

# ИНВАЗИИ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЁВКИ

© 2019 Малыгин В.М.<sup>а, \*</sup>, Баскевич М.И.<sup>б, \*\*</sup>, Хляп Л.А.<sup>б, \*\*\*</sup>

<sup>а</sup> Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова. Москва 119092, Россия;

<sup>б</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия  
e-mail: \*vmalygin1@yandex.ru; \*\*mbaskevich@mail.ru; \*\*\*khlyap@mail.ru

Поступила в редакцию 12.08.2019. После доработки 26.10.2019. Принята к публикации 14.11.2019.

Представлен обзор собственных и литературных сведений по инвазиям видов-двойников *Microtus* группа «arvalis» (восточноевропейская, *M. rossiaemeridionalis*, обыкновенная, *M. arvalis* и алтайская, *M. obscurus* полёвки). Установлено два различающихся по продолжительности этапа инвазий, которые определили формирование современных ареалов этих полёвок и оказали влияние на эволюционные процессы. Первый этап связан с сельскохозяйственным освоением Евразии от раннего неолита до широкой распашки земель во второй половине XX в. Расширение ареала к северу вслед за вырубкой лесов для распашки и к югу как следствие орошения пахотных земель свойственно всем 3 видам-двойникам. Второй этап обусловлен расширением транспортной сети и ростом транспортных потоков в XX в. Он характерен для *M. rossiaemeridionalis*. Реконструированы природные и исторические причины формирования зоны контакта *M. arvalis* и *M. obscurus*. Даны оригинальные карты, демонстрирующие современное распространение полёвок группы «arvalis», природные и исторические факторы, повлиявшие на становление их ареалов.

**Ключевые слова:** *Microtus* группа «arvalis», виды-двойники, антропогенное влияние, распространение, пульсации ареалов, инвазии.

## Введение

Статья посвящена инвазиям обыкновенных полёвок из группы «arvalis»: восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1928), алтайской (*M. obscurus* Eversmann, 1841) и обыкновенной (*M. arvalis* Pallas, 1779), которые мы здесь рассматриваем в ранге видов (подробней вопросы номенклатуры изложены далее в разделе «Результаты»). Основные закономерности инвазий этих полёвок кратко были рассмотрены ранее [Бобров и др., 2008; Хляп, Варшавский, 2010], однако в этих публикациях уделено мало внимания ходу инвазионного процесса у разных представителей этого комплекса видов. Кроме того, появились новые сведения о находках кариотипированных особей всех трёх видов обыкновенных полёвок, что позволяет уточнить их современное распространение, в том числе в регионы инвазий.

Для млекопитающих один из признаков инвазии – относительно быстрое увеличение

ареала или появление вида далеко за пределами первичной (нативной) области распространения, что в большинстве случаев связано с антропогенными факторами: прямой преднамеренной или случайной интродукцией, или преобразованиями ландшафтов. Наиболее полные сведения об ареалах видов-двойников обыкновенных полёвок были даны в монографиях [Малыгин, 1983; Обыкновенная..., 1994; Мейер и др., 1996] и в атласе [Shenbrot, Krasnov, 2005]. При этом в двух последних сводках ареалы 46-хромосомных видов-двойников (алтайской и обыкновенной) объединены, а при составлении карт для атласа [Shenbrot, Krasnov, 2005] использованы не только цитогенетические и молекулярно-генетические маркеры, но и старые морфологические сведения, не подтверждённые результатами генетического анализа, что снижает значимость представленной информации.

Актуальность нового анализа связана также с недавним выходом книги о 100 самых опас-

ных инвазионных видах России [Самые..., 2018]. В число 10 видов млекопитающих из списка ТОП-100 входит полевая мышь – *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), инвазии которой, прежде всего, связаны с её агрофилией. По склонности к агрофилии обыкновенные полёвки сравнимы и даже превосходят полевых мышей [Тупикова и др., 2000; Неронов и др. 2001]. Среди млекопитающих агрофильные виды занимают второе место после синантропных по превышению инвазионной части ареала над нативной [Хляп, Варшавский, 2010]. Накопленные в последние десятилетия сведения по систематике, распространению и биологии полёвок группы «arvalis» позволяют по-новому осмыслить процессы инвазий этих грызунов.

Основная задача настоящего исследования – оценка тенденций и причин инвазий трёх видов-двойников группы «arvalis»: *M. rossiaemeridionalis*, *M. arvalis* и *M. obscurus*.

### Материал и методы исследования

С тех пор как были открыты 54- и 46-хромосомные виды-двойники обыкновенной полёвки и до сих пор самыми надёжными в диагностике видов этой группы остаются хромосомные признаки [Мейер, 1968; Мейер и др., 1996]. В дальнейшем для видовой дифференциации стали использовать имеющие некоторые ограничения электрофоретические признаки [Доброхотов, Малыгин, 1982; Жигарев и др., 2019], а также молекулярно-генетические [Потапов и др., 1999; Баскевич и др., 2009; Лавренченко и др., 2009; Булатова и др., 2010а; и др.]. Краниометрические маркеры оказались весьма изменчивыми. Они пригодны для диагностики видов-двойников только в пределах отдельных регионов, и были использованы лишь для нескольких популяций [Загороднюк, 1991; Окулова, Баскевич, 2007; Миронова, 2011].

Значительная часть проанализированного в статье материала собрана с участием авторов в разных регионах страны, преимущественно в европейской части России, на Кавказе и на юге Сибири. При этом идентификация видовой принадлежности обыкновенных полёвок

(около 1 тыс. особей) чаще выполнена путём кариотипирования по стандартной методике усилиями первых двух авторов. Препараты метафазных хромосом получали из клеток костного мозга по общепринятой методике [Ford, Hamerton, 1956], включающей инъекцию колхицина *in vivo*, нанесение клеточной суспензии на стёкла и воздушную сушку препаратов. Отдельные препараты исследовали с применением дифференциальной *Ag-NOR* [Howell, Black, 1980], *G-* [Seabright, 1971] и *C-* [Sumner, 1972] окрасок. Дополнительно некоторые выборки полёвок изучали с применением молекулярно-генетического анализа: RAPD PCR, секвенирование генов мт (*cyt b*) и/или ядерной (p53) ДНК, – по апробированным ранее методикам [Потапов и др., 1999, 2007; Лавренченко и др., 2009; Булатова и др., 2010а, 2013; Баскевич и др., 2012].

Географические координаты пунктов отлова определяли с помощью GPS-навигатора или считывали с географических карт. Представленные в статье карты оригинальны. Они подготовлены в программах MapInfo Professional 9.5.1 и ArcGIS. Во всех случаях, кроме одного специально оговоренного, показаны места находок полёвок из группы «arvalis», идентифицированных с помощью хромосомных и/или молекулярно-генетических маркеров, реже по электрофоретическим признакам. Используются как обобщённые ранее [Малыгин, 1983; Обыкновенная..., 1994; Мейер и др., 1996], так и новые сведения. На картах показаны те локалитеты, которые отражают основные закономерности размещения видов. Полный кадастр мест находок заслуживает отдельной публикации.

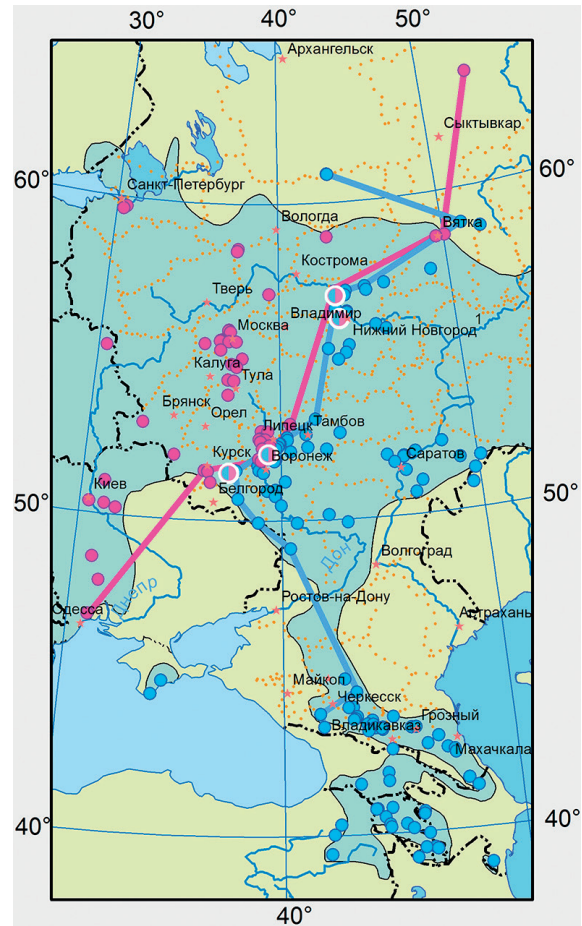
### Результаты и обсуждение

#### Вопросы современной номенклатуры.

В настоящее время обыкновенных полёвок рассматривают как группу «arvalis». Таксономическая структура этой группы многоуровневая и включает на одном уровне чётко обособленные виды (*M. arvalis* Pallas, 1779 *sensu lato*; *M. transcaspicus* Satunin, 1905; *M. illaeus* Thomas, 1912 (*syn. M. kirgisorum* Ognev, 1950); *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1928; *M.*

*kermanensis* Rougin, 1988), а на другом – виды на пути своего становления (аллоиды, полу-виды, кариоформы, виды *in statu nascendi*): *M. arvalis sensu stricto* и *M. obscurus* Eversmann, 1841, входящие в *M. arvalis sensu lato*, а также *M. mystacinus* Filippi, 1865, место которой в группе «arvalis» ещё предстоит определить.

Центральное место занимают 3 вида – восточноевропейская, *Microtus rossiaemeridionalis* (2n=54, NF=56; синонимы: *subarvalis*, *epiroticus*, *levis*), обыкновенная, *M. arvalis sensu stricto* (2n=46, NF=84) и алтайская, *M. obscurus* (2n=46, NF=72) полёвки. Различие двух последних признаётся систематиками в отечественных и зарубежных сводках [Павлинов, 2003; Musser, Carleton, 2005; Абрамсон, Лисовский, 2012; и др.], однако ранг этих различий (кариоформы *M. arvalis sensu lato*? полувиды? аллоиды? виды *in statu nascendi*?) неустойчив и требует дальнейших исследований. В настоящем сообщении мы рассматриваем их в ранге вида, но важно отметить, что филогенетическое родство алтайской и обыкновенной полёвок ближе, чем каждого из них



**Рис. 1.** Места находок идентифицированных особей *Microtus arvalis* и *M. obscurus* в регионе парапатрии.

Места находок *M. arvalis* – красные круги, *M. obscurus* – синие, гибридных особей (*M. arvalis* × *M. obscurus*) – двухцветные. Красной линией соединены самые восточные из мест находок *M. arvalis*, синей – самые западные из мест находок *M. obscurus*. Фоновым бирюзовым цветом дан ареал обоих 46-хромосомных видов-двойников (*M. arvalis* s.l.) [по Shenbrot, Krasnov, 2005].

Места находок *M. arvalis* по: Республика Коми – [Башлыкова, Королёв, 2014]; Ленинградская, Вологодская, Костромская, Кировская, Ярославская и Тульская области [Малыгин, 1983]; Нижегородская – [Баскевич и др., 2016]; Владимирская – [Golenischev et al., 2001]; Московская – [Малыгин, 1983; Баскевич и др., 2009]; Брянская – [Баскевич, 1996]; Тамбовская – [Ковальская и др., 2007]; Липецкая – [Быстракова, 2003; Окулова и др., 2010; Баскевич и др., 2010, 2012]; Воронежская – [Окулова и др., 2010; Баскевич и др., 2010, 2012] и Курская – [Малыгин, 1983; Баскевич и др., 2010, 2012] области; Беларусь – [Манохина, 1981]; Украина – [Гайченко, Малыгин, 1975; Гайченко, 1977]. *M. obscurus* по: Архангельская – [Булатова, Емельянова, 2018]; Свердловская – [Маркова и др., 2010, 2013]; Кировская – [Малыгин, 1983; Быстракова, 2003; Ялковская и др., 2012]; Пермская – [Малыгин, 1983]; Нижегородская – [Воронцов и др., 1984; Мейер и др., 1997; Быстракова, 2003; Баскевич и др., 2016]; Владимирская – [Golenischev et al., 2001; и др.] области; Башкирия – [Лапшов, 1976]; Тамбовская – [Быстракова, 2003; Булатова и др., 2007; Ковальская и др., 2007; Баскевич и др., 2009, 2012; Окулова и др., 2010]; Липецкая – [Окулова и др., 2010; Баскевич и др., 2005, 2009, 2012]; Саратовская – [Белянин и др., 1973; Баскевич и др., 1999, 2005, 2008, 2012; Богомолов и др., 2005]; Воронежская – [Баскевич и др., 2005, 2009, 2012; Быстракова и др., 2003; Богомолов и др., 2005; Окулова и др., 2010]; Курская – [Баскевич и др., 2012]; Белгородская – [Ковальская и др., 2007]; Волгоградская – [Богомолов и др., 2005]; Ростовская – [Малыгин, 1983] области; Крым – [Гайченко, Малыгин, 1975; Малыгин, 1983]; Ставропольский край – [Дзуев, Малкаров, 1976; Баскевич, 1996]; Казахстан – [Тихонов и др., 1996]; Карачаево-Черкессия – [Дзуев, Малкаров, 1976; Малыгин, 1983]; Кабардино-Балкария – [Малыгин, 1983; Баскевич, 1996; наши неопубликованные данные]; Северная Осетия – [Баскевич, 1996]; Чечня – [Дзуев, Малкаров, 1976; Малыгин, 1983]; Дагестан – [Дзуев, Малкаров, 1976; Кулиев, 1979; Пантелеев, Рожанская, 1980; Малыгин, 1983]; Грузия – [Кулиев, 1979; Баскевич, 1996; Волобуев, Раджабли, устное сообщение]; Армения – [Kral, Lyapunova, 1975; Дзуев, Малкаров, 1976; Малыгин, 1983]; Азербайджан – [Kral, Lyapunova, 1975; Кулиев, 1979].

Административные границы областей и краёв и их столицы показаны светло-коричневыми точками и звёздочками (соответственно).

и восточноевропейской полёвки. Кроме того, кариотип *M. obscurus* (NF=72) более архаичен, чем *M. arvalis* s. str. (NF=84) [Малыгин, 1983]. По маркерам ДНК исследовано более 20 европейских популяций *M. arvalis* s. str., и они чётко отличаются от *M. obscurus* [Потапов и др., 1999; Tougard et al., 2013]. Ареалы этих видов почти не перекрываются, и в сформировавшейся протяжённой зоне контакта наблюдается интрогрессия хромосомных и генных (митохондриальных и ядерных) маркеров (рис. 1, подробнее ниже).

Следует пояснить номенклатуру восточноевропейской полёвки. Она была подробно изложена ранее [Малыгин, 1983; Малыгин, Яценко, 1986], однако новые предложения о переименовании этого вида заставляют вернуться к этому вопросу. Мазинг [Masing, 1999] на основании морфологического исследования 4 экземпляров из типовой коллекции Британского музея Естественной истории делает вывод, что таксон *Microtus arvalis levis* Miller, 1908 принадлежит к восточноевропейской полёвке. На наш взгляд, его доводы весьма неубедительны. Во-первых, из 8 краниальных признаков только 3 оказались сходными с таковыми у восточноевропейской полёвки. Однако эти признаки изменчивы и поэтому не пригодны для точной диагностики видов-двойников [Малыгин, Пантелейчук, 1996]. Кроме того, типовой экземпляр *Microtus arvalis levis* отловлен на юге Закарпатья, где восточноевропейскую полёвку никто не обнаруживал, но в этом регионе – в окрестностях г. Брашов (Румыния) – находили 46-хромосомную обыкновенную полёвку [Raicu et al., 1969; см. пояснения Малыгин, Яценко, 1986].

Другая замена латинского названия восточноевропейской полёвки: на «*mystacinus*» – была предложена А. Махмауди с соавторами на основании кариологического [Mahmoudi et al., 2014] и молекулярно-генетического [Mahmoudi et al., 2017] исследований. Однако выводы авторов этих статей не совсем соответствуют полученным ими результатам. На наш взгляд [Malygin, 2018], полёвки, названные «*mystacinus*», принадлежат к новому виду, а не к *M. rossiaemeridionalis*, так как у них другой

кариотип (см. размещённый в этих статьях рисунок и описание X- и Y-хромосом). Кроме того, это описание не совпадает с ранее опубликованными кариологическими сведениями о других восточноевропейских полёвках из Ирана [Mohammadi et al., 2013]. Дендрограмма генетического сходства по молекулярно-генетическому маркеру (cyt *b* митохондриальной ДНК) [Mahmoudi et al., 2017] также указывает на обособленность полёвок, обнаруженных А. Махмауди с соавторами [Mahmoudi et al., 2014, 2017], от *M. rossiaemeridionalis* [Malygin, 2018]. К такому же выводу пришел Ф. Голенищев с коллегами [Golenishchev et al., 2019].

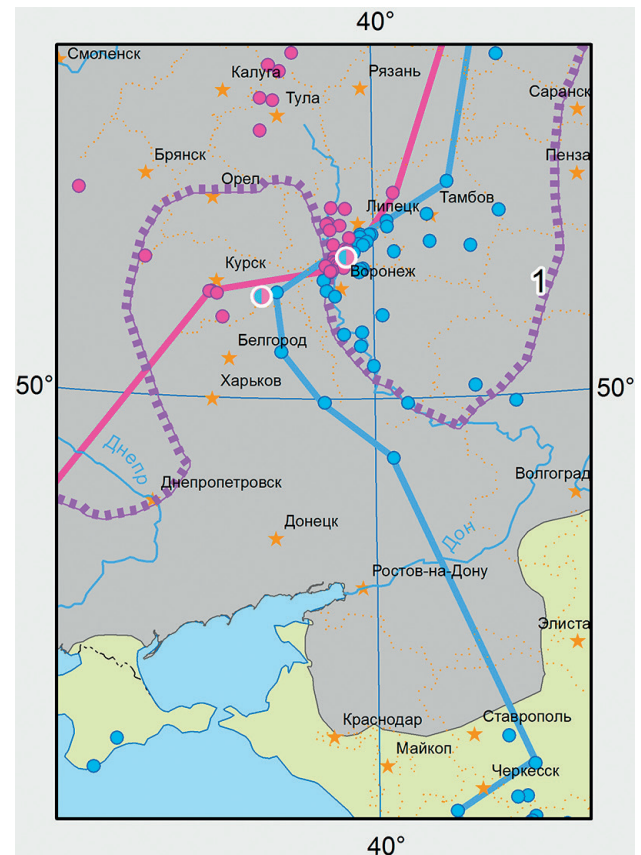
**Первые этапы становления видов полёвок группы «arvalis» и формирования их ареалов.** Считается, что предковые формы обыкновенных полёвок сформировались в лугах лесостепей и северных степей Евразии примерно 1.5 млн – 500 тыс. лет назад [Малыгин, 1983, 2009]. В ледниковые эпохи они отступали к югу и развивались в рефугиумах, преимущественно в предгорьях и межгорных котловинах юга Европы, Кавказа и Малой Азии [Kratochvil, 1959; Малыгин, 1983, 2009]. В этих рефугиумах и произошло, на наш взгляд, расхождение цитогенетических признаков и становление современных видов. Расцвет их формирования пришёлся на межледниковое время второй половины среднего плейстоцена, 420–370 тыс. лет назад [Малыгин, 1983, 2009; Markova, Puzachenko, 2018a]. Вероятно, в этот период восточноевропейская полёвка проникает из Иранского нагорья и Закавказья через Малую Азию и Балканы на равнины восточной Европы.

После отступления обширных ледников среднего плейстоцена (Донское и Днепровское оледенения), полёвки начали заселять луга в долинах рек средней и северной Европы, а также Предуралье [Малыгин, 1983, 2009]. В Микулинское межледниковье (начало верхнего плейстоцена, 130–115 тыс. лет назад) алтайские полёвки входили в группу многочисленных видов в луговых и степных сообществах Крыма, а обыкновенные полёвки как содоминанты отмечены на юге Центральной Европы (Венгрия, Болгария, Румыния) и в

Германии, ископаемые останки найдены также на территории современных Великобритании, Испании, Франции, Монако, Польши, Украины, России (Предуралье и Нижняя Волга) [Markova, Puzachenko, 2018b]. Заметим, что хотя А. Маркова и А. Пузаченко [Markova, Puzachenko, 2018b] указывают в своей публикации конкретные виды из группы «arvalis», но данных о генетических исследованиях ископаемых останков этих видов нет. Вероятно, полёвки из Крыма названы *Microtus obscurus*, так как до конца 1960-х гг. они здесь были единственным видом из группы «arvalis», занимая в XX в. ведущее положение в биоценозах предгорно-лесной части полуострова [Товпинец, 1996; Товпинец, Евстафьев, 2010]. В пользу архаичного происхождения полёвок *M. obscurus* в Крыму свидетельствуют исследования современных полёвок этого вида по объединённым последовательностям двух маркеров мтДНК цитохрома *b* (1143 пн) и фрагмента контрольного региона митохондриальной ДНК (800 пн), которые показали, что крымские полёвки отличаются от других полёвок Сино-Русской клады и образуют отдельную субкладу [Tougaard et al., 2013; Сибиряков и др., 2018]. Диагностика видовой принадлежности обыкновенных полёвок из других регионов, упомянутых в статье А. Марковой и А. Пузаченко [2018b], вызывает сомнения, и, видимо, все эти находки корректней относить к комплексу видов «arvalis», не придавая им видового ранга. Однако можно предположить, что останки полёвок из Великобритании, Франции, Монако и Германии принадлежали *M. arvalis* str., из дельты Дуная в Румынии и с юга Болгарии – *M. rossiaemeridionalis*, из Нижней Волги – *M. obscurus*. Отметим, что на Среднем Урале обитали алтайская и восточноевропейская полёвки, что подтверждено результатами палеогенетического и морфологического изучения среднеголоценовых (около 7.38 тыс. лет назад) остатков черепов полёвок из местонахождений Бойни (Boiny) и Стариково (Starikovo) [Markova et al., 2012].

Это согласуется с предложенным сценарием [Малыгин, 2009] последовательности и направлений заселения равнин Европы и юга

Сибири полёвками группы «arvalis». Первой в луга на юге Восточной Европы проникает *M. rossiaemeridionalis*. Вслед за ней после отступления Днепровского ледника на свободные территории из восточных рефугиумов (южно-уральского и кавказского) в луговые биотопы проникает алтайская полёвка, а из западных рефугиумов (предгорья Альп, Балканы, Карпаты) – обыкновенная полёвка. Эти события, на наш взгляд, отражаются в современном распространении этих видов в междуречье Дона и Днепра. Между двумя «языками» Донского и Днепровского оледенений ныне обнаруживают в основном только восточноевропейскую полёвку, западнее она симпатрична с *M. arvalis*, а восточнее – с *M. obscurus* (рис. 2).



**Рис. 2.** Распространение *Microtus arvalis*, *M. obscurus* и *M. rossiaemeridionalis* в Днепровско-Донском и прилегающих регионах. 1 – Граница максимального распространения на юг Донского и Днепровского оледенений. Красная линия – восточная граница распространения *M. arvalis*, синяя – западная *M. obscurus*. Фоновым серым цветом – область распространения *M. rossiaemeridionalis*.

Другие обозначения так же, как на рис. 1.

По современному распространению *M. arvalis* характеризуется как европейский вид, а *M. obscurus* и *M. rossiaemeridionalis* как евразийские. Основная часть ареалов этих 3 видов лежит в пределах 40° – 60° с. ш. и 18° – 60° в. д. На этой огромной территории восточноевропейская полёвка симпатрична с 46-хромосомными полёвками, а *M. arvalis* и *M. obscurus* аллопатричны.

**Сельскохозяйственное освоение земель и инвазионный процесс полёвок группы «arvalis».** Собственно инвазионный процесс – ускоренное расселение далеко за пределы нативного ареала – у полёвок группы «arvalis» повсеместно связан с антропогенными факторами, прежде всего с сельскохозяйственным освоением земель человеком, начало которого можно датировать ранним неолитом (10 тыс. лет назад).

С античных времён территории, занятые сейчас обыкновенными полёвками (s. l.), активно осваивались и преобразовывались человеком: распахивались степные участки, вырубались массивы широколиственных и смешанных лесов. Это сказалось на формировании обширных современных ареалов полёвок группы «arvalis».

Будучи мезофильными видами, эти полёвки изначально обитали во второстепенных по площади луговых участках лесостепей и северных степей, нередко расположенных вдоль рек и озёр. Территория, занимаемая обыкновенными полёвками (s. l.), была вкраплена среди лесов с чуть более плотным «кружевом» в лесостепях. Среди хвойных лесов подходящих местообитаний было крайне мало: мелкие разрозненные участки приречных и приручьевых лугов и олуговевшие гари. В степях эти грызуны придерживались второстепенных по площади долинных мезофитных биотопов. Следовательно, в доагрикультурное время практически весь ареал полёвок группы «arvalis» представлял собой редкое «кружево», и поселения этого вида нигде не занимали фоновых биотопов [Тупикова и др., 2000; Бобров и др., 2008].

Агроценозы стали для обыкновенных полёвок (s. l.) новым местообитанием, более

благоприятным, чем исконные местообитания. На полях полёвки группы «arvalis» достигали более высоких показателей численности [Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001], а площадь пригодных местообитаний росла по мере увеличения площади пахотных земель.

Распашка Восточной Европы начиналась с безлесных территорий со средним увлажнением и плодородными почвами – разнотравно-злаковых степей и безлесных участков в лесостепях и лесах (ополье). С нехваткой земель и освоением северных территорий начинается вырубка и выжигание лесов с последующей распашкой (подсечно-огневое земледелие): сначала в лесостепях, позже в широколиственных, смешанных и хвойных (таёжных) лесах. В XI–XII в. идёт активное освоение с преобладанием двупольной системы земледелия бассейнов Оки и верхней Волги. К концу XIV в. в Северо-Восточной Руси ещё сохраняется практика подсек, но широко распространяется и трёхпольная система земледелия, которая становится господствующей во второй четверти XV в. [Кочин, 1960]. Площадь возделываемых земель при этом неизбежно расширяется. Заселение полей полёвками в этот период приводило к их массовому размножению, и в летописях сохранились записи об огромном вреде, причинённом «мышьями» на полях России в 1309 и 1479 гг. [Формозов, 1937].

Ко второй половине XIX в. лесостепи были сплошь распаханы, и агроценозы здесь почти полностью сменили естественные ландшафты [Бережной и др., 2000]. На рубеже XIX и XX вв. в центральной части Европейской России все пригодные для земледелия угодья были сельскохозяйственно освоены, и лишь на севере (Вологодская и юг Архангельской областей) и на юго-востоке (от Запорожья к нижнему Дону и Волгограду и далее на северо-восток по регионам Заволжья до Самарской губернии включительно) отмечено наибольшее приращение площади пахотных земель, которое в этих регионах составило в 1912 г. более 140% от площади пашен в 1987 г. [Ракитников, 1970]. Глубокое проникновение обыкновенных полёвок (s. l.) в тайгу шло не

только по агроценозам, но и по другим антропогенно нарушенным биотопам, так как леса оказались фрагментированы сформировавшейся сетью сельских поселений с мозаикой полей, а также сильно прорежены и осветлены рубками, пастьбой, сенокошением, прокладкой различных коммуникаций.

Сухостепные территории начали распаивать с появлением технологий орошения земель. На юг обыкновенные полёвки (*s. l.*), кроме полей проникают по сопровождающим их лесополосам и оросительным системам. Благодаря последним они широко распространились в агроценозах на месте северных сухих и опустыненных степей, в частности в Прикаспии из Ильменно-Придельтового района расселились на запад и стали обычными на орошаемых участках Чёрных земель.

В каждом регионе рост площади пахотных земель шёл от более плодородных участков к менее плодородным, как это описано, например, для Мещёры [Матасов, 2018]. Расширение площади пахотных земель было также связано с ростом численности населения и системой землепользования. Так, с переходом на трёхпольную систему земледелия стали распахивать большие площади, чем это требовалось при ранней двупольной системе, так как одну часть оставляли под пар. Во второй половине XX в. – с развитием плановой экономики и технологий, площади пахотных земель во многих регионах страны были настолько велики, что превышали невозделываемые земли. В таких регионах биотопы, благоприятные для обыкновенных полёвок (*s. l.*), преобладают над другими, а учитывая высокий уровень их численности в агроценозах, можно говорить о ведущем значении этих грызунов на огромных пространствах, занятых пахотными землями.

Полёвки группы «arvalis» достигают наибольшей численности на полях, а не в природных биотопах, поселяясь на пахотных землях круглогодично и практически в любой части своего ареала. На полях у них чаще, чем у каких-либо иных грызунов, наблюдаются вспышки массового размножения. Их доля в населении грызунов агроценозов различна в разных географических условиях. В полях от

северной (в Восточной Европе) или от южной (в Западной Сибири) тайги до лесостепей включительно доминируют только полёвки группы «arvalis», а в полях на месте богатырно- и разнотравно- и разнотравно-дерновиннозлаковых степей от западных границ России до Иртыша в число доминантов входят и другие виды грызунов [Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001].

Следовательно, распашка земель привела к коренному изменению распространения обыкновенных полёвок (*s. l.*). Они глубоко проникли в таёжную и степную зоны по полям и другим антропогенно нарушенным биотопам. С увеличением пахотных площадей полёвки стали не только обитателями фоновых биотопов (полей), но и доминирующими видами позвоночных в них. Уплотнение «кружева» ареала сопровождалось ростом численности популяций, благодаря чему общее число обыкновенных полёвок (*s. l.*) в экосистемах, возросло на 2–3 порядка [Неронов и др., 2001; Хляп, Варшавский, 2010].

Процесс инвазий полёвок группы «arvalis» по пахотным землям достиг максимума к концу существования СССР, поскольку позже площади пахотных земель заметно сократились. Кроме того, с 1980-х гг. в России, а в Западной Европе ещё раньше, практикуются новые технологии уборки зерновых и сенокошения. До этого не одно столетие скошенные травы и оставшуюся солому (а сначала и сжатые колосья с зерном) складировали на лугах и полях сначала в небольших копнах и стогах (колосья – в снопах), а позже в больших скирдах или омётах, которые достигали 25 м в длину и 7 м в высоту. Полёвки и другие грызуны скапливались в них, нередко размножались и оставались до полной разборки, иногда до весны, за счёт чего общая численность популяции быстро нарастала [Кулик, 1951; Кучерук, Рубина, 1953, Охотский и др., 1981; и др.]. Восточноевропейские полёвки более охотно поселялись в стогах и омётах, чем 46-хромосомные [Малыгин, Рябов, 2013]. В настоящее время, как в России, так и за рубежом солому и траву спрессовывают и скатывают в тугие рулоны, которые мало пригодны для заселения

полёвками. Это, на наш взгляд, служит одной из причин сокращения численности каждого из видов-двойников полёвок группы «arvalis» в различных частях их обширных ареалов. Например, в Воронежской обл., где эти грызуны многочисленны, в период с 1958 по 1992 г. численность мелких млекопитающих в скирдах и омётах была в среднем выше, чем в лугово-полевых местообитаниях, и варьировала вокруг относительно стабильного уровня, но с 1992 по 2014 г. она начала падать, и её средний уровень оказался ниже, чем на лугах и полях [Транквилевский, Квасов, 2018].

Относительно быстрое появление огромных площадей новых местообитаний, благоприятных для полёвок группы «arvalis», отразилось на ходе эволюционных процессов видов-двойников, на формировании ареала каждого вида и зон их симпатрии и парапатрии, о чём будет сказано ниже.

**Инвазии 46-хромосомных видов-двойников: *M. arvalis* – обыкновенной и *M. obscurus* – алтайской полёвок.** Вслед за сведением лесов под распашку, для строительства дорог, линий электропередач, посёлков проникают в таёжную зону оба вида 46-хромосомных полёвок. Самое северо-восточное место обнаружения кариологически идентифицированных особей *M. arvalis* s. str. находится в центральной части республики Коми в излучине р. Ухта (окрестности пос. Водный Ухтинского р-на, 63.5° с. ш., 53.4° в. д.), то есть на 300 км севернее крайних находок вида в этом регионе. Две полёвки были отловлены на пойменном злаково-бобово-разнотравном лугу. Предполагаемый вектор инвазии – непреднамеренный завоз автомобильным транспортом [Башлыкова, Королёв, 2014].

Полёвки *M. obscurus* обнаружены на севере Уральских гор (Свердловская обл.) на сенокосном лугу правого берега р. Ивдель и в посёлках Черёмухово, и Сосьва [Маркова и др., 2010, 2013]. Эти находки приурочены к северной тайге, где алтайские полёвки встречаются в азональных биотопах антропогенного происхождения, многие из которых подвергались распашке [Маркова и др., 2013]. Этими же причинами можно объяснить находки особей

*M. obscurus* в Предуралье – на территории Вятско-Камского края – Белохолуницкий и Омутнинский районы Кировской обл. [Ялковская и др., 2012] – и самую северо-западную находку этого вида в средней тайге в двух пунктах Устьянского р-на Архангельской обл. [Булатова и др., 2010б; Булатова, Емельянова, 2018] (рис. 1).

На юго-восток в засушливые районы степей и полупустынь Прикаспийской низменности *M. obscurus* смогли проникнуть только после мелиоративных работ и распашки земель в бассейне низовий р. Волги и на Предуральском плато. Заселила эти районы и восточноевропейская полёвка. Однако в пустынных районах полёвки *M. obscurus* не обнаружены [Ковальская, 1994; Тихонов и др., 1996].

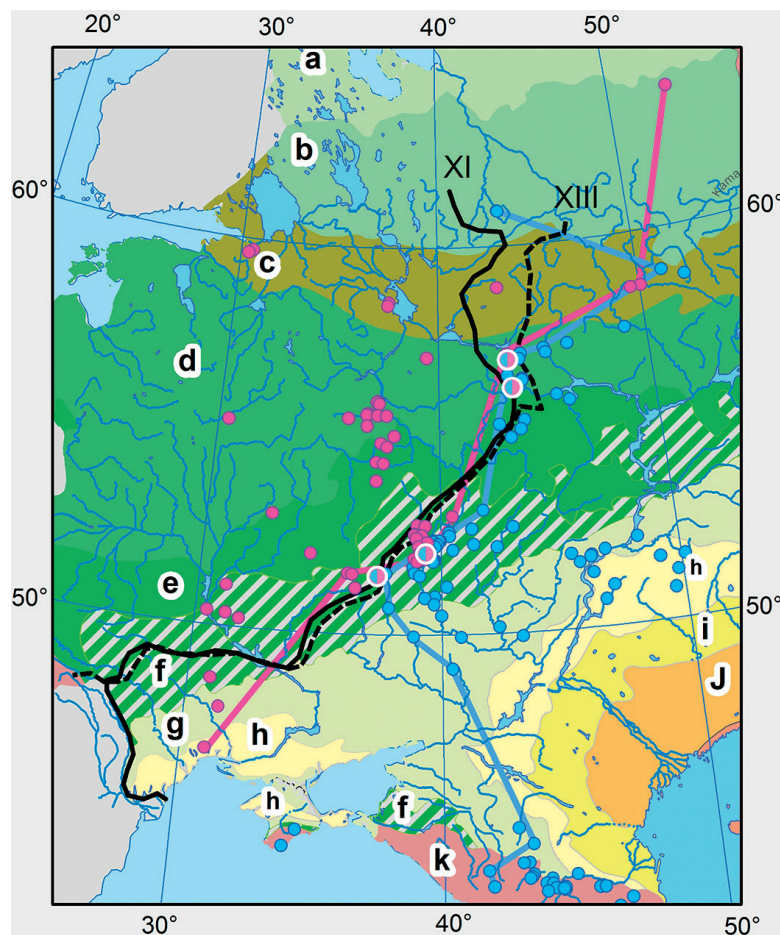
Интерес представляет также формирование зоны парапатрии 46-хромосомных видов-двойников. Она простирается от северной тайги на северо-западе Европы до севера разнотравно-дерновиннозлаковых степей [Kral et al., 1980; Малыгин, 1983, Мейер и др., 1997] (рис. 1, 3). Размещение восточной границы распространения *M. arvalis* и западной *M. obscurus* на протяжении последних десятилетий многократно уточнялось. Первоначально самые западные находки *M. obscurus* были отмечены в Крыму, в междуречье Северского Донца и Дона, в Саратовской, Пензенской, Нижегородской и Пермской областях, тогда как продвижение *M. arvalis* к востоку было показано для Приднепровья, Курской, Орловской, Московской, Владимирской, Ярославской, Костромской и Вятской областей [Малыгин, 1983, Мейер и др., 1997]. Дальнейшие исследования позволили сократить расстояние между изученными границами распространения этих видов в Восточной Европе [Быстракова, 2003; Баскевич и др., 2005, 2009, 2012, 2018; Булатова и др., 2010 а, б; Окулова и др., 2010], а на территории Центрального Черноземья (Курская и Липецкая обл.) [Баскевич и др., 2012] и Верхнего Поволжья (Владимирская, Нижегородская обл.) [Golenischev et al., 2001; Лавренченко и др., 2009; Булатова и др., 2010 а,б; Миронова и др., 2016, 2017; Баскевич и др., 2016; Черепанова и др., 2019] обнаружено



соприкосновение границ и гибридизация этих полевков. В Центральном Черноземье гибридные особи были найдены в Усманском р-не Липецкой обл. и Мантуровском р-не Курской обл. [Баскевич и др., 2012], а в Нечернозёмной зоне Верхнего Поволжья в Ковровском р-не Владимирской и Сокольском р-не Нижегородской областей [Golenishev et al., 2001; Лавренченко и др., 2009; Булатова и др., 2010 а, б; Миронова и др., 2016; Баскевич и др., 2016; Черепанова и др., 2019]. Особенности гибридных зон между 46-хромосомными видами (кариоформами) в Центральном Черноземье и Верхнем Поволжье различаются. Главные отличия проявляются в ширине обнаруженных

гибридных зон: узкой в Черноземье и широкой в Нечернозёмной полосе, что, прежде всего, связано с природными условиями (лесостепь и подтаёжные леса, соответственно), с разной степенью фрагментации пахотных земель и рядом исторических особенностей освоения этих регионов [Мун, 2018, Трапезникова, 2018].

Важная роль в сближении ареалов 46-хромосомных видов-двойников, в возникновении их контактов и гибридизации принадлежит их инвазиям на пахотные земли. Так, в серии работ, выполненных на идентифицированном материале обыкновенных полевков из разных регионов вдоль зоны парapatрии, показано



**Рис. 3.** Природные и исторические факторы формирования зоны парapatрии 46-хромосомных полевков: *Microtus arvalis* и *M. obscurus*

Красная линия – восточная граница распространения *M. arvalis*, синяя – западная *M. obscurus*.

Чёрные линии – южные и юго-восточные границы Древней Руси в начале XI (сплошная линия) и в первой четверти XIII (пунктирная) веков [по: Николаев, 2003а; б].

Цветом – подзоны растительности [по: Огуреева и др., 1999]: а – северная тайга; б – средняя тайга; с – южная тайга; д – подтайга; е – широколиственные леса; ф – лесостепь; г – северные степи; h – сухие степи; и – опустыненные степи; j – северные пустыни; k – растительность гор.

Другие обозначения так же, как на рис. 1.

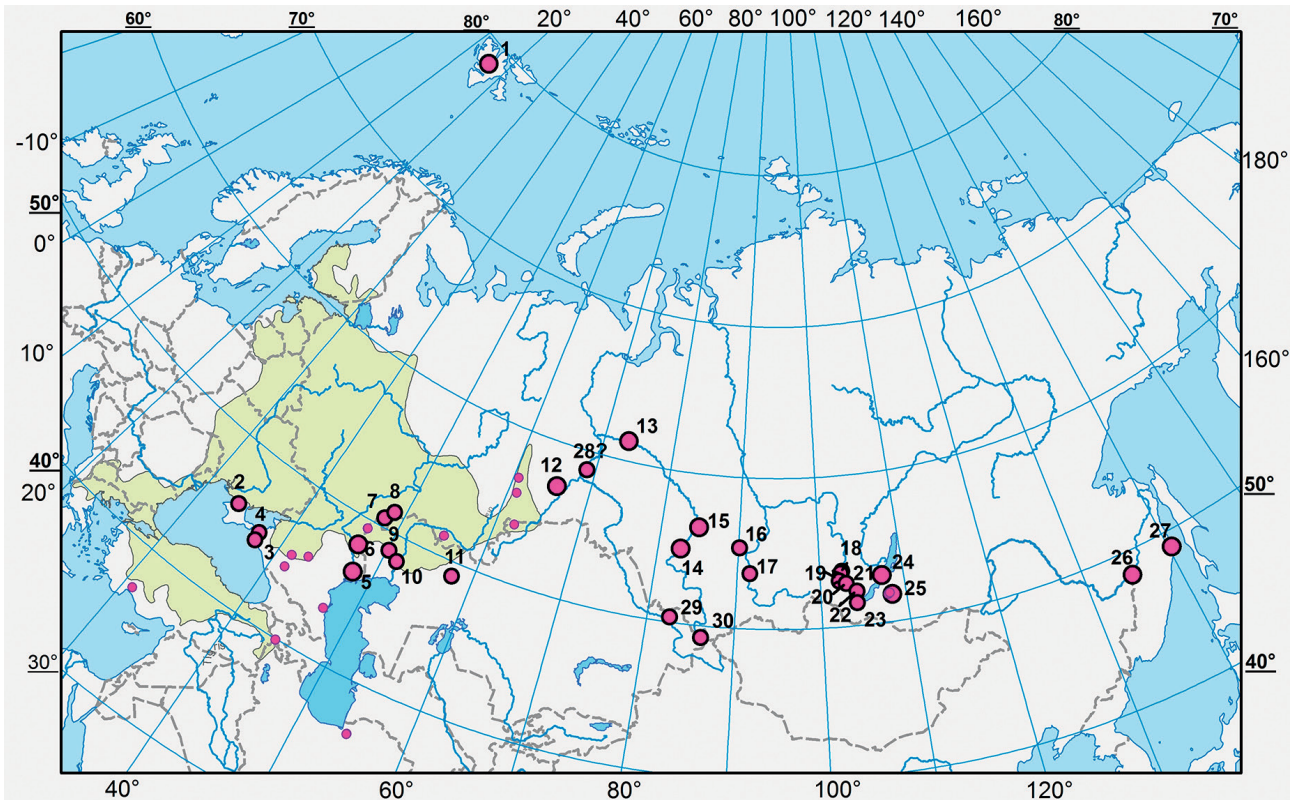
предпочтительное обитание как *M. arvalis*, так и *M. obscurus* в антропогенно трансформированных биотопах: на полях и залежах [Карасёва и др., 1994; Тихонов и др., 1998, 2005; Михайлова и др., 2008; Окулова и др., 2008], хотя исконными стациями этих видов являются открытые луговые биотопы.

Становление земледелия связано с плодородными почвами [Найдёнов, Цаценко, 2012], но в Восточной Европе большая часть степных плодородных земель не могла быть освоена в первую очередь. Народы, занимающиеся земледелием, заселяли здесь к концу IX в. территории от Приднестровья к среднему течению Днепра (Киев), и выходу в Балтийское море (Полоцк, Новгород, Ладога) и постепенно осваивали земли к северу и северо-востоку. А южнее, в низовьях Днепра и Дона, а также на обширных территориях Среднего и Нижнего Поволжья долгое время обитали преимущественно кочевники и скотоводы (например, в разные века и в разных частях этого региона: хазары, печенеги, половцы, мордва, волжские булгары, золотоордынцы и др.). Эта граница немного флуктуировала и, например, в первой половине XIII в. проходила от среднего течения Днепра по междуречью рек Псёл и Ворскла до их верхнего течения, к верховьям рек Сейм и Оскол, немного восточнее городов Елец, Муром, Нижний Новгород и далее на север восточней р. Унжа к г. Устюг [Николаев, 2003б] (рис. 3). Итак, от лесостепных регионов на юге она шла на северо-восток до средней тайги. Вдоль этой линии, а не в широтном направлении, в котором простираются плодородные земли, формируются важнейшие области земледелия Руси для выращивания хлеба на продажу. Расположение важнейших областей земледелия в этих районах сохранялось ещё в XVII в., хотя Российское государство расширилось к этому времени на восток к средневожским чернозёмам.

Как видно из рис. 3, примерно вдоль описанной выше границы проходит и зона парапатрии 46-хромосомных полёвок. На наш взгляд, её основное размещение обуславливается историческими событиями XI–XVII вв. Оно связано с относительно быстрым распростра-

нением и увеличением численности обыкновенных полёвок (*s. str.*) по пахотным землям от среднего Приднепровья к северо-востоку вдоль описанных выше границ Российского государства. Дальнейший сценарий формирования зоны парапатрии, на наш взгляд, таков. Сельскохозяйственное освоение Поволжья после падения Золотой Орды и последующего расширения Руси на восток, видимо, шло, преимущественно со стороны Волги как транспортной артерии. Пахотные земли Поволжья могли заселяться алтайскими полёвками, обитавшими в доагрикультурное время в луговых стациях (вероятней всего, этот вид находили в Нижнем Поволжье и в Предуралье ещё в Микулинское межледниковье – см. выше). Процесс смыкания пахотных земель близ бывшей границы Руси и формирование зоны парапатрии шли в течение нескольких последующих столетий, вплоть до периода максимальной распашки, который пришёлся на вторую половину XX в.

Отметим, что при снижении антропогенной нагрузки (зарастание древесно-кустарниковой растительностью залежей и лугов) на территории, где в предшествующие годы были обнаружены гибридные особи 46-хромосомных видов-двойников, видовой состав обыкновенных полёвок смещался в сторону доминирования *M. rossiaemeridionalis*. В частности, такая картина наблюдалась на территории Центрального Черноземья, где в 2007 г. была обнаружена гибридизация между 46-хромосомными видами обыкновенных полёвок (отловы производили на открытых участках: полях, залежах, лугах), а в 2013 г. на тех же, но биотопически изменённых участках (они частично поросли кустарником) или соседних (примыкающие к лесу увлажнённые территории у р. Воронеж) гибриды между *M. arvalis* и *M. obscurus* не найдены, а отмечено доминирование *M. rossiaemeridionalis* [Баскевич и др., 2014]. Аналогичная ситуация прослеживалась и для северного участка гибридной зоны, обнаруженного в Верхнем Поволжье [Голенищев Ф.Н., устное сообщение]. Следовательно, в полосе парапатрии 46-хромосомных форм *M. arvalis* s. l. происходят пульсации границ



**Рис. 4.** Современный ареал восточноевропейской полёвки – *M. rossiaemeridionalis*.

Основная часть ареала (нативная и расселение до XX в.) дана по Shenbrot, Krasnov [2005] с изменениями.

Крупные точки – места инвазий в XX в. по: 1 – [Большаков, Шубникова, 1988; и др.]; 2 – [Товпинец, 1996; Сибиряков и др., 2018]; 3 – [Баскевич и др., 2007]; 4 – [Балакирев и др., 2017]; 5 – [Малыгин, 1983]; 6 – [Богомолов и др., 2005], 7–11 – [Ковальская, 1994, Тихонов и др., 1996]; 12 – [Гашев, 1988]; 13 – [Маркова и др., 2014]; 14 – [Якименко, Крюков, 1997]; 15 – [Ильинских и др., 2010]; 16 – [Демидович, Липин, 1997]; 17 – [Ковальская, Малыгин, 1985]; 18–23 – [Мейер и др., 1996; Демидович, Липин, 1997]; 24 – [Pavlova, Tchabovsky, 2011]; 25 – [Моролдоев и др., 2017; Моролдоев, 2019]; 26 – [Markova et al., 2019]; 27 – [Картавцева и др., 2011]; 28? (нет точной идентификации вида) – [Кислый и др., 2015]; 29, 30 – [Holicova et al., 2018].

Мелкие точки – места находок в краевых частях ареала (возможно, натурализация до XX в.) (Ставропольский край – [Малыгин, 1983; Баскевич, 1996]; Краснодарский край – [Окулова и др., 2005]; другие регионы России и Армения – [Малыгин, 1983]; Турция – [Yavuz et al., 2011]; Иран – [Mohammadi et al., 2013]).

ареалов видов-двойников, которые зависят от характера и степени сельскохозяйственного использования этих земель.

**Инвазии восточноевропейской полёвки – *M. rossiaemeridionalis*.** Известная ранее основная часть ареала этого вида [Малыгин, 1983; Shenbrot, Krasnov, 2005] лежала преимущественно в Восточной Европе (отсюда и название) (рис. 4).

Западная часть ареала простиралась от юга Финляндии через Прибалтику, равнины и низины центральной Белоруссии и Украины, Нижнедунайскую низменность, западное Причерноморье до Северной Македонии и

юга Греции. В центральной части: от Прионежья до Крымского перешейка и севера Волго-Ахтубинской поймы, не выходя в Предкавказье, за исключением нескольких находок в Ставропольском и Краснодарском краях и в Дагестане [Малыгин, 1983, Баскевич, 1996; Окулова и др., 2005]. Кроме того, от Балкан ареал тянется на восток в Малую Азию, где восточноевропейских полёвок обнаруживали в различных регионах, вплоть до восточных границ современной Турции [Kefelioğlu, 1995; Selçuk, Kefelioğlu, 2018]. Находки в Армении [Малыгин, 1983] и Иране [Mohammadi et al., 2013] единичны. Имеется ещё одна иранская

выборка [Mahmoudi et al., 2014, 2017], но её принадлежность к восточноевропейской полёвке требует дополнительных доказательств [Malygin, 2018, см. выше]. На востоке (за Уралом) восточноевропейская полёвка встречалась редко и не далее среднего течения Тобола. В регионах восточнее этот вид появился позже, и в настоящее время число находок восточноевропейской полёвки далеко за пределами её ранее известного ареала возрастает (рис. 4).

Самая северная и интригующая – инвазия в экстремальные условия острова Западный Шпицберген. С 1931 г. на западе острова существовало несколько каменноугольных шахт, принадлежащих СССР и позже России, интенсивная работа которых прекратилась после 1998 г. В довоенные годы здесь было добыто около 3 млн тонн угля, который поставляли в основном в Мурманскую и Архангельскую области. После войны поставки угля продолжались. На баржах, которые доставляли уголь с шахт этого острова, в качестве балласта использовали грунт с материка. На острове его выгружали, как оказалось, иногда вместе с полёвками [Большаков, Шубникова, 1988], определёнными впоследствии, как восточноевропейские [Fredga et al., 1990; Markova et al., 2016]. Полёвки натурализовались, включились в пищевые сети экосистем острова, а в годы высокой численности служат одним из основных источников пищи для местных песцов [Frafjord, 2002].

На юге к регионам инвазий относятся полуострова Крым, Керченский и Абрау. Долгое время в Крыму отмечали лишь *M. obscurus*, приуроченную в основном к предгорному и горному Крыму (юг и юго-восток полуострова). В северо-западной части полуострова полёвок, относящихся к группе «arvalis», стали находить лишь с конца 1960-х гг. после ввода в строй Северо-Крымского оросительного канала. С помощью электрофореза белков крови удалось установить, что полёвки, добытые на разграничительных валах рисовых чеков в Красноперекоском районе Крыма, относились к *M. rossiaemeridionalis*. Восточноевропейская полёвка заселила зону рисосеяния Раздольненского района, проникла по берегам обводнённого русла р. Чатырлык вглубь

степной зоны [Товпинец, 1996; Евстафьев, Товпинец, 2019] и обнаружена (сyt *b*) близ сёл Тимашовка (Красногвардейский р-н) и Демьяновка (Советский р-н) [Сибиряков и др., 2018]. В настоящее время возделывание риса в Крыму полностью прекратилось, что, видимо, приведёт к сокращению площади мест, пригодных для обитания восточноевропейской полёвки на полуострове.

Восточноевропейская полёвка, определенная по хромосомным маркерам, обнаружена на Керченском п-ове близ Темрюка [Баскевич и др., 2007]. Кроме того, с помощью молекулярного (сyt *b*) маркера установлено её обитание на северо-западных отрогах Кавказа (Краснодарский край, п-ов Абрау, урочище Сухой Лиман заповедника «Утриш») [Балакирев и др., 2017; Balakirev et al., 2018]. Возможно, что полёвки проникли в горные районы северо-запада черноморского побережья с севера при строительстве дорог к курортным местам.

Другой регион расселения восточноевропейской полёвки на юге и юго-востоке её ареала – Северный Прикаспий. В Волго-Ахтубинской пойме самое южное место её поимки лежит у с. Никольское [Малыгин, 1983]. Она обнаружена близ оз. Баскунчак [Богомолов и др., 2005]. Об обитании обыкновенных полёвок (*s. l.*) в Западном Казахстане по долинам рек Урал, Уил, Темир и Эмба, сообщалось ещё до описания видов-двойников [Башенина, 1962]. Позднее кариологические [Ковальская, 1994] и электрофоретические [Тихонов и др., 1996] исследования показали, что эти полёвки относятся к видам-двойникам: *M. rossiaemeridionalis* и *M. obscurus*. Обводнение территории и последующая распашка земель на левобережье низовий р. Волги и на Предуральском плато стали причинами инвазии обыкновенных полёвок (*s. l.*) в засушливые степные и полупустынные районы северного Прикаспия и формирования краевой юго-восточной границы ареала вида. Здесь отмечена симпатрия обоих видов-вселенцев, тогда как в пустынные районы проникает только восточноевропейская полёвка [Тихонов и др., 1996].

В последние годы всё чаще публикуются сведения об инвазиях восточноевропейской

полёвки на восток: от отдельных регионов Западной Сибири до Дальнего Востока. Она обнаружена на р. Обь в г. Сургут (Ханты Мансийский автономный округ) [Маркова и др., 2014] (рис. 4), куда, возможно завезена водным транспортом с овощами или фуражом. Видимо, с аналогичной сельскохозяйственной продукцией, перевозившейся железнодорожным транспортом, прежде всего по Транссибирской магистрали, восточноевропейская полёвка проникла в окрестности г. Тюмень [Гашев, 1998], в Новосибирский Академгородок [Якименко, Крюков, 1997], на территорию Университетской роши г. Томска [Ильинских и др., 2010], на юг Красноярского края в Ужурский р-н [Демидович, Липин, 1997] и в окрестности г. Абакан и у села Подсинея [Ковальская, Малыгин, 1988], в Иркутскую область [Мейер и др., 1996; Демидович, Липин, 1997 и др.], в Бурятию (парки г. Улан-Удэ и 2 посёлка примерно в 20 и 30 км восточнее города по железнодорожной магистрали: пос. Сосновый Бор и Онохой) [Моролдоев и др., 2017; Моролдоев, 2019], в окрестности г. Хабаровска [Markova et al., 2019]. Предполагается, что вектор инвазии восточноевропейской полёвки на тихоокеанское побережье, где она обнаружена в г. Советская Гавань и двух близлежащих посёлках, также связан с железнодорожными перевозками, но по Байкало-Амурской магистрали [Картавцева и др., 2011].

Интересны находки восточноевропейской полёвки (в исходной статье как *M. mystacinus*, диагностика – молекулярно-генетическими методами по сут *b*) в Восточно-Казахстанской области Казахстана. Двух полёвок отловили в 2017 г. близ пруда у села Секисовка (50°21'9" с. ш., 82°35'46" в. д.) и ещё одну – в 2006 г. на пастбище близ села Жамбыл (49°14'21" с. ш. и 86°18'30" в. д.) [Holıcova et al., 2018]. Авторы считают, что здесь лежит реликтовая часть нативного ареала восточноевропейской полёвки, но мы склоняемся, что это непреднамеренная интродукция, и зверьки, как и в другие регионы, могли быть завезены с сельскохозяйственной продукцией.

О датах инвазий восточноевропейских полёвок на восток точных сведений нет. В Ир-

кутской обл. полёвка, описанная как *M. arvalis baicalensis*, впервые отмечена в 1936 г. [Фетисов, 1941], хотя её видовой статус в современном понимании систематики этой группы грызунов не ясен. В лесах близ г. Байкальска зверьков из группы «arvalis» отлавливали в 1978–1982 гг. В лесостепных районах южного Прибайкалья они впервые обнаружены в 1982 г. [Демидович, Липин, 1997] и определены, как *M. rossiaemeridionalis* [Мейер и др., 1996]. Все остальные находки этого вида к востоку от основного ареала относятся к ещё более поздним годам. Проникнув на восток России относительно недавно, *M. rossiaemeridionalis* начала устойчиво занимать весомое место в антропогенно-преобразованных экосистемах. Так, в агроценозах левобережья верхнего Приангарья доля восточноевропейских полёвок среди мелких млекопитающих составляет 54%, а в некоторые годы достигает 75% [Демидович, 2006]. Эта полёвка, впервые замеченная в г. Иркутске в 1988 г., к 1990 г. встречалась во всех районах города и в его окрестностях, занимая лидирующее место среди мелких млекопитающих вне построек [Малышев, 2011]. Став обычными на юго-западных берегах Байкала, восточноевропейские полёвки проникли даже на о. Ольхон [Pavlova, Tchabovsky, 2011], куда можно попасть с водным транспортом или зимой по льду.

Если в Прибайкалье восточноевропейские полёвки стали обычными, то в Сургуте они редки. Их доля не превышала 3% от числа отловленных мелких млекопитающих. Эти полёвки встречены в 9 из 54 обследованных биотопов города, преобладая (46.5% среди отловленных зверьков) на садово-дачных участках. Из других местообитаний Сургута тяготеет к расположенным в черте города нарушенным мелколиственным и смешанным лесам [Стариков и др., 2016].

Не была проведена диагностика на современном уровне, но обыкновенные полёвки (*s. l.*) были обычны в полях-перелесках близ с. Горнослинкино и в самом населённом пункте, расположенном на правобережье р. Иртыш в 70 км к северу от г. Тобольска [Кислый и др., 2015]. Обитание здесь любого вида полёвок

из группы «arvalis» с высокой степенью вероятности можно расценивать как результат завоза, и так как с. Горнослинкино лежит между Тюменью и Сургутом, где обнаружены *M. rossiaemeridionalis*, то в известной мере можно предположить инвазию этого вида ещё в один регион северного Прииртышья.

Такое проникновение далеко за пределы основного ареала именно восточноевропейской полёвки, а не 46-хромосомных видов-двойников, связано с особенностями её экологии и поведения. Восточноевропейская полёвка экологически пластичней. Она встречается на лугах, полях и залежах, но чаще её поселения приурочены к оврагам, границе леса и разреженным лесам, обочинам дорог, огородам и садам [Малыгин, 1974]. Она легко адаптируется к рекреационным зонам [Жигарев, 1993, 2004] и становится обитателем сельских населённых пунктов и городов. Склонность к синантропии у восточноевропейских полёвок много выше, чем у обыкновенных (s. str.) [Карасёва и др., 1999]. В городах *M. rossiaemeridionalis* находили в лесопарках, пустошах, скверах, на обширных газонах [Малыгин, 1983; Тихонова и др., 2012; Малыгин, Рябов, 2013]. В средней полосе европейской части России она, наряду с полевой мышью, доминирующий вид в населённых пунктах, в том числе в больших городах, обитающий вне построек [Хляп и др., 2003; Тихонова и др., 2012], и её по праву относят к факультативным синантропам. Способность восточноевропейских полёвок переносить малоблагоприятные для грызунов условия урбанизированных территорий существенно расширяет «арену жизни» вида. Эти полёвки могут заходить в постройки человека, а если могут найти в них достаточное количество корма не только зернового, но и сочного, поселяются в помещениях, не покидая их, например, в овощехранилищах [Карасёва и др., 1995]. Они могут скапливаться в стогах и омётах, на сеновалах и сенобазах и в дальнейшем вместе с сеном или овощной продукцией развозиться человеком на дальние расстояния. Предполагается, что находки восточноевропейской полёвки в Иркутской обл. и Бурятии, удалённые примерно на 2 тыс. км и более к

востоку от основного ареала, – результат завоза полёвок этого вида по железной дороге.

Отмечены различия биотопических предпочтений видов-двойников: восточноевропейская полёвка имеет большее преимущество в сухих нарушенных лесных биотопах (сухие сосняки), в то время как во влажных и мезофитных (нарушенные ольшаники, осинники, березняки и дубравы) – обыкновенные. Показано, что усиление рекреационной дигрессии лесов в большей степени благоприятствует восточноевропейской полёвке, по сравнению с обыкновенной [Жигарев, 2004].

Наблюдения показали, что восточноевропейские полёвки более подвижны и плодовиты, легче переносят скученность, терпимы к сорочичам и менее агрессивны, чем вид-двойник *M. arvalis* s. str. [Малыгин, Деулин, 1979; Зоренко, 1980, 1994; Малыгин, 1983; Тихонова и др., 2005; 2007]. Будучи исконно обитателями второстепенных по площади местообитаний, восточноевропейские полёвки адаптированы к быстрому наращиванию численности.

Кроме того, обнаружены различия эколого-физиологических адаптаций видов-двойников [Мокеева, Ченцова, 1981; Башенина и др., 1988]. Так, в специальных опытах выяснили, что восточноевропейские полёвки потребляют больше зерна и меньше сена, чем обыкновенные. При содержании на малокалорийной диете только из сена и воды, особи первого вида были почти вдвое чувствительней к питательности корма и погибали быстрее, чем особи второго. Однако при низких температурах (–20 °С) восточноевропейские полёвки достоверно дольше сохраняют относительно постоянную температуру тела, гибнут позже, а эффект закаливания организма у них выражен сильнее, чем у обыкновенных полёвок [Мокеева, Ченцова, 1981]. Поэтому, становятся понятными причины выживания именно этого вида в экстремальных условиях архипелага Шпицберген. Более глубокое проникновение восточноевропейской полёвки по сравнению с обыкновенной на юго-восток вплоть до агроландшафтов в пустынных районах Западного Казахстана связывают с большей теплолюбивостью и более высокой критической

температурой, что, вероятно, свидетельствует о её лучшей сосудистой регуляции по сравнению с обыкновенной полёвкой [Башенина и др., 1988].

Все эти причины обуславливают современные инвазии восточноевропейских полёвок в удалённые от основного ареала регионы Арктики, Сибири и Дальнего Востока, связь с которыми в XX в. существенно возросла в результате увеличения транспортных потоков.

### Заключение

Анализ обобщённых данных показывает, что многовековое освоение территории Северной Евразии человеком привело к инвазиям видов-двойников обыкновенных полёвок в различных направлениях. Инвазионный процесс можно подразделить на 2 неодинаковых по продолжительности этапа.

Первый этап связан с распашкой территории, которая была сопряжена на севере со сведением лесов, а на юге – с гидромелиорацией. Огромные пространства созданных человеком агроценозов стали ареной расселения полёвок группы «arvalis». В результате к концу XX в. эти грызуны заняли преобладающие по площади местообитания (агроценозы) от атлантического побережья через среднюю полосу европейской части России и юг Западной Сибири до северо-западного Китая и локально до тихоокеанского побережья. Они стали массовыми млекопитающими во многих регионах. Ёмкость новых местообитаний (агроценозов) была, очевидно, настолько велика, что при инвазиях в широтном направлении (на север в тайгу или на юг – в аридные ландшафты) 46- и 54-хромосомным полёвкам практически не приходилось конкурировать за ресурс, и они совместно осваивали расширяющиеся по площади агроценозы. Это, на наш взгляд, объясняет формирование обширной зоны симпатрии восточноевропейской полёвки с обыкновенной и алтайской. Например, *M. obscurus* совместно с *M. rossiaemeridionalis* проникли в сухие степи и полупустыни Западного Казахстана после ирригации земель для нужд сельского хозяйства.

Иначе складывалось освоение агроценозов 46-хромосомными видами-двойниками. Обык-

новенная полёвка шла с запада в восточном направлении вместе с освоением новых земель славянскими народами, имеющими земледельческую культуру. По совокупности исторических, природных и социально-экономических причин на восточных рубежах основные места распашки долгое время (XI—XVII вв.) размещались примерно по линии, идущей от среднего Днепра на северо-восток (к Западной Двине), что соответствовало восточным границам Российского государства в домонгольский период. Здесь могла формироваться полоса повышенной численности обыкновенной полёвки (s. str.), пришедшей с запада. При освоении Поволжья, которое происходило в последующие столетия, пахотные земли могли заселять алтайские полёвки, которые, по-видимому, до распашки уже обитали по обоим берегам Волги, но занимали второстепенные по площади луговые местообитания. Можно предположить, что зона парapatрии 46-хромосомных видов-двойников формировалась в процессе смыкания поволжских пахотных земель с возделываемыми ранее агроценозами, что продолжалось вплоть до экстенсивной распашки, имевшей место во второй половине XX в. К признакам эволюционных процессов, идущих здесь и в наши дни, можно отнести присутствие на территории Центрального Черноземья и в Нечернозёмной зоне Верхнего Поволжья гибридов *M. arvalis* и *M. obscurus*. Отмечено смещение гибридной зоны при снижении антропогенной нагрузки на места обитания 46-хромосомных видов-двойников.

Второй этап инвазий пришёлся на XX в. Он исключительно редок у 46-хромосомных полёвок, например, завоз *M. arvalis* s. str. в Республику Коми (см. выше), но характерен для восточноевропейской полёвки. Диапазон современных инвазий этого вида шире, чем на предыдущем этапе, но, если при распашке формировались сплошные поселения на обширных территориях, то на втором этапе – локальные изолированные участки ареала. Известны инвазии *M. rossiaemeridionalis* на Крайний Север (о. Западный Шпицберген), куда полёвки проникли в результате непреднамеренного завоза на водном транспорте вместе

с балластом; на юго-запад: в сухостепные районы Крыма – после ввода в строй оросительной системы, а также на Керченский и Абрауский полуострова в связи со строительством дорог к курортным местам; на юго-восток в аридные районы Западного Казахстана, ирригация которых привела к возможности существования восточноевропейской полёвки в сухостепных и пустынных ландшафтах; на север Западной Сибири – в Сургут, видимо, водным путём. Самые дальние инвазии (Прибайкалье, окрестности г. Хабаровска и г. Советская Гавань на тихоокеанском побережье) произошли в восточном направлении в связи с завозом полёвок с сеном, фуражом или овощной продукцией по железнодорожным магистралям (Транссибирской и Байкало-Амурской). Столь глубокое проникновение восточноевропейской полёвки за пределы основного ареала связано с поведенческими и физиологическими особенностями вида, позволяющими ему выживать на новых территориях, даже в экстремальных условиях Крайнего Севера и юго-востока. Кроме того, благодаря склонности восточноевропейских полёвок к синантропии, они обосновываются в населённых пунктах, то есть практически всегда в новых регионах эти полёвки могут найти для себя подходящее местообитание.

Следовательно, полёвок группы «arvalis» можно отнести к относительно небольшому числу видов, для которых многовековое антропогенное освоение Северной Евразии под пашни, сельские и городские населённые пункты, строительство дорог, ирригация засушливых территорий сыграли важную положительную роль. Эти полёвки вышли из второстепенных по площади местообитаний в фоновые, стали массовыми видами средней полосы европейской части России и некоторых других регионов, распространились из лесостепей к северу до средней тайги (и изолированно в полярные широты) и к югу до пустынь. Результатом стало коренное изменение зоогеографии населения млекопитающих европейской части России [Khlyar, 2012].

Первый этап инвазий свойственен всем 3 полёвкам из группы «arvalis», второй – за редким исключением, только для *M.*

*rossiaemeridionalis*. Учитывая участие этого вида в циркуляции возбудителей зоонозных болезней человека и вред, наносимый сельскому хозяйству [Бобров и др., 2008; и др.], восточноевропейскую полёвку следует отнести к претендентам для включения в список опасных инвазионных видов России.

### Благодарности

Авторы благодарны А.А. Варшавскому за подготовку карт, которые оригинальны и поясняют некоторые из основных положений статьи, а также И.А. Жигареву и Е.А. Марковой за ценные советы при подготовке статьи.

### Финансирование работы

Анализ инвазий полёвок группы «arvalis», их исторических, природных и биологических причин выполнен по проекту РНФ 16-14-10323. Материалы по обитанию и инвазиям полёвок группы «arvalis» на Крымском полуострове собраны по Программе Президиума РАН № 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России», проект «Инвазии чужеродных видов: последствия, оценка риска, контроль». Вопросы систематики – по проекту РФФИ 17-04-00065а.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

При проведении исследований с участием животных в экспериментах были соблюдены все применимые международные и/или национальные руководящие принципы по уходу и использованию животных, включая соответствующие Конвенции и директивы ООН, Европейского парламента в части соблюдения принципов биоэтики, правила использования животных в научных целях, и положения «Комиссии по Биоэтике», созданной приказом директора Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук № 26-К/р от 3 мая 2017 г.



## Литература

- Абрамсон Н.И., Лисовский А.А. Подсемейство Arvicolinae // Млекопитающие России: систематико-географический справочник / Ред. И.Я. Павлинов, А.А. Лисовский. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. С. 220–276.
- Балакирев А.Е., Миронова Т.А., Хляп Л.А., Василенко Л.Е., Окулова Н.М. К видовому составу, распространению и экологии полёвок (Mammalia, Cricetidae, Microtina) северо-западного Кавказа // Поволжский экологический журнал. 2017. № 1. С. 14–23.
- Баскевич М.И. О кариологической дифференциации кавказских популяций обыкновенной полёвки (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*) // Зоологический журнал. 1996. Т. 74. № 2. С. 297–308.
- Баскевич М.И., Козловский А.И., Опарин М.Л. К вопросу о видовом составе грызунов Нижнего Поволжья в свете кариологических данных // Тез. докл. VI съезда Териол. о-ва. М., 1999. С. 20.
- Баскевич М.И., Миронова Т.А., Черепанова Е.В., Кривоногов Д.М. Новые данные по хромосомной изменчивости, распространению видов-двойников и гибридизации 46-хромосомных форм *Microtus arvalis sensu lato* (Rodentia, Arvicolinae) в Верхнем Поволжье // Зоологический журнал. 2016. Т. 95. № 9. С. 1096–1107.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г., Миронова Т.А., Сапельников С.Ф., Егоров С.В., Власов А.А. К вопросу о гибридизации 46-хромосомных форм *Microtus arvalis s. l.* в Центральном Черноземье // Мат. конф. «Целостность вида и гибридизация» (Петергоф, 12–17 мая 2010 г.). М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2010. С. 12.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г., Миронова Т.А., Сапельников С.Ф., Сапельникова И.И., Егоров С.А., Власов А.А. Новые данные о распространении видов-двойников и гибридизации 46-хромосомных форм *Microtus arvalis sensu lato* (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 8. С. 994–1005.
- 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 sensu lato* (Rodentia, Arvicolidae) в Воронежском заповеднике и на сопредельных территориях Центрального Черноземья // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, вып. 10. С. 1298–1309.
- Баскевич М.И., Опарин М.Л., Соколенко О.В., Авилова Е.А. Новые данные по хромосомной изменчивости и распространению видов-двойников *Microtus arvalis sensu lato* (Rodentia, Arvicolinae) в Нижнем Поволжье // Зоол. журн. 2008. Т. 87, вып. 11. С. 1382–1390.
- 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 L.* в Восточной Европе // Териофауна России и сопредельных территорий: Материалы VIII съезда Териологич. о-ва. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. С. 41.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Окулова Н.М., Сапельников С.Ф., Власов А.А., Опарин М.Л., Миронова Т.А., Авилова Е.А. К распространению и изменчивости видов-двойников *Microtus arvalis sensu lato* (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье по хромосомным и молекулярно-генетическим данным // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, вып. 4. С. 473–483.
- Баскевич М.И., Сапельников С.Ф., Миронова Т.А. Изучение динамики генетического и таксономического разнообразия *M. arvalis s. l.* в гибридной зоне и сопредельных территориях Центрального Черноземья // В сб. Материалы XIII Международной Экологической Конференции «Биоразнообразие и устойчивость живых систем» (Белгород, 6–11 октября 2014 г.). Белгород: ИД Белгород. НИУ БелГУ, 2014. С. 20–21.
- Баскевич М.И., Хляп Л.А., Миронова Т.А., Богданов А.С., Малыгин В.М., Гаджиев А.Х., Литвинова Е.М., Сапельников С.Ф. Роль генетических подходов в изучении границ ареалов криптических видов и форм серых полёвок Восточной Европы // В сб.: Актуальные вопросы биогеографии. Материалы Международной конференции. СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. гос. ун-та, 2018. С. 36–38.
- Башенина Н.В. Экология обыкновенной полёвки. М.: Изд-во МГУ, 1962. 308 с.
- Башенина Н.В., Граевская Б.М., Золотарёва Н.Н., Ленец Л.И., Малыгин В.М., Мосин А.Ф., Биохимические и эколого-физиологические характеристики видов-двойников обыкновенной полёвки // В сб.: Место вида среди биологических систем. Вильнюс, 1988. С. 18–44.
- Башлыкова Л.А., Королёв А.Н. Находки обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полёвок в центральной части республики Коми // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 11. С. 1375–1380.
- Белянин А.Н., Вениг Л.Л., Ларина Н.И., Сонин К.А. Особенности кариотипов обыкновенной полёвки (*Microtus arvalis* Pall.) в Поволжье // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1973. Вып. 1/3. С. 66–72.
- Бережной А.В., Бережная Т.В., Григорьевская А.Я., Двуречинский В.Н. Степи Центральной Черноземной России: прошлое, настоящее, будущее // Вопросы степеведения / Ин-т степи УрО РАН. 2000. С. 70–81.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.
- Богомолов П.Л., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Ковальская Ю.М., Суоров А.В., Опарин М.Л. Особенности распространения видов-двойников *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* в степной и полупустынной зонах России // Материалы Международ. совещ. «Биоресурсы и биоразнообразие экосистем

- Поволжья» (Саратов, 24–28 апреля 2005 г.). Саратов: Изд-во Саратовского гос. ун-та, 2005. С. 144–146.
- Большаков В.Н., Шубникова В.Н. Обыкновенная полёвка – *Microtus arvalis* (Rodentia, Muridae) на архипелаге Шпицберген // Зоологический журнал. 1988. Т. 67. № 2. С. 308–310.
- Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н., Быстракова Н.В., Ковальская Ю.М., Тихонов И.А. и др. Поиск границы ареалов викарирующих хромосомных форм серых полевок рода *Microtus* в Европейской России // Материалы междунар. совещ. «Териофауна России и сопредельных территорий» (VIII Съезд териол. об-ва. М., 31 января – 2 февраля 2007 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 63.
- Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н., Ковальская Ю.М., Емельянова Л.Г., Быстракова Н.В., Павлова С.В., Наджафова Р.С., Лавренченко Л.А. Цитогенетическое изучение парапатрической зоны контакта двух 46-хромосомных форм обыкновенной полёвки в Европейской России // Генетика. 2010б. Т. 46. С. 502–508.
- Булатова Н.Ш., Емельянова Л.Г. Новое об ареалах криптических таксонов обыкновенных полёвок (Arvicolini, Rodentia) по хромосомным маркерам // В сб.: Актуальные вопросы биогеографии. Материалы Междунар. конференции. СПб.: Изд-во Санкт-Петербурга. гос. ун-та, 2018. С. 68–69.
- Булатова Н.Ш., Павлова С.В., Романенко С.А., Сердюкова Н.А., Голенищев Ф.Н., Малыгин В.М., Лавренченко Л.А. Молекулярно-цитогенетические маркеры криптических видов и гибридов надвидового комплекса обыкновенных полёвок *Microtus arvalis* s. l. // Цитология. 2013. Т. 55. № 4. С. 268–270.
- Булатова Н.Ш., Потапов С.Г., Лавренченко Л.А. Генетическая и хромосомная политипия в исследовании маркеров митохондриальной и ядерной ДНК у обыкновенных полёвок (группа *Microtus arvalis*) // Генетика. 2010а. Т. 46. № 5. С. 668–676.
- Быстракова Н.В. Ареалы хромосомных видов-двойников обыкновенных полёвок (Rodentia, Cricetidae, *Microtus*) в Среднем Поволжье // Териологические исследования. Вып. 3. СПб.: Изд-во РАН, 2003. С. 94–104.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Белянин А.Н., Крал Б., Фрисман Л.В., Ивницкий С.В., Янина И.Ю. Сравнительно-генетические методы диагностики и оценки степени дивергенции видов-двойников обыкновенных полёвок *Microtus arvalis* и *M. epiroticus* // Зоологический журнал. 1984. Т. 63, вып. 10. С. 1555–1565.
- Гайченко В.А. Некоторые систематические и экологические взаимоотношения двух близких видов серых полёвок *Microtus Schrank*: Дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1977. 130 с.
- Гайченко В.А., Малыгин В.М. Некоторые вопросы систематики и распространения видов-двойников обыкновенной полёвки на юге Европейской части Советского Союза // Вестник зоологии. 1975. № 3. С. 20–24.
- Гашев С.Н. Восточноевропейская полёвка – новый вид в списке млекопитающих Тюменской области // Ежегодник Тюменского областного краеведческого музея. Тюмень: ТОКМ, 1998. С. 161–165.
- Демидович А.П. Антропогенная трансформация сообществ грызунов как компонента паразитарных систем // Бюллетень Восточно-Сибирского Научного Центра Сибирского Отделения РАН, 2006, № 2 (48). С. 28–33.
- Демидович А.П., Липин С.И. Особенности биологии обыкновенных полёвок в Иркутской области // Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. 1997. № 3. С. 1–25.
- Дзуев Р.И., Малкаров С.М. О распространении и биотопической приуроченности кариотипических форм обыкновенной полёвки Кавказа // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Нальчик, 1976. № 6. С. 136–141.
- Доброхотов Б.П., Малыгин В.М. Применение электрофореза гемоглобинов для идентификации серых полёвок (*Microtus*) группы *arvalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. 1982. Т. 61, вып. 3. С. 436–439.
- Евстафьев И.Л., Товпинец Н.Н. Фауна мелких млекопитающих Крыма и структура их ареалов // Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии. Материалы Международного совещания (Ростов-на-Дону 17–19 апреля 2019 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. С. 68–71.
- Жигарев И.А. Изменение плотности населения мышевидных грызунов под влиянием рекреационного пресса на юге Подмосковья // Зоологический журнал. 1993. Т. 72, вып. 12. С. 117–137.
- Жигарев И.А. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосковья (популяционный аспект). М.: Прометей, 2004. 232 с.
- Жигарев И.А., Жигарев Д.И., Алпатов В.В., Лапковский В.В., Малыгин В.М., Симак С.В. Белковый электрофорез в полиакриламидном геле как метод идентификации видов-двойников обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 (Rodentia, Cricetidae) // Известия РАН, серия биологическая. 2019. № 4. С. 380–388.
- Загороднюк И.В. Систематика кустарниковых и обыкновенных полёвок Восточной Европы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Зоологический институт Украинской АН, 1991. С. 1–20.
- Зоренко Т.А. Сравнительно-этологический анализ видов-двойников обыкновенной полёвки // В сб.: Грызуны. Материалы 5-го Всесоюзного совещания (Саратов, 1980). М.: Изд-во АН СССР, 1980. С. 19–20.
- Зоренко Т.А. Этология // В кн.: Обыкновенная полёвка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1928 / Под ред. В.Е. Соколова, Н.В. Башениной. М.: Наука, 1994. С. 299–320.
- Ильинских Н.Н., Москвитина Н.С., Сучкова Н.Г., Ильинских И.Н., Ильинских Е.Н. Цитогенетическая

- нестабильность полёвок и проблема сохранения природно-очаговых инфекций в городских местообитаниях Томска // *Фундаментальные науки и практика*. Томск, 2010. Т. 1. № 3. С. 53–54.
- Карасёва Е.В., Барановский П.М., Степанова Н.В., Телицына А.Ю., Кулюкина Н.М., Молчанов Э.А. Особенности биотопического распределения обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полёвок на территории Москвы // *Зоологический журнал*. 1995. Т. 74. № 12. С. 106–115.
- Карасёва Е.В., Степанова Н.В., Телицына А.Ю., Мерзликин И.Р., Посельская О.И. Экологические различия двух близких видов – обыкновенной и восточноевропейской полёвок // *Синантропия грызунов*. М.: Наука, 1994. С. 60–76.
- Карасёва Е.В., Телицына А.Ю., Самойлов Б.Л. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М.: Наука, 1999. 245 с.
- Картавец И.В., Тиунов М.П., Лапин А.С., Высочина Н.П., Рябкова А.В. Инвазия полёвки *Microtus rossiaemeridionalis* на территорию Дальнего Востока России // *Российский журнал биологических инвазий*. 2011. № 4. С. 17–24.
- Кислый А.А., Одинцева А.А., Одинцев О.А. Мелкие млекопитающие окрестностей города Тобольска // *Омский научный вестник*. 2015. № 1. С. 158–160.
- Ковальская Ю.М. К вопросу о распространении серых полёвок группы «arvalis» (Rodentia, Mammalia) // *Зоологический журнал*. 1994. Т. 73. № 10. С. 120–125.
- Ковальская Ю.М., Богомолов П.Л., Лебедев В.С., Савинецкая Л.Е., Суров А.В., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Рюриков Г.Б., Федорович Е.Ю. Новые кариологические находки полёвок группы «arvalis» и уточнение границы между кариоформами «arvalis» и «obscurus» в Тамбовской области (Rodentia, *Microtus*) // *Териофауна России и сопредельных территорий*. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. С. 204.
- Ковальская Ю.М., Малыгин В.М. Восточноевропейская полёвка (*Microtus rossiaemeridionalis*) в Сибири // *Научные доклады Высшей Школы, Биологические науки*. 1985. № 1. С. 49–51.
- Кочин Г.Е. Развитие земледелия на Руси с конца XIII по конец XV в. // *Вопросы экономики и классовых отношений в Русском государстве XII–XVII веков (Труды Ленинградского отделения Института истории АН СССР)*. М.; Л., 1960. Вып. 2. С. 257–305.
- Кулиев Г.Н. Кариологическая характеристика некоторых видов полёвок подсемейства *Microtinae*, обитающих в Азербайджане (цитотаксономический и эволюционный аспекты): *Дис. ... канд. биол. наук. Баку*, 1979. 127 с.
- Кулик И.Л. Грызуны скирд и омётов // *Вопросы краевой, общей, экспериментальной паразитологии и мед. зоологии*. М., 1951. Вып. 7. С. 284–316.
- Кучерук В.В., Рубина М.А. Причины, определяющие видовой состав и численность грызунов в скирдах, омётах и стогах южных районов Московской области // *Зоологический журнал*. 1953. Т. 32, вып. 3. С. 495–505.
- Лавренченко Л.А., Потапов С.Г., Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н. Изучение естественной гибридизации двух форм обыкновенной полёвки (*Microtus arvalis*) молекулярно-генетическими и цитогенетическими методами // *Доклады Академии Наук*. 2009. Т. 426. № 1. С. 135–138.
- Лапшов В.А. Функциональная структура и фенетика *Microtus subarvalis* Myer, Orlov, Scholl sp. n. 1972 и *Microtus arvalis* Pallas, 1778 отдельных поселений в Поволжье, Башкирской АССР и Крымской области: *Дис. ... канд. биол. наук*, 1976. 150 с.
- Малыгин В.М. Стациональное размещение видов-двойников обыкновенной полёвки // *Экология*. 1974. Т. 5. № 1. С. 89–91.
- Малыгин В.М. Систематика обыкновенных полёвок. М.: Наука, 1983. 208 с.
- Малыгин В.М. Зоогеографические аспекты в эволюции полёвок группы «arvalis» // *Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих*. Материалы конференции (г. Пенза, 15–20 мая 2009). М.: Изд-во научных изданий КМК, 2009. С. 52.
- Малыгин В.М., Деулин В.Б. Некоторые особенности экологии и поведения видов полёвок из группы *Microtus arvalis* // *Зоологический журнал*. 1979. Т. 58. № 5. С. 731–741.
- Малыгин В.М., Пантелейчук Т.М. Морфологические критерии определения голотипов таксонов обыкновенных полёвок (*Microtus*, Rodentia, Mammalia) // *Доклады Академии наук*. 1996. Т. 348. № 2. С. 282–286.
- Малыгин В.М., Рябов С.В. Распространение и биология видов-двойников обыкновенной полёвки в зоомедицинском аспекте // *Дезинфекционное дело*. 2013. № 4. С. 27–35.
- Малыгин В.М., Яценко В.Н. Номенклатура видов-двойников обыкновенных полёвок (Cricetidae, Rodentia) // *Зоологический журнал*. 1986. Т. 65. № 4. С. 579–591.
- Малышев Ю.С. Мелкие млекопитающие пограничных территорий г. Иркутска // *Байкальский зоологический журнал*. 2011. № 2 (7). С. 94–102.
- Манохина Н.В. Эколого-морфологическая характеристика обыкновенной полёвки Белоруссии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1981. С. 1–17.
- Маркова Е.А., Ялковская Л.Э., Зыков С.В. Таксономическая принадлежность полёвок группы «arvalis» (род *Microtus*, Arvicolinae, Rodentia) на северной границе распространения на Урале // *Доклады Академии наук*. 2010. Т. 432. № 4. С. 554–562.
- Маркова Е.А., Ялковская Л.Э., Зыков С.В. Морфологическая и хромосомная изменчивость обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* Pall. на северной границе распространения // *Доклады Академии наук*. 2013. Т. 448. № 1. С. 109–112. [Markova E.A., Yalchkovskaya L.E., Zykov S.V. Morphological and Chromosomal Variation in the Common Vole *Microtus arvalis* Pall. at the Northern Boundary of Its Distribution Area // *Dokl Biol Sci*. 2013. Vol. 448. P. 13–16.]

- Маркова Е.А., Стариков В.П., Ялковская Л.Э., Зыков С.В., Морозкина А.В., Сибиряков П.А. Молекулярные и цитогенетические данные о находке восточноевропейской полёвки *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) на севере Западной Сибири // Доклады Академии наук. 2014. Т. 455. № 5. С. 603–605.
- Матасов В.М. Изменение структуры землепользования в ландшафтах Рязанской Мещёры с конца XVIII века: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 2018. С. 1–23.
- Мейер М.Н. Гибридологический и кариологический методы в изучении систематики обыкновенной полёвки (*Microtus arvalis* Pall. 1778) // В кн.: Тезисы докладов научной сессии по итогам работ 1967 г. Л.: ЗИН АН СССР, 1968. С. 5–6.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Булатова Н.Ш., Артоболевский Г.В. Материалы к распространению двух хромосомных форм обыкновенной полёвки (Arvicolinae, *Microtus*) в Европейской России // Зоологический журнал. 1997. Т. 76. № 64. С. 487–493.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.В. Серые полёвки фауны России и сопредельных территорий. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 1996. 319 с.
- Миронова Т.А. Краниологическая дифференциация генетических форм серых полевков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2011. С. 1–26.
- Миронова Т.А., Баскевич М.И., Кривоногов Д.М., Лавренченко Л.А. Интенсивность потока генов и структура гибридных популяций обыкновенных полёвок надвидового комплекса *Microtus arvalis* // Териофауна России и сопредельных территорий (X съезд Териологического об-ва. М., 1–5 февраля 2016 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2016. С. 267.
- Миронова Т.А., Громов А.Р., Костин Д.С., Кривоногов Д.М., Щегольков А.В., Лавренченко Л.А. Гибридная зона обыкновенных полёвок: молекулярно-генетическая структура и поток генов // Международная конф. «Современные проблемы биологической эволюции» (М., 16–20 окт. 2017 г.). М.: Изд-во ДГМ, 2017. С. 142–144.
- Михайлова Т.В., Бернштейн А.Д., Балакирев А.Е., Апекина Н.С., Альбов С.А., Новохатка А.Д. Некоторые черты биологии полёвок *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) и их взаимоотношения с хантавирусом Tula // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 2. С. 239–247.
- Мокеева Т.М., Ченцова Н.Ю. Некоторые экологические и физиологические особенности видов-двойников обыкновенной полёвки – *Microtus arvalis* и *M. subarvalis* (Microtinae, Rodentia) // Зоологический журнал. 1981. Т. 60. № 5. С. 752–763.
- Моролдоев И.В. Новые сведения о распространении млекопитающих в Бурятии // Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии. Материалы Международного совещания (Ростов-на-Дону 17–19 апреля 2019 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2019. С. 178–180.
- Моролдоев И.В., Шереметьева И.Н., Картавцева И.В. Первая находка восточноевропейской полёвки (*Microtus rossiaemeridionalis*) в Бурятии // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 2. С. 88–94.
- Мун Д. Агрономия степи: развитие сухого земледелия в Российской империи // Вестник Санкт-Петербургского университета. История. 2018. Т. 63, вып. 2. С. 378–397.
- Найдёнов А.С., Цаценко Л.В. История земледелия в комментариях и иллюстрациях. Краснодар: Кубанский государственный аграрный университет, 2012. 86 с.
- Неронов В.М., Хляп Л.А., Тупикова Н.В., Варшавский А.А. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии // Экология. 2001. № 5. С. 355–362. [Перевод: Neronov V.M., Khlyap L.A., Tupikova N.V., Warshavsky A.A. Formation of Rodent Communities in Arable Lands of Northern Eurasia // Russian Journal of Ecology. 2001. 32 (5). P. 326–333.]
- Николаев В.В. Восточная Европа в XI в.: Карта (Электронный документ) // Хронос. Геосинхрония. Атлас всемирной истории. История России, 2003а // ([http://hrono.ru/proekty/ostu/east\\_eur11.gif](http://hrono.ru/proekty/ostu/east_eur11.gif)). Проверено 3.08.2019.
- Николаев В.В. Восточная Европа в I половине XIII в.: Карта (Электронный документ) // Хронос. Геосинхрония. Атлас всемирной истории. История России, 2003б // ([http://hrono.ru/proekty/ostu/east\\_eur1250.gif](http://hrono.ru/proekty/ostu/east_eur1250.gif)). Проверено 3.08.2019.
- Обыкновенная полёвка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1928 / Ред. В.Е. Соколов, Н.В. Башенина. М.: Наука, 1994. 459 с.
- Огуреева Г.Н., Микляева И.М., Сафронова И.Н., Юрковская Т.К. Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий: Карта (1:8 000 000). М.: Экор Москва, 1999. 2 с.
- Окулова Н.М., Баскевич М.И. Краниометрическая диагностика трёх близких форм обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* s. l. // Доклады Академии Наук. 2007. Т. 412. № 3. С. 427–429.
- Окулова Н.М., Баскевич М.И., Сапельников С.Ф., Миронова Т.А., Майорова А.Д., Опарин М.Л., Варшавский А.А., Калинин Е.В. Новые данные о распространении видов и внутривидовых форм обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологическое. 2010. Т. 115, вып. 2. С. 3–8.
- Окулова Н.М., Сапельников С.Ф., Баскевич М.И., Власова О.П., Майорова А.Д., Егоров С.В., Миронова Т.А., Сарычев В.П. Сравнительная экология трёх форм обыкновенных полёвок *Microtus arvalis* sensu lato в Центральном Черноземье // Научные ведомости БелГУ. Серия Естественные Науки. 2008. Т. 43. № 3. С. 128–139.
- Окулова Н.М., Юничева Ю.В., Баскевич М.И., Рябова Т.Е., Агиров А.Х., Балакирев А.Е., Василенко Л.Е.

- Видовое разнообразие, размещение и численность мелких млекопитающих южных территорий Краснодарского края и республики Адыгея // Млекопитающие горных территорий. Материалы междунар. конф. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 122–130.
- Охотский Ю.В., Карулин Б.Е., Литвин В.Ю., Дунаева Т.Н., Хляп Л.А., Альбов С.А. Активность, подвижность и использование пространства ометов обыкновенными полёвками (результаты радиоизотопного мечения) // Зоологический журнал. 1981. Т. 60, вып. 5. С. 742–751.
- Павлинов И.Я., 2003. Систематика современных млекопитающих / Ред. М.В. Калякин [Труды Зоологического Музея МГУ. Т. 46]. М.: Изд-во МГУ, 297 с.
- Пантелеев П.А., Рожанская Н.И. О систематическом положении двух подвидов обыкновенной полёвки в Дагестане // В кн.: Грызуны: Материалы 5-го Всеобщего совещания. Саратов; М., 1980. С. 35–36.
- Потапов С.Г., Булатова Н.Ш., Павлова С.В., Лавренченко Л.А., Голенищев Ф.Н. и др. Пилотное исследование границы двух хромосомных форм обыкновенной полёвки в России с использованием анализа мтДНК // Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 205–212.
- Потапов С.Г., Орлов В.Н., Ковальская Ю.М., Малыгин В.М., Рысков А.П. Генетическая дифференциация полёвок трибы Arvicolini (Cricetidae, Rodentia) методами таксопринтного анализа и полимеразной цепной реакции со случайными праймерами // Генетика. 1999. Т. 35. № 4. С. 484–492.
- Ракитников А.Н. География сельского хозяйства (проблемы и методы исследования). М.: Мысль, 1970. 342 с.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Сибиряков П.А., Товпинец Н.Н., Дупал А., Семериков В.Л., Ялковская Л.Э., Маркова Е.А. Филогеография обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolinae) формы *obscurus*: новые данные по изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. 2018. Т. 54. № 10. С. 1162–1176.
- Стариков В.П., Петухов В.А., Винарская Н.П., Морозкина А.В. Восточноевропейская полёвка (*Microtus rossiaemeridionalis*) города Сургута // Вестник Нижневартского государственного университета. 2016. № 2 С. 50–55.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л., Сузов А.В., Бодяк Н.Д., Лебедев В.С. К уточнению ареалов видов-двойников *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) в регионе между низовьями рек Волга и Тургай // Зоологический журнал. 1996. Т. 75. № 5. С. 112–124.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Полякова Л.В. Виды-двойники *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) на северо-востоке Московской области // Зоологический журнал. 1998. Т. 77. № 1. С. 95–100.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Сузов 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.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Осипова О.В. Суточная активность и внутривидовые отношения обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*M. rossiaemeridionalis*) полёвок (Rodentia, Cricetidae) в экспериментальных группах // Зоологический журнал. 2007. Т. 86. № 3. С. 360–368.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Сузов А.В., Богомолов П.Л., Котенкова Е.В. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанизированных территорий средней полосы России. М.: Изд-во научных изданий КМК, 2012. 372 с.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Федорович Е.Ю., Давыдович Л.В. Сравнительный анализ ориентировочно-исследовательского поведения видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) в связи с разной склонностью к синантропии // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 5. С. 618–627.
- Товпинец Н. Н. Первая находка полёвки *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1951 в Крыму и её распространение // Вестник зоологии. 1996. № 4–5. С. 102.
- Товпинец Н., Евстафьев И. Распространение и динамика численности *Micro mammalia* Крыма // Праці Теріологічної школи. 2010. Вип. 10 (Моніторинг теріофауни). С. 95–106.
- Транквиловский Д.В., Квасов Д.А. Численность мелких млекопитающих на полях, в скирдах и ометах на юге Центрального Черноземья // Поволжский экологический журнал. 2018. № 4. С. 465–484. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2018-4-465-484>
- Трапезникова О.Н. Структура и эволюция агроландшафтов Нечернозёмной зоны Восточноевропейской равнины: Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. М.: Институт географии РАН, 2018. 28 с.
- Тушикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоологический журнал. 2000. Т. 79. № 4. С. 480–494.
- Фетисов А.С. Новый подвид полёвки из Восточной Сибири // Сб. трудов Гос. зоол. музея МГУ. М.: МГУ, 1941. Т. 4. С. 75–76.
- Формозов А.Н. Программа и методика работ наблюдательных пунктов по учёту мышевидных грызунов в целях прогноза их массового появления // Уч. зап. МГУ. 1937. Вып. 11. Биология. С. 78–119.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 73–91. [Перевод: Synanthropic and agrophilic rodents as invasive alien mammals // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. No. 4. P. 301–312.]

- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Кучерук В.В., Тупикова Н.В. Грызуны населённых пунктов России и прилегающих территорий (карты и ГИС) // Животные в городе. Мат-лы 2-й научн.-практ. конф. М.: ИПЭЭ РАН, 2003. С. 138–140.
- Черепанова Е.В., Громов А.Р., Миронова Т.А., Костин Д.С., Кривоногов Д.М., Лавренченко Л.А. Особенности структуры гибридной зоны между полувидами обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* и *M. obscurus* по хромосомным и молекулярно-генетическим маркерам // Материалы конф. «Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии» (Ростов н/Д, 17–19 апр. 2019 г.). М: Товарищество научных изданий КМК, 2019. С. 315–317.
- Якименко Л.В., Крюков, А.П. Об изменчивости кариотипа восточноевропейской полёвки *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. 1997. Т. 76. № 3. С. 375–378.
- Ялковская Л.Э., Маркова Е.А., Зыков С.В., Сибиряков П.А. Новые цитогенетические данные о распространении обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* кариоформы «obscurus» (Rodentia, Arvicolinae) в Вятско-Камском Предуралье // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 9. С. 1109–1113.
- Balakirev A.E., Mironova T.A., Khlyap L.A., Vasilenko L.E., Okulova N.M. Species Composition, Distribution, and Environmental Ecology of Voles (Mammalia, Cricetidae, Microtus) Found in the Northwest Caucasus // Biology Bulletin. 2018. 45(10). P. 1117–1123. doi:10.1134/s106235901810003
- Ford C.E., Hamerton J.L., A colchicine hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes // Stain technol. 1956. Vol. 31. P. 247–251.
- Frafjord K. Predation on an introduced vole *Microtus rossiaemeridionalis* by arctic fox *Alopex lagopus* on Svalbard // Wildlife Biology. 2002. Vol. 8. No. 1. P. 41–47.
- Fredga K., Jaarola M., Ims R.A., Steen H., Yoccoz N.G. The ‘common vole’ in Svalbard identified as *Microtus epiroticus* by chromosomal analysis // Polar Research. 1990. Vol. 8. P. 283–290.
- Golenishchev F.N., Meyer M.N., Bulatova N.Sh. The hybride zone between two karyomorphs of *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolidae) // Proc. Zool. Inst. RAS. 2001. Vol. 289. P. 89–94.
- Golenishchev F.N., Malikov V.G., Petrova T.V., Bodrov S.Yu., Abramson N.I. Toward assembling a taxonomic puzzle: case study of Iranian gray voles of the subgenus *Microtus* (Rodentia, Cricetidae) // Mammalian Biology. Vol. 94. 2019. P. 98–105. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.06.007.
- Holicova T., Sedlaček F., Macova A., Vlček J., Robovsky J. New record of *Microtus mystacinus* in eastern Kazakhstan: phylogeographical considerations // ZooKeys. 2018. 781. P. 67–80.
- Howell W.M., Black D.A. Controlled silver-staining of nucleolus organizer regions with a protective colloidal developer: a 1-step method // Experientia. 1980. Vol. 36. P. 1014–1015.
- Kefelioglu H. The taxonomy of the genus of *Microtus* (Mammalia: Rodentia) and its distribution in Turkey // Tr. J. Zool. 1995. Vol. 19. P. 35–63.
- Khlyap L.A. Changes of rodent communities in Russia as a result of anthropogenic transformations and invasions (20th century and current trends) // 21<sup>st</sup> International Congress of Zoology. How Animals Respond to Human Activities. Book of abstract. Haifa. 2012. P. 57.
- Kral B., Beljanin A.N., Zima J., Malygin V.M., Gajcenko V.A., Orlov V.N. Distribution of *Microtus arvalis* and *M. epiroticus* // Acta Sci. Nat. Brno. 1980. Vol. 24. No. 9. P. 1–31.
- Kral B., Lyapunova E.A. Karyotypes of 46-chromosomes *Microtus arvalis* (Microtidae, Rodentia) // Zool. listy. 1975. Vol. 24. No. 1. P. 1–11.
- Kratochvil J. Hrabos polni *Microtus arvalis*. Praha: Ceskosl. Akad. Ved, 1959. 355 s.
- Mahmoudi A., Darvish J., Aliabadiani M., Khosravii M., Golenishchev F.N., Krystufek B. Chromosomal diversity in the genus *Microtus* at its southern distributional margin in Iran // Folia Zoologica. 2014. Vol. 63. No. 4. P. 290–295.
- Mahmoudi A., Darvish J., Aliabadiani M., Moghaddam F.Y., Krystufek B. New insight into the cradle of the grey voles (subgenus *Microtus*) inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequences // Mammalia. 2017. Vol. 1. No. 81. P. 1–11.
- Malygin V. A review of systematics and zoogeography of common voles (“arvalis” species group) inhabiting the Caucasus and Asiatic Highlands // International Conference on Integrative Approaches of Rodent Studies (January 27–29. 2018) Mashhad, Iran. 2018. P. 108.
- Markova E., Beeren Z., van Kolfshoten T., Strukova T., Vrieling K. Differentiating sibling species in the Quaternary fossil record: a comparison of morphological and molecular methods to identify *Microtus arvalis* and *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) // Journal of Systematic Palaeontology. 2012. Vol. 10 (3). P. 585–597. DOI 10.1080/14772019.2011.618146.
- Markova A.K., Puzachenko A.Y. Middle Pleistocene small mammal faunas of Europe: evolution, biostratigraphy, correlations // Geography, Environment, Sustainability. 2018a. Vol. 3. No. 11. P. 21–37.
- Markova A., Puzachenko A. Preliminary analysis of European small mammal faunas of the Eemian interglacial: species composition and species diversity at a regional scale // Quaternary. 2018b. Vol. 1. No. 2 (9). P. 1–21. DOI: 10.3390/quat1020009
- Markova E., Sibiryakov P., Ehrlich D. Surviving in the High Arctic: dental variation in a casually introduced population of *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) on Svalbard // Acta Zoologica. 2016. Vol. 97. No. 4. P. 442–453.
- Markova E.A., Sibiryakov P.A., Kartavtseva I.V., Lapin A.S., Morozkina A.V., Petukhov V.A., Tiunov M.P., Starikov V.P. What can an invasive species tell us about evolution? A study of dental variation in disjunctive populations of *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvico-

- linae, Rodentia) // J. Mammal Evol. 2019. Vol. 26. No. 2. P. 267–282
- Masing M. The skull of *Microtus levis* (Arvicolinae, Rodentia) // Folia Theriologica Estonica. 1999. No. 4. P. 76–90.
- Mohammadi Z., Darvish J., Ghorbani F., Haddad F. Cytogenetic characterization of 23 species of rodents from Iran // Iranian Journal of Animal Biosystematics. 2013. Vol. 9. No. 1. P. 57–72.
- Musser G.G., Carleton M.D. Family Muridae // In: Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. 3 ed. / Wilson D.E., Reeder D.M., eds. Washington, DC: Smithsonian Institution Press; The Johns Hopkins University Press, 2005. P. 956–1038.
- Pavlova S.V., Tchabovsky A.V. Presence of the 54-chromosome common vole (Mammalia) on Olkhon Island (Lake Baikal, East Siberia, Russia), and the occurrence of an unusual X-chromosome variant // Comparative Cytogenetics. 2011. Vol. 5. No. 5. P. 433–440.
- Raicu P., Kirilova M., Hammar M. A new chromosomal sex-determining mechanism in *Microtus arvalis* Pallas // Cenetica. 1969. Vol. 40. No. 1. P. 97–102.
- Seabright M. A rapid banding technique for human chromosomes // Lancet. 1971. Vol. 2. P. 971–972. doi:10.1016/S0140-6736(71)90287-X
- Selçuk A.Y., Kefelioğlu H. Cytogenetic characteristic of east european vole *Microtus levis* and common pine vole *Microtus subterraneus* (Mammalia: Rodentia) from Turkey // Biharean Biologist. 2018. Vol. 12. Is. 1. P. 13–16.
- Shenbrot G.I., Krasnov B.R. An Atlas of the Geographic Distribution of the Arvicoline Rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia: Pensoft Publ, 2005. 336 p.
- Sumner A.T. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // Exp. cell res. 1972. Vol. 75. P. 304–306.
- Tougaard C., Montuire S., Volobouev V., Marcova E., Contet J., Aniski V., Quere J.-P. Exploring phylogeography and species limits in the Altai vole (Rodentia: Cricetidae) // Biological Journal of the Linnean Society. 2013. Vol. 108. P. 434–452.
- Yavuz M.; Oz M., Albayrak I. Karyological and Some Biological Features of the *Microtus levis* (Miller, 1908) (Mammalia: Rodentia) at the Eleven New Localities on Taurus, West Mediterranean Region in Turkey // Journal of Applied Biological Sciences. 2011. Vol. 5. I. 2. P. 23–28.

## THE INVASIONS OF THE COMMON VOLE SIBLING SPECIES

© 2019 Malygin V.M.<sup>a, \*</sup>, Baskevich M.I.<sup>b, \*\*</sup>, Khlyap L.A.<sup>b, \*\*\*</sup>

<sup>a</sup> Lomonosov State University, 119092 Moscow, Russia;

<sup>b</sup> A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 119071 Moscow, Russia;

e-mail: \*vmalygin1@yandex.ru; \*\*mbaskevich@mail.ru; \*\*\*khlyap@mail.ru

The review of own and literary data on invasions of sibling species *Microtus* from the group “arvalis” (East European, *M. rossiaemeridionalis*, common, *M. arvalis* and Altai, *M. obscurus* voles) is given. It has been established two stages of invasions differing in duration which defined formation of modern ranges of these species and had an influence on evolutionary processes. The first stage is connected with agricultural development of Eurasia from the early Neolithic before broad plowing of lands in the second half of the 20th century. Expansion of the range in the northern direction after deforestation for plowing of lands and in southern one, as a result of irrigation of arable lands, is peculiar to all three sibling species. The second stage is caused by expansion of transport network and growth of traffic flows in the 20th century. The last is characteristic for *M. rossiaemeridionalis*. The natural and historical reasons of formation of a contact zone between *M. arvalis* and *M. obscurus* are reconstructed. The original maps showing modern distribution of sibling species *Microtus* of the arvalis group are given, and the natural and historical factors that influenced the formation of their ranges are discussed.

**Key words:** *Microtus* of the group “arvalis”, sibling species, anthropogenic influence, distribution, pulsations of ranges, invasions.