли по комплексу признаков – размерам тела, развитию тимуса, развитию гребней на черепе. За молодых (сеголеток) принимали зверьков, не достигших крупных размеров, с развитым тимусом, без гребней на черепе, независимо от хода размножения.

Результаты и обсуждение

Описывая ранее соотношение форм группы в Воронежском заповеднике, мы приводили данные и об их распространении. Известно, что МАА и MR – это разные, хотя и близкие виды (виды-двойники), поэтому для них допустима симпатрия. На примере Воронежского заповедника [4,5] было показано, что нередко эти виды встречаются в одной точке и в одном биотопе, обычно на увлажнённых лугах или полянах в лесу. Формы – светлая МАА и тёмная МАО – одного вида, обыкновенной полёвки, аллопатричны. Анализ данных по географическому распространению видов [1] с привлечением наших материалов, всего по более чем 60 точкам ареалов из Центрального Черноземья позволил оценить пространственные отношения видов с помощью тетрахорического показателя связи или коэффициента взаимной сопряжённости [10]. Оказалось, что виды никак не связаны друг с другом (не тяготеют друг к другу и не избегают друг друга) – коэффициент тетрахорического показателя связи недостоверен.

Место группы в сообществе мелких млекопитающих.

Для группы *Microtus arvalis* s. l. в целом в пределах Черноземья этот вопрос был подробно рассмотрен нами ранее [17].

Соотношение основных видов мелких млекопитающих, пойманных в ловушки Геро, и место группы в сообществе зверьков представлено в таблице 1. Из таблицы видно, что доля полёвок изучаемой группы в Липецкой области и в ВГЗ заметно выше, чем в Курской области и составляет около трети, тогда как в ЦЧЗ она оказалась равной всего 19%, несмотря на то, что площадь открытых биотопов в последнем случае больше. Учитывая и более низкую численность зверьков в ЦЧЗ, можно сказать, что серые полёвки в Курской области более малочисленны, чем в Воронежской и на юге Липецкой. Особенно это касается обыкновенной полёвки (МАО). В Воронежской и Липецкой областях обыкновенная полёвка превышает по своей доле в населении зверьков восточно-европейскую (MR), а в Курской области, напротив, больше доля восточно-европейской полёвки.

Таблица 1

Место полёвок группы *M. arvalis* s.l. в сообществе мелких млекопитающих в Центральном Черноземье в 2003-2005 гг.

Показатель	Место	Виды млекопитающих*						Всего
		МА*	РП	ПМ	МЛМ	ОБ	Прочие	
Соотношение видов, %%	ВГЗ и окрестности, 807 зв.	17.7	20.6	11.5	8.55	16.9	27.15	100
	Липецкая обл., 437 зв.	33.4	4.33	11.4	42.72	3.54	4.61	100
	ЦЧЗ, 289 зверьков	6.2	5.9	29.99	32.5	4.8	29.19	100
Численность, зв/100 лс	ВГЗ и окрестности 6475 лс	2.21	2.56	1.44	1.07	2.10	1.27	12.46
	Липецкая обл., 2650 лс	4.75	0.83	1.78	7.58	0.57	0.89	16.4
	ЦЧЗ, 2315 лс	0.60	0.3	2.51	3.97	0.6	0.91	10.15

* МА – полёвки вида *M. arvalis*; РП – европейская рыжая полёвка; ПМ – полевая мышь; МЛМ – малая лесная мышь; ОБ - обыкновенная бурозубка

Численность.

Для обыкновенных полёвок группы характерна двух-трёхлетняя цикличность динамики численности, при синхронности наступления фаз динамики численности по всему району работ у обоих видов. Так, в 2003г. наблюдали подъём, в 2004г – пик численности, в 2005г наступила депрессия, а в 2006г начался новый подъём, который в 2007г сменился депрессией численности.

Средний уровень численности полёвок группы выше в Воронежской и Липецкой областях, чем в Курской области: 4,03 (2.21 МА и 1.81 MR) и 1,86 (0.6 МА и 1.26 MR), соответственно (табл. 2). Из табл.2 видно, что многолетняя средняя численность полёвок в местах работ была невелика и составляла до 5% попадания всех *Microtus arvalis* s. l. Известно, что в отдельные периоды численность представителей группы в Черноземье может достигать значительных цифр. В 2004 г. (год пика) в конце лета численность группы составила 18,2 в Воронежской, 5,2 в Липецкой и 11,6 на 100 лс - в Курской области [17]. В Тульской обл. численность полёвок той же группы в те же сезоны 1948-1970 гг. достигала 6-83 зверька на гектар, в скирдах зимой - до 57,3 зверька на 100 лс [Мясников, 1976]. Однако определение форм группы в условиях таких высоких численностей не проводилось. Из табл.2 видно также, что численности МАА и МАО в местах их обитания примерно одинакова (до 5 зв./100 лс), а MR более многочисленна в Предкавказье (Краснодарский край) и Подмосковье. *Microtus arvalis* s.s. преобладает над MR в Тульской, Липецкой, Курской областях, а MR над *Microtus arvalis* s.s. - в Предкавказье, Подмосковье, Западном Казахстане, в Волго-донских степях.



Таблица 2

Численность полёвок группы *M. arvalis* s.l. в различных регионах

Вид	Тульская обл. ¹	Липецкая обл. ²	Воронежская обл. ²	Курская обл. ²	Предкавказье ²	Подмосковье ³	Зап. Казахстан ⁴	Волгодонские степи ⁵
МАО	0.87	4.75 ⁶	-	2.92	-	-	-	-
МАО	-	-	2.21	4.75	0.18	1.09	+	0.95
MR	0.57	+	1.81	1.15	0.91	1.49	0.2-0.3	1.01

¹- Михайлова и др., 2008; ²- Наши данные; ³- Тихонов и др., 1998; ⁴- Линдеман и др., 2005; ⁵- Тихонов и др., 2005; ⁶- Кордон Баркаловка

Численность полёвок группы по видам и годам показана в таблице 3. Колебания численности зверьков в обеих областях шли синхронно. Также синхронно с этими областями менялась и численность зверьков в Курской области. В годы пиков численность каждой отдельной формы составляла 5-19 зв/100 лс, в годы нарастания - 1.5-1.6, депрессии - 0.2-0.3.

Таблица 3

Численность полёвок по годам в конце лета (расчёт по соотношению видов между кариотипированными зверьками)

Область	Год	Фаза цикла	лс	Зверьков на 100 лс			
				МАО	МАО	MR	Всего
Воронежская	2003	Нарастания	2317	-	1.65	1.54	3.19
	2004	Пика	650	-	18.24	13.6	18.15
	2005	Депрессии	1450	-	0.31	0.30	0.62
Липецкая	2004	Пика	100*	(1.87)	(7.46)	(7.46)	(17)
	2005	Депрессии	925	0.22	-	+	0.22
	2006	Нарастания/пика	3266	5.21	-	-	5.21

*материал недостаточен

Биотопическое размещение

Все авторы отмечают, что в местах совместного обитания оба вида – двойника полёвок группы обитают совместно во всех биотопах, но соотношение видов меняется. Так, MR преобладает в антропогенных биотопах, стогах, а также иногда в лесах и возле них. На полях и лугах преобладает обыкновенная полёвка МАО или МАО (Карасёва и др. [8] – для Тверской области, Тихонов и др. [20] – для Московской). Из таблицы 3, где показана численность форм в различных типах биотопов Черноземья, видно, что максимальной численности МАО и МАО достигают на полях (3,56 и 7,11 на 100 лс соответственно), немного меньше их на залежах (2,24 и 3,58): почти столько же, сколько и на залежах, полёвок МАО обитает на лугах и остепнённых биотопах (2,02), тогда как МАО встречается там реже. В лесостепных биотопах обе формы немногочисленны. На крупных, довольно влажных лесных полянах (например, кв. 266 в ВГЗ) может господствовать восточно-европейская полёвка, её доля в населении составляет 52,8%, а в годы пика возрастает до 81,5% при полном отсутствии других представителей группы. В год депрессии (2005) этот вид полностью исчез с поляны, и заместился тёмной полёвкой *Microtus agrestis*, численность которой значительно возросла. MR гораздо более редка на залежах и ещё реже встречается на полях, хотя на большей части Курской области, возможно, более многочисленна в открытых биотопах. На крупных массивах полей и залежей обитает почти исключительно МАО, а по краям их, особенно в понижениях рельефа, на лесных полянах залежного типа могут встречаться вместе МАО и MR.

В ЦЧЗ в подвалах домов и на огородах посёлка Заповедный живёт только MR. На западе и в центре Курской обл. серые полёвки занимают ведущее место на залежах (48,7% от всех зверьков), где около четверти составляет восточно-европейская полёвка, а три четверти – обыкновенная. В некосимой заповедной степи, окружённой лесополосами и антропогенными биотопами полёвки группы составляют 38,2% в населении зверьков, из них MR составляют две трети, а обыкновенные полёвки – всего треть. На скошенном поле с кустами полёвки группы составляют 31,8% населения, примерно поровну МАА и MR. На лугу и в полях отмечены только обыкновенные полёвки, доля их составила 28,6-21,7%. В остепнённых биотопах по дну и склонам балок в ЦЧЗ мы наблюдали только обыкновенных полёвок, их доля в населении зверьков составила 13,3%.

Если рассмотреть долю той или иной формы в населении всех зверьков, то, по всем данным, доля MAO максимальна на полях, а доля МАА - на залежах. На суходольных лугах и в степи, на залежах и в лесокустарниковых биотопах доля MAO в населении составляет 14-19%, МАА на полях 16,9%, а в лесокустарниковых биотопах – 10,9%. MR, доминирующая на лесных полянах (до трети в населении зверьков), в открытых биотопах составляет гораздо меньшую долю: около 8% на суходольных лугах и в степи, 1,4-2,8% - на залежах и в полях.

Таким образом, в Черноземье полёвки *Microtus arvalis* s.s. (МА, т.е. МАА и MAO) более многочисленны и чаще преобладают над MR на полях и залежах.

Существенным следствием этих наблюдений является то, что на полях Черноземья важным вредителем – потребителем зелёной массы злаков и других культурных растений – оказывается обыкновенная полёвка обеих форм, тогда как роль восточно-европейской полёвки второстепенна. Приуроченность *Microtus arvalis* s.s. (МАА) по сравнению с MR к полям отмечают также для Тверской области [8], Тульской области [14] и для MAO - в Волго-донских степях [20].

Чтобы представить себе более чётко биотопическую приуроченность различных форм группы в разных частях ареалов, мы рассчитали отношение числа представителей видов MR: *Microtus arvalis* s.s. (МА) в разных точках сбора по собственным и литературным данным (табл.4). Исходя из этой таблицы, можно заключить, что для MR характерно преобладание над МА **во влажных биотопах** Черноземья и Волго-донских степей. Обратная картина наблюдается по берегам водоёмов Тульской области и Предкавказья (в последнем случае, возможно, материал недостаточен). В **лесо-опушечных и кустарниковых биотопах** соотношение рассматриваемых видов меняется при продвижении с севера на юг от господства MR над МА в Тверской области к почти равному соотношению на Украине до преобладания МА над MR в этих биотопах, растущего от Подмосковья и Тульской области далее к югу. Для **открытых биотопов** обычно преобладание МА, растущее от севера к югу. В Крыму это единственный вид группы. В **бурьянах** обычно везде преобладает MR, её там обычно в 2-5 раз больше, чем МА. Это характерно для Тверской области, Подмосковья, Тульской области и Волго-донских степей, тогда как на Украине, Черноземье и в Предкавказье МА бывает там многочисленнее, чем MR, в 4 и более раз. На залежах Черноземья и Предкавказья численность МА превышает таковую MR в 200 и более раз. **На полях** в суровых условиях, где обитает только MR (Иркутская обл.) или по краям больших пахотных полей (Пермская обл.). В Вологодской обл. MR встречается в неудобьях, валунниках, по окраинам полей [16]. В Тверской обл. (МАА) и Волго-донских степях (MAO) МАА встречается в полях в 2.3-3.6 раз чаще, чем MR. В Тульской обл. и на Украине (МАА) МА встречается в полях в 6-7 раз чаще, чем MR, в Черноземье (обе формы) в 50 раз. В **луго-степных биотопах** MR встречается реже, чем МА, в 2.3-7 раз. Исключение составляет Предкавказье, где мы ловили на лугах только MR (приазовские сухие злаково-разнотравные луга с отдельными кустарниками). В горах Западной Европы, (МАА), Крыма и Кабардино-Балкарии (MAO) в луго-степных биотопах отмечен только один вид В Гурьевской (Атырауской) области Ка-

захстана, где найдена только MR, она приурочена к травянистым более влажным понижениям среди сухой глинистой полупустыни [16]. В антропогенных биотопах (посёлки, сады и огороды) на севере и в Черноземье резко преобладает MR над МА (в 3-9 раз), в Тульской обл. и Волго-донских степях отношение равно 1-1.6:1, а в Предкавказье в садах обнаружена только МА, хотя это также может быть не вполне верно из-за недостатка материала. В стогах обычно преобладает MR над МА (Тверская обл., Украина), реже МА (Тульская обл.). Биотопическое распределение отдельных форм МА резко не различается в географическом аспекте.

Таблица 4

Биотопическое распределение видов и форм полёвок в Черноземье
(в скобках - доля вида в населении зверьков (%))

Область, год	Биотоп или тип биотопа	лс	Зверьков всех видов	МАА	МАО	MR
Зверьков на 100 лс						
Воронеж. 2003	Сырой луг, поляны в лесу	132	34.09	-	0.76 (45)	11.36(33.3)
	Суходольный луг	315	7.62	-	5.71(74.9)	-
	Поля	225	22.22	-	10.22 (46.0)	-
	Широколиственный лес	125	17.6	-	5.6 (31.8)	-
Липецк. 2004- 2006	Лесокустарниковые биотопы	725	19.31	0.69 (3.67)	-	-
	Залежи, бурьяны	1238	11.63	5.11 (43.9)	-	-
	Поля	675	5.33	1.78 (33.4)	-	0.15 (2.8)
	Степь, суходольный луг	675	11.26	1.28 (11.4)	-	-
Курская, центр и запад 2004, 2006	луг	260	0.77	-	-	-
	залежь	150	18.67	0.67 (3.6)	-	5.33 (28.5)
Курская, юго-восток 2006	залежь	351	27.07	-	10.54 (23.9)	-
В среднем по региону	Лесокустарниковые биотопы	850	4.24	0.59 (13.9)	0.82 (19.3)	-
	Залежи, бурьяны	1789	15.65	5.09 (32.5)	2.24 (14.3)	0.45 (2.9)
	Поля	900	9.56	7.11 (74.4)	3.56 (37.2)	0.11 (1.15)
	Степь, суходольный луг	1040	10.87	0.87 (8)	2.02 (18.6)	-
	Сырой луг, поляна в лесу	132	34.09	-	0.76 (0.2)	11.36 (33.3)

Таким образом, в смешанных поселениях от севера к югу доля MR в группе падает (а от юга к северу возрастает) во влажных, открытых и антропогенных биотопах (табл. 5). Это, скорее всего, связано с большей холодостойкостью и влаголюбивостью MR по сравнению с МА (Ченцова, Мокеева, цит. по [16]). МА, напротив, по-видимому, лучше приспособлена к обитанию на обширных плакорных пространствах в более сухих и жарких условиях.

Таблица 5

Отношение MR : МА в различных биотопах и разных частях ареала

Регион	Влажные биотопы	Леса, опушки, кусты	Бурьян, межи	поля	залежи	Степь, суходольные луга	Дома, сады, огороды	стога
Тверская обл. ¹	Нд ²	16.69:1	5.21:1	0.28:1	нд	0.16:1	3.14:1	3.63:1
Подмосковье ³	нд	0.4:1	2.05:1	0.44:1	нд	0.29:1	9.28:1	нд
Тульская обл. ⁴	0.538:1	0.143:1	2.4:1	0.156:1	нд	нд	1:1	0.73:1
Украина ⁵	нд	1.17:1	0.25:1	0.14:1	нд	0.21:1	0.06:1	7.33:1
Черноземье ⁶	15:1	0:1.31	0.29:1	0.02:1	0.005:1	0:1.44	4:1	нд
Предкавказье ¹	0.5:1	0:1.33	0:1	0:1	0:1	0.67:1	0:2	нд
Волгодонские степи ⁷	2.5:1	0.38:1	1.67:1	0.29:1	-	0.44:1	1.67:1	нд

¹ Карасёва и др., 1994; ² Нд - нет данных; ³ Тихонов и др., 1998; ⁴ Михайлова и др., 2008; ⁵ ОП, 1994; ⁶ Наши данные; ⁷ Тихонов и др., 2005

Состав популяции

Анализ состава популяции и размножения проводили суммарно по данным ВГЗ, Липецкой области и участку «Баркаловка» в ЦЧЗ, т.к. по остальной территории материал недостаточен. Для МАА материал имеется за 2006 год, для МАО и MR - 2003 и 2004. По данным таблицы 6, где представлен состав популяций полёвок группы, можно сказать, что в годы нарастания численности у МАО и МАА процент самок среди зимовавших зверьков выше, чем у MR. Доля молодых в популяции в год нарастания численности выше всего у МАА, меньше - у MR, ещё менее - у МАО. В год пика численности процент молодых в популяции мал, выше всего он у МАО (около половины), ниже - у MR (менее трети). В среднем за все годы и процент самок среди перезимовавших зверьков, и процент молодых в популяции, а отсюда и прирост популяции, был выше всего у МАА, средним - у МАО и самым низким - у MR.

Таблица 6

Состав популяций серых полёвок группы *M. arvalis* s.l. в Черноземье

Год, фаза цикла численности	Численность, зв. на 100лс**			Доля самок у взрослых зверьков			Процент молодых в популяции			Число зверьков, n		
	МАА	МАО	MR	МАА	МАО	MR	МАА	МАО	MR	МАА	МАО	MR
2003 Нарастание	-	1.71	1.38	-	88.7	(55.6)	-	45.9		-	98	9
2004 Пик	-	3.56	2.93	-	78.4	(33.3)	-	51.9		-	112	16
2005 депрессия	-	0.44	0.36	-	-	-	-	(88.9)	-	-	11	-
2006 Нарастание /пик	4.75	-	-	89.3	-	-	78.6	-	-	131	-	-
За все годы	4.75	1.90	1.56	89.3	-	-	78.6	62.2	43.4	131	121	25

* в скобках приведены данные по недостаточному материалу

** видовой состав приведён по расчётам соотношения форм на основе кариотипических данных.

Размножение

Михайлова и др. [2008], сравнивая размножение полёвок МАА и MR в Тульской области, отмечают, что формы различаются длиной репродуктивного периода, который длиннее у MR за счёт зимы, когда этот вид размножается в скирдах, стогах и ометах, а МАА практически прекращает размножение. Для сравнения итоговой продуктивности полёвок мы ввели УПР - условный показатель размножения, который представляет собой произведение размера выводка на долю размножающихся самок и на число выводков за год. Для виварных условий установлено, что у МАА УПР составил 35,6, а для MR он ниже – 24,7 (рассчитано по данным : ОП, 1994).

В соответствии с таблицей 7 **средний размер выводка** максимален у MAO и минимален - у MR. Однако следует учесть, что для МАА данные есть только за год пика, когда размер выводка был почти таким же, как у MAO и меньше, чем у MR. В таблице сравнимые по видам данные показателей размножения приведены в отдельном столбце для лет нарастания и пика. По этим данным, среднегодовой размер выводка для всех возрастных групп оказался меньше всего у МАА, у остальных форм он был выше. Среди зимовавших самок максимальный размер выводка обнаружен у MAO, минимальный - у МАА. Среди сеголеток максимальный размер выводка выявлен у MR (хотя материал невелик), а минимальный - у МАА.

Таблица 7

Параметры размножения полёвок *M. arvalis* s.l. в Центральном Черноземье

Показатель	Вид	Число самок	2003 Нарастание	2004 Пик	2005 депрессия	2006 Нарастание/пик	Годы нарастания и пика	За все годы
Размер выводка, зимовавшие	МАА	25	-	-	-	5.32	5.32	5.32
	MAO	24	(7)	(5.3)	-	-	5.83	6.1
	MR	3	(6)	(5)	-	-	(5.33)	(5.33)
То же, сеголетки	МАА	56	-	-	-	4.68	4.68	4.68
	MAO	36	(6.1)	(4.5)	(4.4)	-	5.47	5.0
	MR	3	(5.5)	(6)	-	-	(5.67)	(5.67)
То же, все самки	МАА	40	-	-	-	4.98	4.98	4.98
	MAO	44	5.72	5.09	(4.4)	-	5.49	5.57
	MR	6	(5.67)	(5.3)	-	-	(5.5)	(5.5)
% размнож. самок сеголеток	МАА	81	-	-	-	74.1	74.1	74.1
	MAO	76	56.5	22.2	(75,0)	-	33.82	31.2
	MR	8	(50)	(50)	-	-	(50)	(50)
Сред. число выводков на 1 самку	МАА	25	-	-	-	1.64	1.64	1.64
	MAO	45	1.24	1.41	1.0	-	1.33	1.30
	MR	6	(1.0)	(1.33)	-	-	(1.17)	(1.17)
% самок с повторным размножением	МАА	81	-	-	-	65.43	65.43	65.43
	MAO	158	75.0	48.89	(5)	-	59.33	60.13
	MR	18	0	(100)	-	-	(50)	(50)

Размер выводка у взрослых обыкновенных полёвок в год подъёма составил 7 и у молодых – 6,1 (MAO), а для MR - 6 у зимовавших и 5,5- у сеголеток. на 1 самку. В год пика размер выводка уменьшился до 5,3 (МАА, MAO) и 4,5 (MAO)-4,68 (МАА) соответственно. В год депрессии эмбрионов видели только у молодых самок MAO, средний выводок составил 4,4 на одну самку. Эти данные согласуются с тем положением, что вариации размеров выводка у близких форм часто определяются размерами тела самок. Эти размеры действительно максимальны у MAO и минимальны - у МАА. И у MAO, и у

MR выводок у зимовавших выше в годы нарастания, чем в годы пика, как и у сеголеток MAO, тогда как у сеголеток MR в год пика отмечен больший выводок (при небольшом количестве материала). Размер выводка для популяции в целом и для MAO, и для MR максимален в год нарастания численности, меньше - в год пика и минимален - в год депрессии (кроме MR, по которым в год депрессии нет данных).

Процент размножающихся самок. Среди зимовавших самок яловые были редки и составили у MAO 4,26% (от 47) в год нарастания, 5,41% - в год пика (от 37), а в год депрессии зимовавших самок не было поймано. Средний процент яловых самок у MAO составляет 0,94. У МАА в 2006г (нарастание/пик) среди самок было 4% яловых (от 25), у MR ни одна из 3 самок не была яловой. В среднем за годы нарастания и пика размножалось 96% зимовавших самок МАА, 95,24% - MAO и 100%- у MR. Среди сеголеток наиболее активно размножались МАА, даже в год высокой численности они составили почти три четверти самок-сеголеток, тогда как у MR в год пика их было около половины, у MAO - чуть больше одной пятой. В тех же условиях для всех самок популяции максимальная доля размножалась у МАА (65,4%), средняя у MAO (59,3%) и минимальная - у MR (55,6%). В годы депрессии и нарастания интенсивность размножения самок выше, чем в год пика, в 1.5 раза. В среднем для популяции наиболее активное участие самок в размножении отмечено для МАА и наименее активное - у MR.

Минимальный вес размножающейся самки-сеголетки MAO составил в год роста численности 26-26,5 г, в 2004 г. (пик) размножались самки, начиная с веса в 11,3 г, однако среди более крупных самок до особей весом 28-29,9 г встречались не размножающиеся самки.

Доля повторных выводков. У всех видов при сравнении лет нарастания и пика доля самок с повторными выводками близка к 50-55%. В год депрессии у MAO повторные выводки не отмечены, по другим видам данных нет. Число выводков у MAO было больше всего в год пика, минимально - в год депрессии, что говорит о том, что условия в год депрессии были весьма неблагоприятны. Среднее число выводков, рассчитанное на 1 самку, оказалось максимальным у МАА, меньше - у MAO и минимальное - у MR

Вклад самок-сеголеток в итог размножения для лет нарастания и пика в Черноземье максимален у МАА (0,36), выше - у MR (0,28) и у MAO (0,26).

Таким образом, для группы обыкновенных полёвок в Черноземье характерно, что выводок минимален у МАА и крупнее у других видов, тогда как прочие показатели размножения выше у МАА, чем у MAO и тем более - у MR. Вклад самок-сеголеток в размножение, как наиболее эффективный путь к увеличению прироста оказался максимальным у МАА, ниже у других форм.

Итоговый условный показатель размножения за годы нарастания и пика численности оказался максимальным у МАА (5,344), был средним - у MAO (4,352) и минимальным - MR (3,575). Для MAO УПР удалось сравнить по фазам численности: он составил в год нарастания 5,32, пика - 3,51, а в годы депрессии численности - 3,3. Для расчёта аналогичных показателей по другим формам данных недостаточно. Отметим, что подобным образом рассчитанный УПР для МАА в Тульской области по данным Михайловой и др. [14] был, по сравнению с Черноземьем, ниже у МАА (4,962) и больше у MR (4,613), но, как и в Черноземье, больше у МАА, чем у MR.

Резорбция эмбрионов у полёвок Черноземья была невелика и составила: для MAO 0,9% эмбрионов (число эмбрионов 111) у 5,89% самок (число самок 17) в год нарастания, 2,68 (112) и 4,55% (22) соответственно в год пика и 4,55 (22) и 20%(5) - в год депрессии численности. Для МАА в год нарастания/пика погибло 0,25% эмбрионов (от 395) у 1,23% самок (81). Данные резорбции подтверждают, что год депрессии был наиболее неблагоприятным, а пика - оптимальным для полёвок. Как данные по резорбции, так по проценту размножающихся самок среди сеголеток, и по числу повторных выводков говорят о том, что авторегуляторные процессы в годы наблюдений значимо не угнетали процесс размножения.

Сравнение данных из разных точек ареалов показало, что средняя величина выводка у полёвок вида МА по сравнению с MR выше в Тверской и Тульской областях, а также в виварии ЗИН, где, скорее всего, содержались МАА из Ленинградской области. В Черноземье и в Подмоскovie размер выводка у MR больше, чем у МА. Число выводков за сезон у MR повышено в Тульской области по сравнению с Черноземьем и гораздо меньше, чем в Подмоскovie (если здесь не вмешались различия в методике расчёта числа выводков). Рассчитанный по этим данным УПР оказался максимальным у MR по сравнению с МА в виварии ЗИН и в Подмоскovie, а в Тульской области и Черноземье УПР выше у МА, чем у MR.

Итак, в южной части ареалов МА размножается более интенсивно, чем MR, на севере - MR размножается интенсивнее, чем МА. Можно полагать, что обыкновенная полёвка, в силу своей большей приуроченности к полям оказывается основным вредителем полевых культур. Она быстрее, чем MR, восстанавливает свою численность после депрессии за счёт более интенсивного размножения сеголеток, т.е. в большей мере ответственна за быстрый прирост численности группы (мышинные напасти). У MR численность, состав популяции более стабильны, а при размножении этот вид имеет в среднем более низкую продуктивность.

Питание

Мы просмотрели 39 желудков МАА из Липецкой обл. и 18- МАО из кордона Баркаловка Курской обл. Обе формы, как оказалось, питаются главным образом зеленью, которая обнаружена в 88,89% желудков у МАО и в 87,18% желудков у МАА. У МАО, кроме того, в 11,11% желудков обнаружена жёлто-зелёная масса (примесь цветов); в Липецкой обл. у МАА тот же корм найден в 10,26% желудков, а также семена - в 2,56% желудков. Таким образом, при большом сходстве спектров питания МАА чуточку более семенная, чем МАО, хотя этот вывод и требует подтверждения из-за недостатка материала. Опыты, проведённые с МАО и MR в Воронежском заповеднике [Рябина, Сапельников, 2005], показали несколько большую семенность у MR по сравнению с МАО. На большую семенность MR по сравнению с МАА указывают для Ленинградской области (Мокеева, Ченцова, 1981, цит. по: ОП, 1994) и Тверской обл. [Карасёва и др., 1994], хотя процент семенности в этих областях у обоих видов гораздо выше, чем в Черноземье и составляет в Ленинградской обл. для МАА 16% желудков с семенами, а для MR - 21%, в Тверской области соответственно 20 и 30%. Зелень встречается в желудках полёвок из северных частей ареала реже, чем в Черноземье: в Ленинградской - у МАА в 68%, у MR- в 30% желудков, тогда как в Тверской обл. соответственно в 79% и 57% желудков. В горах южной части ареала МАО (Армения, ОП, 1994) примерно в 90% желудков встречается зелень и в 8-15% - семена. Повышенную долю встреч желудков с семенами на севере можно объяснить тем, что в связи с более холодным климатом у зверьков увеличиваются энергозатраты, легче всего восполняемые при переходе на более калорийную пищу (семена).

Таким образом, наиболее семенная и наименее зеленоядна среди полёвок группы MR (процент желудков с зеленью 30-57), среднее положение занимает МАА (68-87,2) и максимально зеленоядна и минимально семенная МАО (88,9-91%). К северу зеленоядность полёвок падает, а семенность - возрастает.

В работе принимали участие аспирант ИПЭЭ РАН Андреева Т.А., зоологи к.б.н. Хляп Л.А., Зубчанинова Е.В., Рябова Т.Е., Василенко Л.Е., студенты ИВГУ Холстова А., Сивякова Т. и др. Всем им, также как и руководству заповедников, авторы выражают свою сердечную благодарность. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 05-04-48646.

Список литературы

1. Барановский П.М., Богомолов П.Л., Карасёва Е.В., Демидова Т.Н. Распространение восточноевропейской и обыкновенной полёвок / Синантропия грызунов. – М.,

1994. – С. 77-87.

2. Баскевич М.И., Сапельников С.Ф. О новых находках восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* в Воронежской области / Роль особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья в сохранении и изучении биоразнообразия лесостепи. – Воронеж, 2002. – С.12-16.

3. Баскевич М.И., Окулова Н.М., Сапельников С.Ф., Балакирев А.Е., Рябина С.Б., Малыгин В.М. Цитогенетическая и электрофоретическая дифференциация видов-двойников *Microtus arvalis* s.l. (Rodentia, Arvicolidae) в Воронежском заповеднике // Зоол. журн. – 2005. – Т. 84, вып. 10. – С. 1298-1309.

4. Баскевич М.И., Окулова Н.М., Балакирев А.Е., Потапов С.Г, Рябина С.Б., Малыгин В.М., Власов А.А., Сапельников С.Ф., Рябова Т.Е. К вопросу о генетической маркировке и распространении видов-двойников обыкновенной полевки *Microtus arvalis* s. l. (Rodentia, Arvicolidae) в Центральном Черноземье и Предкавказья / Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостеп. зоны. Матер. междунар. конф. – Курск, 2005. – С. 281-284.

5. Баскевич М.И., Потапов С.Г, Окулова Н.М., Власов А.А., Соколенко О.В., Опарин М.Л., Малыгин В.М., Хляп Л.А., Черепанова Е.В., Миронова Т.А., Авилова Е.А. Хромосомная и молекулярно-генетическая маркировка новых находок *Microtus arvalis* s. l. в Восточной Европе / Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. междунар. совещ. – М.: КМК, 2007. – С.41.

6. Баскевич М.И., Потапов С.Г, Окулова Н.М., Власов А.А., Соколенко О.В., Опарин М.Л., Миронова Т.А., Авилова Е.А. К распространению и изменчивости видов-двойников полевки *Microtus arvalis* s. l. (Rodentia, Arvicolidae) в Центральном Черноземье и Нижнем Поволжье по хромосомным и молекулярно-генетическим данным // Зоол. журн. – 2008 (в печати).

7. Быстракова Н.В., Ермаков О.А., Титов С.В. Хромосомный маршрут на Среднем Дону // Вестник всеросс. общ-ва генетиков и селекционеров. – 2003. – Т.9, вып. 1. – С. 67.

8. Карасёва Е.В., Степанова Н.В., Телицына А.Ю., Мерзликин И.Р., Посельская О.И. Экологические различия двух близких видов - обыкновенной и восточноевропейской полевки // Синантропия грызунов. – М., 1994. – С. 60-76.

9. Ковальская Ю.М., Аксёнова Т.Г., Шаповалов А.С. К распространению видов-двойников мышовок (р. *Sicista*) и серых полевков (р. *Microtus*) в Белгородской области (Rodentia, Mammalia) // Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. междунар. совещ. – М.: КМК, 2007. – С.205.

10. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1973. – 343 с.

11. Линдеман Г.В., Абатуров Б.Д., Быков А.В., Лопушков В.А. Динамика населения позвоночных животных Заволжской полупустыни. – М.: Наука, 2005. – 252 с.

12. Малыгин В.М. Систематика обыкновенных полевков. – М.: Наука, 1983. – 206 с.

13. Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.Л. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий. – СПб, 1996. Тр. ЗИН РАН. – Т.232. – 320 с.

14. Михайлова Т.В., Бернштейн А.Д., Балакирев А.Е., Апекина Н.С., Альбов С.А., Новохатка А.Д. Некоторые черты биологии полевков *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) и их взаимоотношения с хантавирусом Tula // Зоол. журн. – 2008 – Т.87, вып.2. (в печати).

15. Мясников Ю.А. Распространение и колебания численности грызунов, зайцеобразных и насекомоядных Тульской области // Фауна и экология грызунов. – М.: Изд-во МГУ, 1976. – Вып. 13. – С. 164-236.

16. Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 / Колл. монография. Отв. ред. Соколов В.Е., Башенина Н.В. – М.: Наука, 1994. – 432 с.

17. Окулова Н.М., Сапельников С.Ф., Баскевич М.И., Власов А.А., Майорова А.Д., Опарин М.Л., Егоров С.В., Недосекин В.Ю., Ушаков М.В. Сравнительные данные по видово-



му составу, численности и размещению мелких млекопитающих лесостепи Центрального Черноземья // Тр. Воронежского гос. заповедника. – 2007. – Вып. 25. – С. 45-68.

18. Потапов С.Г., Окулова Н.М., Баскевич М.И. Молекулярно-генетические исследования (RAPD-анализ) *Microtus arvalis* s.l. (Rodentia, Arvicolidae) на Русской равнине / Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики. Материалы междунар. конф. – М.: КМК, 2007. – С. 213-220.

19. Рябина С.Б., Сапельников С.Ф.К характеристике питания видов-двойников серых полёвок *Microtus arvalis* s.l. / Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостеп. зоны. Материалы междунар. конф. – Курск, 2005. – С. 345-348..

20. Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Полякова Л.В. Виды-двойники *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) на северо-востоке Московской области // Зоол. журн. – 1998. – Т. 77, вып. 1. – С. 95-100.

21. Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Суров А.В., Богомолов П.Л., Ковальская Ю.М., Опарин М.Л., Лебедев В.С., Рюриков Г.Б. Видовое разнообразие мелких млекопитающих природных и антропогенных ценозов степной зоны бассейна р. Дон и р. Волга / Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее, будущее. – Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2005. – С. 190-193.

22. Vystrakova N. The boundaries of allopatric chromosomal taxa in the South East of European Russia / Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. – М.: РАН, 2002. – С. 29-31.

COMPARATIVE ECOLOGY OF THREE FORMS *MICROTUS ARVALIS* SENSU LATO IN CENTRAL CHERNOZEMYE

**N.M.Okulova¹, S.F.Sapelnikov², M.I.Baskevich¹, O.P.Vlasova³,
A.D.Majorova⁴, S.V.Egorov⁴, T.A.Mironova¹, V.P.Sarichev⁵**

¹Institute of problems of ecology and evolution by A.N. Severtsov RAS, Moscow. ² Voronezh state biosphere reservation. Set. Krasnolesny, Voronezh Distr. ³ State Centralno-Tschernozjomny biosphere reservation, Set. Zapovedny, Kursk Distr. ⁴ Ivanovo state university, Ivanovo. ⁵ Reservation «Galitschja Gora», Set. Donskoje, Lipetsk Distr.

New data about ecology of three forms of voles are presented: *M. arvalis*, *cariomorphes M. a. arvalis*, *M. a. obscurus* and *M. rossiaemeridionalis* from Voronezh, Kursk and Lipetsk districts. These forms diversified one from other by number, place in population of small mammals, biotopes, breeding and nutrition.

Key words: voles, biotopes, number, structure of the population, reproduction, nutrition.