

УДК 599.323.4

© 1992 г. И. В. Загороднюк

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И УРОВНИ ЧИСЛЕННОСТИ *TERRICOLA SUBTERRANEUS* НА ТЕРРИТОРИИ СССР

Приведен обзор литературных и оригинальных данных по ареалогии и демографии одного из наименее изученных видов грызунов Восточной Европы. Ареал вида охарактеризован по 75 основным находкам, относящимся к территории Эстонии, Белоруссии, России, Украины и Молдовы. Проанализирована географическая изменчивость биотопической приуроченности и основных демографических характеристик вида: длительность репродуктивного периода, плодовитость, уровни численности и удельный вес в отловах грызунов. Показано наличие клинальной изменчивости всех проанализированных параметров, закономерно убывающих по направлению к северо-восточной части ареала. Зоной оптимума ареала вида на данной территории является субальпика Карпат, а в более широких пределах — бореальные сообщества Лесостепи. Установленные закономерности географической изменчивости свидетельствуют о недавнем вселении вида на равнины Восточной Европы с предгорий пояса альпийской складчатости.

Подземная полевка в настоящее время является одним из наименее изученных видов грызунов нашей фауны. Связано это с двумя причинами — трудной диагностической вида и его спорадичным распространением. В большинстве руководств в качестве диагностирующего обычно предлагается лишь один трудно реализуемый в поле критерий — слияние пары дентиновых полей в основании параконида M_1 , хотя в ряде специальных публикаций приводится комплекс экологических, экстерьерных и черепных диагностических особенностей. Слабая изученность вида объясняется и особенностями его экологии: скрытый образ жизни, ярко выраженная периодичность суточной и сезонной активности, мозаичность распределения по ареалу.

В результате, во многих районах вид десятилетиями не регистрируется либо вовсе не известен. Достаточно заметить, что Огневу (1950) было известно лишь 19 экз. подземной полевки. Впервые вид выявлен в Восточной Европе в конце XIX столетия в Белгородской обл., но этот факт остался неизвестным и только в 1922 году Виноградов описал его с территории Харьковской обл. как *Pitymys ucrainicus*. После цикла исследований погадочных материалов (Підоплічка, 1937) его ареал в Восточной Европе «расширен» на большую часть территории Украины (Огнев, 1950). В это же время вид впервые указан и для Европейского Севера (Підопличко, 1951), но только в последние годы установлено более широкое его распространение в ряде северных и восточных территорий. Вместе с тем ареал вида по имеющимся в литературе данным представляется разорванным на несколько участков, сохранившихся после сокращения более широкого ареала в прошлом (Громов, Поляков, 1977).

Обзор накопленных данных по ландшафтно-биотопической приуроченности *Terricola subterraneus* и установление закономерностей его распределения по ареалу представляют значительный интерес. Связано это с тем, что: 1) это один из немногих типично европейских видов, ареал которого простирается на равнины Восточной Европы, 2) является эдификатором климатических сообществ неморального типа и 3) является

одним из наиболее своеобразных представителей позднеголоценовых фаунистических комплексов, история формирования которых может быть существенно дополнена при наличии достаточно полных знаний о его современном распространении.

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

(РИС. 1)

Для *T. subterraneus* до сих пор обозначены лишь пределы его распространения в Западной (Niethammer, Kragg, 1982) и Восточной Европе (Загороднюк, 1989). Здесь принято подразделение географических популяций вида по их цитогенетическому статусу (ibidem). При проведении данного исследования наряду с подробным анализом литературы изучены и переопределены коллекционные сборы кустарниковых и обыкновенных полевков с территории европейской части СССР, хранящиеся в зоологических музеях Киевского (ЗМКУ) и Московского (ЗММУ) университетов и Института зоологии АН УССР (ИЗУ), а также коллекции Гиренко, Сокура и сборы автора, хранящиеся в отделе популяционной экологии и биогеографии этого института (ОПЭБ). При составлении кадастра в первую очередь учитывались реальные находки вида, подтверждаемые коллекционными сборами, а также указания на его находки в работах исследователей, специально его изучавших. По возможности минимально учитывались данные об обнаружении вида в погадках птиц. По результатам анализа музейных сборов удельный вес неправильных определений составил около 5 % особей других видов, хранившихся под названием "*Microtus subterraneus*" и около 1–2 % собственно *subterraneus*, хранившихся как *Microtus arvalis*. Фактологическое подтверждение находок вида приводится в краткой форме по схеме «экз.—коллекция».

Группа форм "*subterraneus*" (2n=54)

Представлена в регионе подвидом *transvolgensis* Shanev et Shaposhnicov. К этой группе здесь относятся все северо-восточные популяции. Кариологический анализ проведен для полевков из Ленинградской области (Sablina et al., 1989) и Беловежской Пуши (Meulan, 1970). Впервые наличие вида на северо-востоке установлено по костным остаткам в пище *Nyctereutes procyonoides* из Новгородской обл. по материалам из Центрально-лесного заповедника (Пидопличко, 1951). Однако его обитание в этом регионе категорически отрицалось (Новиков, Петров, 1953 и др.). Это нашло свое продолжение и в последних наиболее полных сводках по фауне грызунов Европы (Niethammer, Kragg, 1982; Пантелеев и др., 1990), где восточная часть видового ареала обозначена лишь в пределах территории Украины. Подробное систематическое (Шанев, Шапошников, 1958) и экологическое (Турова-Морозова, 1959; Шанев, 1964) описание северных популяций *T. subterraneus* осталось без внимания.

Новые находки этого вида в Эстонии, на Валдае, в Вологодской области, а также результаты переопределения серийных сборов *M. arvalis* заметно изменили существующие взгляды. Из разряда видов «под вопросом» *T. subterraneus* переведен в ранг характерных, хотя и редких, элементов фауны европейского севера (Чернышев и др., 1985). Находки вида в Вологодской области свидетельствуют о более широком его продвижении на север, чем *arvalis* (Турова-Морозова, 1959), но его проникновение в таёжную зону рассматривают как позднеголоценовое событие, связанное с размещением «языков широколиственного леса» (Новиков и др., 1970). С севера видовой ареал ограничен среднеиюльской изотермой +16,5°, среднеянварской –12° и северной границей распространения дуба и травянистых неморальных сообществ (Шварц, 1985).

Север ареала. Эстония. 1 — Пярнуский р-н, Тоотси, 7 экз. (Masing et al., 1988). Псковская обл. 2 — Великие Луки, 1-ЗММУ (Шварц, 1985). Ленинградская обл. 3 — Бокситогорский р-н, 3-ЗММУ, 2n=54 (Sablina et al., 1989); 3a — там же, дер. Шульгино, 3-ЗИН; 3б — около 40 км ЮВ от Бокситогорска, 90 экз. (Новиков и др., 1970).

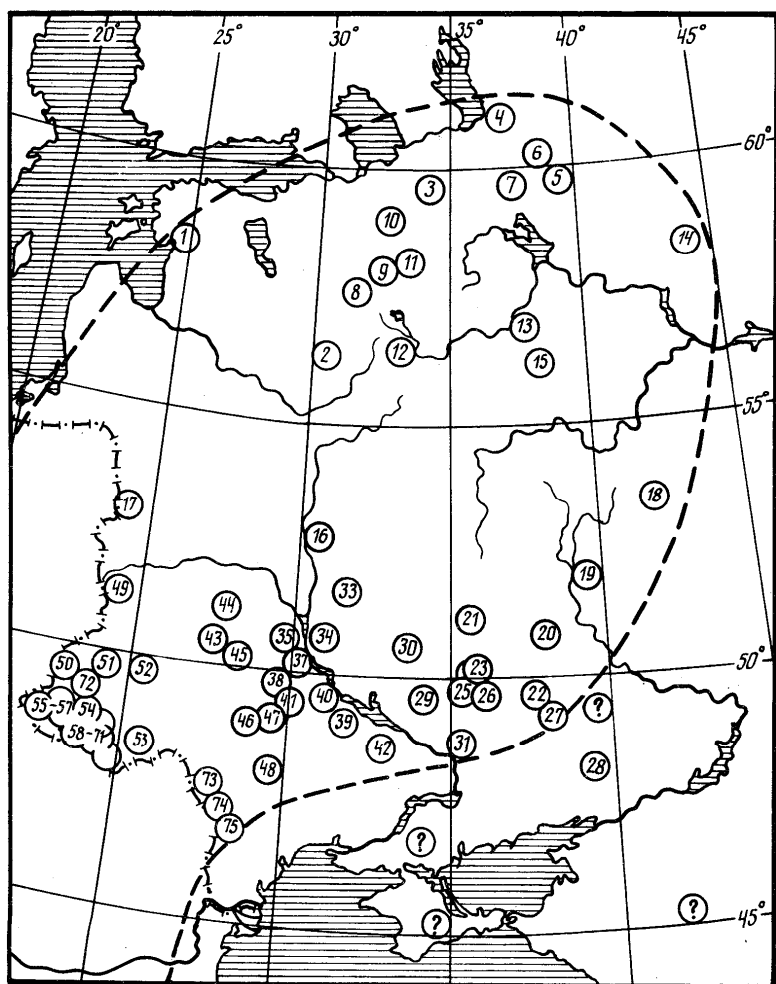


Рис. 1. Географическое распространение *Terricola subterraneus* на территории Восточной Европы. Номера мест находок вида соответствуют приведенным в тексте. Кругами отмечены места, откуда вид указывался ошибочно (по тексту № 32 а-э).

Вологодская обл. 4 — Вытегорский р-н, ЮВ берег Онежского оз., 3-ЗММУ (Турова-Морозова, 1959). 5 — Кубено-Озерский р-н, дер. Пески, 1-ЗММУ (Загороднюк, 1989). 6 — Кирилловский р-н, 2 экз. (Кузнецов, 1987); 7 — Белозерский р-н, 1 экз. (Шварц и др., 1991). Новгородская обл. К территории этой области относится первое упоминание об обитании вида на С-В Европы. Аргиропуло выявил его в пищевых остатках енотовидной собаки, но в дальнейшем Громов переопределил их как молодых *M. arvalis* (Новиков и др., 1970), тогда как Турова-Морозова (1959) — как несомненных *T. subterraneus*: 8 — Старорусский р-н, р. Ловать, 16 экз. (Морозов, 1947). 9 — Любыгинский р-н, пос. Тупик, 1-ЗИН; 10 — там же, 15 км СЗ от Неболча, окр. Хотцы, 1-ЗИН; 11 — Валдайский р-н, дер. Шуя, 15-ЗММУ (3 как "arvalis") (Шварц, 1985). По Чернышеву с соавт. (1985), на Валдае вид является эдификатором коренной ассоциации климаксного сообщества, завершающего ряд эвтрофной гидросерии *Betula* → *Picea* → *Quercus*; обычна в эвтрофных ельниках-кисличниках, приурочена к «окнам» и полянам с богатой травянистой растительностью и аналогичным участкам пойменных биотопов.

Северо-восток. Тверская обл. 12 — 30 км С от Нелидово, Центрально-лесной заповедник, 10 — кол. А. В. Истомина, 2-ЗММУ (Истомин, 1990); 1 экз. (Пидопличко, 1951, см. Гіренко, 1952); 13а — Кимровский (Максатихинский аuct.) р-н, дер. Заречье, 5-ЗММУ (Шанев, Шапошников, 1958); 13б — там же, «Ривзавод», 9-ЗММУ; 13 в — там же, ст. Новоселки, 2-ЗММУ (typ. loc. *transvolgensis*, добыто 63 экз.: Шанев, 1964). Костромская обл. 14 — Мантуровский р-н, дер. Шилово, станция ИЭМЭЖ, 3 экз. (Шварц и др., 1991). Московская обл. 15 — К СВ от Москвы на участке Софрино-Загорск, ст. Каллистово, дер. Подвязное, 1-ЗММУ (как *arvalis*) (Загороднюк, 1989).

Белоруссия. Гомельская обл. 16 — Речицкий р-н, 3 экз. (Фядзюшын, 1932, по Сержанин, 1955). Гродненская и Брестская обл. 17 — заповедник «Беловежская Пуца»: Хвойники, Ядвинское и Никорское л-во, Переров, 28-ЗММУ (4 как «*arvalis*») (Морозова-Турова, 1954).

Группа форм "*dacius*" (2n=52)

Изучены кариотипы полевков из Карпатского, Каневского (Загороднюк, 1988) и Воронежского заповедников (Baskevich, 1989) и Молдовы (эта работа).

Россия, Рязанская обл. 18 — Шацкий р-н, с. Желанное, междуречье Цны и Выши, 1 экз. (Гущина и др., 1981). Воронежская обл. 19 — Воронежский заповедник, 1 экз., 2n=52 (Baskevich, 1989); Белгородская обл. 20 — Валуйский р-н, р. Оскол, с. Конопляновка, 3 экз. (Огнев, 1950). 21 — Борисовский р-н, заповедник «Лес на Ворскле», 11-ЗИН (Новиков, Петров, 1953); добыто 254 экз. (Кузьмина, 1961).

Украина (Левобережье), Харьковская обл. 22 — окр. Изюма и Чугуева (Виноградов и Оболенский по Крижов, 1936); 23 — Харьковский р-н; «Ржавка», ст. Комаровка (20 км Ю от Харькова, Бабаевское л-во) и Мохначанское л-во, 6-ИЗУ (Рудинский, 1936); 24 — окр. пос. Мерефа и 25 — Валковский р-н, всего здесь добыто 29 экз. (Рудинский, 1936); 26 — Змиев, «Коробов хутор», 3-ЗИН; тур. loc. *Pitymys ucrainicus*. По Рудинскому (1936), типичными для вида местообитаниями являются дубравы, преимущественно в местах с лещиновым подлеском и зарослями костра и копытня. Луганская обл. 27 — Кременской р-н, Серебрянское л-во, 1-ИЗУ (Загороднюк, 1989). 28 — Свердловский р-н (Гіренко, 1960). 28а — Меловое, Стрельцовская степь, 1-ЗММУ (первично *Microtus* sp., хранится как *P. majori* (det. Огнев), = *rossiaemeridionalis*). Полтавская обл. 29 — Полтавский и 30 — Зеньковский р-ны (Гавриленко, 1928). Днепропетровская обл. 31 — к СВ от Днепропетровска, Самарский Бор, с. Васильевка, урочище «Козачий Гай», 1 экз. из погадок (Підоплічка, 1937).

Неподтвержденные находки: 32 — Аскания-Нова, 1 экз. из погадок (ibid.); Евпатория, 1-subfoss. (Антипина, Маслов, 1984); Ставрополь, 1-ЗММУ, =*majori*?. Вид в этом районе отсутствует; занос костных остатков в период миграций сов либо редкие морфотипы *M₁ socialis*. Черниговская обл. 33 — Березна (Дятлова in: Гіренко, 1960). Киевская обл. 34 — Броварской р-н, Заворичи, 1-ИЗУ.

Украина (Правобережье), Киевская обл. 35 — Припятский р-н, Бовище, 4-ИЗУ; 36 — ЮЗ окраина Киева: урочище «Теремки», 5 экз. (Гіренко, 1952), 38-ОПЭБ, 2n=52 (Загороднюк, 1988); Голосеевский лес, 1-ЗМКУ; 6-ОПЭБ; 37 — СЗ окраина Киева: 37 — урочище «Пуца-Водица» и «Оболонь», 3-ЗМКУ; 38 — Белая Церковь, заповедник «Александрия», добыто 35 экз., 3-ИЗУ (Гіренко, 1952). Черкасская обл. 39 — Смела, урочище «Волчья Гать», 2-ИЗУ; 40 — Каневский зап-к, 1-ИЗУ; 9-ЗМКУ (Межжерин, Михалевич, 1983); 41 — Уманский р-н, Козацкое, 1-ЗММУ (?из погадок); урочище «Зеленая Брама» (Гіренко, 1960).

Кировоградская обл. 42 — Знаменский р-н, с. Водное, урочище «Черный лес», 1-ИЗУ; 28-ЗМКУ (*ibidem*). Житомирская обл. 43 — зап. от Новоград-Волынский, Пилиповичи, 4 экз., 1-ИЗУ (Гіренко, 1952); 44 — Олевск, 1 экз. (Сокур, личн. сообщ.); 45 — Житомир, 2-ЗМКУ. Винницкая обл. 46 — Хутковцы, Немировецкий р-н (*ibidem*); 47 — Дашевский р-н, совхоз «Білки», 2-ИЗУ (Гіренко, 1960). Одесская обл. 48 — ЮЗ от Саврань, урочище «Савранский лес», 1-ОПЭБ.

Украина (запад), Волынская обл. 49 — окр. Шацка, 1-ИЗУ. Львовская обл. 50 — Хировский р-н, Рудава, 1-ИЗУ (Гіренко, 1960); 51 — окр. Львова и с. Сихов Винниковского р-на (Татаринов, 1956); 52 — Плисницкое Олеского р-на (*ibidem*). Ивано-Франковская обл. 53 — «Заболоть» (?=Заболотов), 1-ОПЭБ; 54 — Осмолода (Татаринов, 1956). Закарпатская обл. 55 — Ужгород (Корчинский, 1988); 56 — 25 км В от Чопа, Вел. Добронь, 1-ИЗУ и 3-ОПЭБ; 57 — Береговский р-н, Вел. Бакта, 5-ИЗУ; Берегово (Турянин, 1969).

Украина (Карпаты). 3 последние области граничат по основным водоразделам Карпат, в связи с чем распространение вида в горах приводится с привязкой к горным массивам. Здесь вид населяет практически все лесные и околослесные биотопы в пределах всех высотных поясов, доходя до верхней границы криволесья. Наиболее характерный представитель пояса буковых лесов и криволесья, где приурочен к осветленным и богатым травянистой растительностью полянам; особенно многочислен в рудеральных ценозах субальпика, прежде всего в зарослях щавельника (Турянин, 1969; Рудышин, 1987). Следует учесть, что до сих пор вид не отличали от *T. tatricus*, в связи с чем данные по численности *T. subterraneus* в Карпатах, особенно в поясе буковых лесов, могут быть несколько завышенными.

Черногора. Впервые вид отмечен на полонине Пожижевской (1450 м) (Fudakowski, Sagan, 1935, приводится по: Татаринов, 1956). 58 — Черногора, без loc., 1-ЗММУ; 59 — Раховский р-н, к В от Ясиня, Лазещина, 7-ИЗУ; окр. Ясиня, 1-ЗИН; урочище «Козмешик» (Турянин, 1969); 60а — гора Шешул, СЗ склон, 1560 м (Турянин, 1969), 9 -ЗММУ; 60б — ЮЗ склон горы Петрос, 9-ЗМКУ; 60в — Говерла, Зап. (урочище «Брескул», 1350 м), сев. и ЮВ (полонина Пожежевская) макросклоны, 21-ЗМКУ. 61 — Верхн. Балцатул, 3-ЗМКУ; Черная гора (Татаринов, 1956).

Мармарошские Альпы. 62 — к Ю от Деловое, горы Гуруст и Поп-Иван Мармарошский (Турянин, 1969).

Свидовец. 63а — к зап. от Квасы, гора Квасовский Менчул (стационар Львовского университета), 2-ЗМКУ; 5-ИЗУ; там же, урочище «Васкул», 10-ЗММУ; из этой серии выделены типы *T. tatricus zykovi* Zag.; 63б — Квасы, 1-ИЗУ. Горганы. 64 — Быстрица (= Рафайлово), 2 -ИЗУ.

Хребет Красна. 65а — Усть-Чорна, 1-ЗМКУ; 65б — 10 км С от Усть-Чорна, урочище «Брадул», 17-ЗМКУ; 66 — Полонина Менчул, 1-ЗММУ; 67 — 18 км С от Широкий Луг, урочище «Средний Салаш», 700 м, 1-ОПЭБ, 2n=52+inv. (Загороднюк, 1988; уточн. здесь); 67б — 17 км СВ от Межгорье, Синевирская Поляна, гора Каменка (Турянин, 1969).

Боржава. 68а — окр. Воловца (Татаринов, 1956); 68б — массив Боржава, верх. граница леса, 2-ЗМКУ; 68в — верховья р. Боржава, 1-ЗММУ; полонина Скалянка и 10 км СЗ от Свалява в окр. с. Синяк (Турянин, 1969); 69 — Верхние Боржавы (со стороны Львовской обл.), «Головчин» (=р. Головчанка), 2-ЗММУ.

Полонина-Руна. 70 — Лумшоры и Липовцы, 3-ИЗУ и 1-ОПЭБ; 71а — гора Балцатул, 1424 м, сев. склон, 1-ЗММУ (Татаринов, 1956); 71б — Полонина-Руна, 1000 м, южный склон, 1-ЗММУ; верхняя граница леса, 5-ОПЭБ; Сухой Поток, 1-ИЗУ; 72 — окр. Сколе (Татаринов, 1956).

Молдова. 73 — Фалештский р-н, 4–6 км ЮЗ Калинешты, лес в пойме р. Прут, 3-ОПЭБ, 2п=52, leg. Михайленко; 74 — Страшенский р-н, Лозовский лес, 2-ЗММУ; 75 — Центральные Кодры (Страшенский, Оргеевский, Каларашский и Ниспоренский р-ны), влажные участки леса с мощным слоем подстилки, травянистым покровом и подлеском, много на зарастающих вырубках (Лозан, 1971).

ЧИСЛЕННОСТЬ

Биотопы и уровни численности. Основная информация по биотопической приуроченности вида в различных регионах представлена в кратких комментариях к кадастру. Здесь же отметим наиболее общие закономерности. В Западном Полесье это один из наиболее характерных субдоминантов. Из 22 добытых в Беловеже экз. 9 — в сырых елово-ольховых лесах и 9 — в грабовом молодняке (Морозова-Турова, 1954). На севере, в Вологодской обл., по данным того же исследователя (Турова-Морозова, 1959), вид отлавливался на границе смешанного леса (ольха, ива, ель) и суходольного луга. В отличие от южных и горных популяций, для северных характерны низкий уровень численности и в условиях общей мезофитизации ландшафта вид строго приурочен к биотопам с неморальными комплексами травянистой растительности (произрастающей здесь под пологом типично бореальных сообществ) и частично открытых биотопов, нередко суходольных лугов, граничащих с лесами, лесных полян и зарастающих вырубков.

По мере приближения к оптимуму ареала на фоне заметного увеличения уровней численности вида наблюдается заметное расширение спектра заселяемых им биотопов вплоть до регистрации на сельхозугодьях. Так, в Беловеже его отмечают на ячменном поле (ЗММУ, leg. Турова), а в Закарпатье — на клеверном поле у лесопарка (долина, Турянин, 1969), на картофельном поле (горные районы, Левицкая, 1949), на неудобьях среди полей в окрестностях Ужгорода (Корчинский, 1988), на посевах озимых и скошенном овсе (ИЗУ, leg. Сокур). Если на севере поселения вида нередко приурочены к открытым и хорошо дренируемым околослесным биотопам (см. Турова-Морозова, 1959), то в условиях ксероморфных лесостепных экосистем он становится обычным обитателем влажных лесных балок (см. Рудинский, 1936; Лозан, 1971; Межжерин, Михалевич, 1983). Для северных популяций (Ленинградская обл.) установлено, что выбросов почвы полевки не делают (Новиков и др., 1970), тогда как для популяции из лесостепи (Белгородская обл.) это — одна из наиболее характерных и хорошо описанных особенностей (Кузьмина, 1961).

Наиболее подробно изучена экология карпатских популяций, одних из наиболее многочисленных. В ельниках (900–1400 м) в местах с густым травяным покровом средняя численность вида составляет 6 ос/га, тогда как в можжевельниковых и ольшанниковых ассоциациях, равно как и в приземистоовсянничниках альпика — от 31 до 38 ос./га (Рудышин, 1987). В рудеральных ценозах, наиболее типичными из которых являются заросли щавельника, — доминант с удельным весом в отловах до 40 % и численностью 75,6 ос./га (табл. 1). В целом наблюдается ярко выраженная клинальность изменения уровней численности вида по ареалу — от 0,1–2,0 экз./100лс на северо-востоке до 2–4 в лесостепи и 4–16 в Карпатах (рис. 2).

Динамика численности. Ввиду малой изученности вида данные по динамике численности фрагментарны и противоречивы. К тому же, как показал анализ литературных данных и результаты переопределения музейных коллекций, вид далеко не всегда правильно диагностируется, что допускает анализ данных немногих исследователей. Как следует из приведенных в таблице (табл. 2) данных, численность *Terricola subterraneus* претерпевает существенные многолетние колебания. Благодаря совпадению учетных периодов представляется возможным сравнить динамику численности географически разобщенных популяций гор, лесостепи и тайги.

Таблица 1

Численность и удельный вес *Terricola subterraneus*

Местность, год	Биотоп	Численность *	Удельный вес **	n ***	Источник
Эстония, Пярну, 1986	—	3,1 /лс	—	224 лс	Masing et al., 1988
Валдай, 1976–1981	ельники-кисличники	1,0 /лс (0,2–2,3)	6,6 R	3800 экз.	Шварц, 1985, Чернышев и др., 1985
Нелидово, 1980–1988	ельники	0,1–0,2 /лс	0,3 R	4500 экз.	Истомин, 1990
Беловежская Пуща, 1952	—	0,4 /лс	3,1 R	730 лс	Морозова-Турова, 1954
Житомирская обл., 1949	осинник	1,3 /лс	8,7 M	300 лс	Гіренко, 1952
Белгородская обл., 1936–1946	дубравы	—	10,3 R (2,8–20,3)	1710 экз.	Новиков, Петров, 1953
там же,	заросшие балки	3 (2–4) /лс	—	400 лс	Новиков, 1950
Каневский зап-к, 1978–1982	дубрава	4,0 /га (0,7–14,0)	9,0 R (3,6–28,0)	около 1500 лс	Межжерин, Михалевич, 1983
Белая Церковь Киев, 1949	парк дубрава	4,4 /лс 1,7 /лс	21,6 R 16,1 M	182 лс 300 лс	Гіренко, 1960 Гіренко, 1952
Молдавия, Кодры	—	4,0 /лс	16,5 R	—	Лозан, 1971
Карпаты, Черногора, 1979–1982	ельники субальпика шавельники	6,0 /га 35,5 /га 75,3 /га	— — 40,0 R	каждый месяц 500 лс	Рудышин, 1987
там же	леса, вырубки	0,86 /лс	35,3 R	2100 лс	Турянин, 1969
там же	альпика	8–16 /лс	—	—	Пилявский, 1970
Вост. Татры, 1978–1983	—	—	57,2 R	815	Zima et al., 1984

* Данные на 100 ловушко-суток и на 1 га обозначены как «/лс» и «/га»;

** R и M, соответственно, % от всех Rodentia или Micromammalia;

*** общее число отловленных животных или отработанных ловушко-суток.

В Карпатах пик численности пришелся на 1980 г., и уже через 2 года численность вида снизилась в 2,2 раза. В Каневском заповеднике численность вида за тот же период оказалась на 1–2 порядка ниже, и к 1982 г., напротив, увеличилась в 14 раз. Валдайская популяция в значительно меньшей степени подвержена таким колебаниям, и незначительное повышение численности вида отмечено в 1979 г., что лишь отчасти сходно с циклом карпатских *subterraneus* (табл. 2). Таким образом, в географически разобщенных популяциях подземной полевки синхронизация колебаний их численности не отмечается. В целом же в ряду северные–горные–южные популяции имеется тенденция к запаздыванию периодов максимальной численности на два года.

На Валдае численность *subterraneus* определяется в основном климатическими факторами, прежде всего условиями зимовки (Шварц, 1985). Межжерин и Михалевич (1983), напротив, считают, что популяционные циклы этого вида определяются биотическими факторами, а его численность находится в противофазе с численностью семян (в частности *M. glareolus* и *S. flavicollis*), тогда как в работе их предшественников (Новиков, Петров, 1953) утверждается обратное: рост численности этих видов в географически близкой популяции (Лес на Ворскле) происходил синхронно.

Следовательно, популяционные циклы *subterraneus* не являются строго синхронизированными с симпатричными видами грызунов. В пользу первого мнения (климат как лимитирующий фактор) свидетельствуют также результаты исследований по двигательной активности вида и особенностям его терморегуляционного поведения. В эксперименте установлено, что в интервале 21–35° полевки предпочитают узкий диапазон с модой $t=28^{\circ}$ (Гіренко, 1960), а по Пилявскому (1970) они наиболее активны при тем-

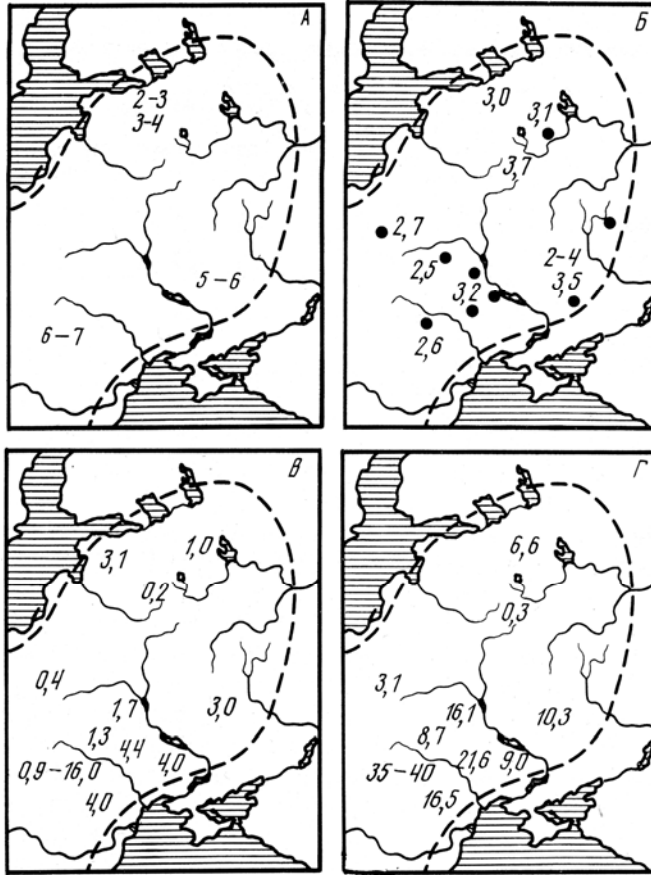


Рис. 2. География численности *Terricola subterraneus*: А — продолжительность репродуктивного периода; Б — среднее число эмбрионов и места регистрации $2m=4$ (указаны черными кружками); В — численность в расчете на 100 лс; Г — удельный вес в отловах грызунов

пературе почвы 12–26° и воздуха 12–17°. В то же время, внутринорная активность животных остается полифазной (Кузьмина, 1961).

В связи с вышеизложенным становится очевидным, что *Terricola subterraneus* — вид южного происхождения, имеющий оптимум своего ареала за пределами равнин Восточной Европы. Об этом свидетельствуют и крайне низкий уровень морфологической дивергенции восточноевропейских *subterraneus* s. l. (Загороднюк, 1989) и распределение вида на севере в не характерных для него биотопах (Новиков и др., 1970), где он «закрепился» благодаря наличию травянисто-кустарниковых сообществ неморального типа, произрастающих здесь под пологом типично бореальных комплексов (Чернышев и др., 1985).

Число *маммае*. Очевидно, что $2m$ является лимитирующим фактором для репродуктивных потенций видов: на уровне межвидовых сравнений $2m$ у Arvicolidae закономерно увеличивается у северных форм и положительно коррелирует со средним размером выводка (Niethammer, 1972). У многих близких к *T. subterraneus* форм отмечены различия и полиморфизм $2m$: 3 пары ($2m=6$) у кавказских *majori* и *daghestanicus*, $2m=4/6$ у южноевропейских *savii* et *thomasi*, $2m=8$ у закавказских *schelcovnicovi*, $2m=4$ у центральноевропейских *multiplex* и западноевропейских *duodecimcostatus*.

Таблица 2

Изменения численности *Terricola subterraneus* в различных регионах

Местность	Биотоп	Период наблюдений							Источник
		1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	
Валдай (ос./100 лс)	ельники-1*	0,2	0,5	?	1,2	0,6	—	—	Чернышев и др., 1985
	ельники-2*	0,0	0,0	1,4	0,0	0,0	—	—	
	<i>в среднем</i>	0,1	0,3	1,4	0,6	0,3	—	—	
Карпатский заповедник (ос./га)	щавельники	—	—	—	71,1	122,6	79,2	28,2	Рудышин, 1987
	можжевельники	—	—	—	48,6	23,3	21,0	—	
	ольшаники	—	—	—	36,6	41,6	35,7	—	
	<i>в среднем</i>	—	—	—	52,1	62,5	45,3	28,2	
Каневский заповедник (ос./га)	грабовая дубрава	—	—	2,0	0,7	1,0	2,3	14,0	Межжерин, Михалевич, 1983

* Верхняя строка — ельники-кисличники эфтрофного происхождения, нижняя — мезотрофные; учтены данные за июль-август. Максимальные уровни численности выделены полужирным шрифтом.

Из восточноевропейских форм в этом отношении впервые изучены полевки из окр. Харькова, для которых Рудинский (1936) установил $2m=4$ (т. е. 2 пары, паховые). Впоследствии те же значения установлены для *subterraneus* из Беловежской Пущи (Морозова-Турова, 1954), Шацкого р-на Рязанской обл. (Гуцина и др., 1981), окрестностей Белой Церкви на юге Киевской обл. и Пилиповичи Житомирской обл. (Гіренко, 1952). Неизменное $2m=4$ установлено нами для *subterraneus* из Каневского заповедника (4 самки), урочища «Теремки» на Ю-В окраине Киева (11 самок), урочищ «Брескул» (Раховский р-н, 32 самки) и «полонина Марышевская» (Ворохтинский р-н, 23 самки) в Черногорском массиве Восточных Карпат (рис. 2, Б). Очевидно, что для всех восточноевропейских *subterraneus* характерно стабильное $2m$, что может служить еще одним свидетельством в пользу их конспецифичности и позволяет подойти к анализу данных по плодовитости вида, соблюдая «прочие равные условия». Заметим, что по $2m$ исследуемый вид однозначно отличается от всех симпатричных восточноевропейских Arvicolidae ($2m=8$), что указывает на его южные корни и подтверждает наличие здесь зоны пессимума его ареала.

Соотношение полов и сроки размножения. Для определения эффективного размера популяций важно учесть соотношение полов, которое по данным Новикова с соавт. (1970, Ленинградская обл.) явно сдвинуто в пользу самцов. Та же тенденция наблюдается и во всех остальных проанализированных выборках, за исключением популяции из Белгородской обл., где, по данным того же исследователя (Новиков, Петров, 1953), наблюдается обратное соотношение (см. табл. 3). По Рудышину (1987) преобладание самцов в популяции из Черногоры наблюдается лишь в старших возрастных группах, тогда как среди прибылых численно доминируют самки. В совокупной выборке из Карпат, по этикеточным данным зоомузеев, доля самок составляет также 45,1 % (n=91).

Продолжительность внутриутробного развития у *subterraneus* составляет в среднем 24 (20–26) дня, что следует учитывать при уточнении сроков репродуктивного периода (Buchalczuk, 1960). В лесостепи, по данным Гиренко (1952), за сезон самка приносит 3–4 выводка, а по данным Кузьминой (1961), на основании периодов увеличения численности по месяцам, — 3 выводка. На основании имеющихся данных хорошо прослеживаются географические изменения репродуктивного периода (рис. 2, А) — от 2,5 мес. (июль – начало сентября) в Ленинградской обл. (Новиков и др., 1970) и 4 мес. (конец апреля или начало мая — конец августа) на Валдае и в Тверской области

Таблица 3.

Плодовитость восточноевропейских *Terricola subterraneus*

Местность	Число эмбрионов		Самок % (n)	Источник
	X (Lim)	n		
Валдай	3,10 (2–5)	11	—	Шварц, 1985
Центрально-лесной зап-к	3,70 (2–5)	6	50,0 (12)	Истомин, 1990
Ленинградская обл.	3 (реже 2)	9	42,2 (90)	Новиков и др., 1970
Лес на Ворскле	2–4 (2–8)	58	63,3 (169)	Кузьмина, 1961**
Харьков	3,50 (3–4)	2	—	Рудинский, 1936
Белая Церковь	3,17 (2–6)	6	—	Гіренко, 1952
Беловежская Пуща	2,74 (1–5)	42	42,8 (1165)	Wasilewski, 1960
Житомирская обл.	2,50 (2–3)	2	—	Гіренко, 1952
Татры	2,25 (1–4)	71	48,4 (475)	Kratochvil, 1969
Карпаты, Черногора	2,57 (1–5)	439	50 (текст)	Рудышин, 1987
там же	2,60 (2–5)*	56	—	Турянин, 1969

* — По данным Турянина (1969) на ранних стадиях беременности иногда отмечалось до 7 эмбрионов, но в результате резорбции реальная величина выводка не превышает 5; ** — данные по доле самок в популяции из Белгородской обл. из работы (Новиков, Петров, 1953).

(Шварц, 1985; Истомин, 1990) до 6 мес. (начало апреля — середина сентября) в Харьковской области (Рудинский, 1936) и 6–7 мес. (май–октябрь, редко ноябрь) в Карпатах (Рудышин, 1987).

Плодовитость. Необходимо заметить, что плодовитость полевок зависит от их возраста. В ряду *subadult* – *adult* – *senex* этот показатель закономерно увеличивается: 2,03 (n=60) → 2,52 (n=253) → 2,82 (n=126) эмбр./самку (Рудышин, 1987). Отмечается также изменчивость по годам, в Карпатах — от 2,28 до 3,17, причем в годы высокой плотности средняя величина выводка уменьшается. Как видно из представленных данных (табл. 3), практически для всех изученных популяций независимо от периода и места исследований отмечены одни и те же лимиты — 2–5 эмбр./самку, тогда как средний размер выводка заметно уменьшается по направлению к центру видового ареала (рис. 2, Б). Это соответствует взглядам, согласно которым в зоне оптимума ареала накапливается большой генетический груз, сказывающийся на репродуктивных потенциях популяции. Действительно, для восточноевропейских форм вида такой тренд мы наблюдаем в Карпатах, где наиболее высоки уровни его численности, наиболее низкий размер выводка и отмечен хромосомный полиморфизм (рис. 2).

Выводы

1. При значительных морфологических отличиях (уплощенный профиль черепа, широкий мезглазничный промежуток, короткие *foramen incisiva*, слияние дентиновых полей на M^3 и в основании параконида M_1 , отсутствие грудных *mammae*, короткая *planta* с 5 подошвенными буграми *etc.*) и своеобразии экологии (лесные и прилесные биотопы, колониальный характер поселений) вид в большинстве случаев диагностируют как *Microtus arvalis* (s. l.), что и является основной причиной крайне малой изученности вида на востоке его ареала.

2. В результате новых полевых исследований и переопределения коллекционных сборов «*Microtus arvalis*» установлено значительно более широкое распространение вида на равнинах Восточной Европы вплоть до Костромской, Московской и Рязанской обл. на востоке и Вологодской, Ленинградской областей и Эстонии на севере.

3. По направлению от Карпат к северо-востоку закономерно и существенно уменьшается период размножения и увеличивается средний размер выводка.

4. Параллельно с этим отмечается сужение спектра предпочитаемых видом биотопов (эвтрофные мезоморфные бореальные комплексы).

5. Вдоль клины Карпаты–Лесостепь–Полесье–Тайга численность вида закономерно убывает, и из числа доминантов в Карпатах и субдоминантов в Лесостепи и Полесье он переходит в разряд наиболее редких элементов фауны Европейского Севера.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антипина Е. Е., Маслов С. П., 1984. История формирования экосистем Крыма в позднем голоцене // VIII зоогеогр. конф. (Л., 1985). М., 164–165.
- Виноградов Б. С., 1922. Нахождение в Южной России рода *Pitymys* McMurtrie // Изв. Петрогр. станц. защ. раст. от вредителей, 3, 7–10.
- Гавриленко Н., 1928. Опыт составления систематического каталога зверей Полтавщины. Полтава: Изд. Полтав. союза охотн., 1–18.
- Гіренко Л. Л., 1952. До екології чагарникової полівки // Зб. праць Зоол. муз. АН Укр. РСР. Київ, 25, 46–64. — 1960. Нові дані з екології та географічного поширення в УРСР української чагарникової полівки — *Microtus (Pitymys) subterraneus ucrainicus* Vinogr, 1922 // Пр. Ін-ту зоол. Київ, 16, 31–42.
- Громов И. М., Поляков И. Я., 1977. Полевки (Microtinae) / Фауна СССР. Млекопитающие, 3, 8. Л.: Наука, 1–504.
- Гущина Е. Г., Преклонский С. Г., Тихомирова В. Н., Шапошников Л. В., 1981. Охрана животных и растений Рязанской области. Рязань, 1–112.
- Загороднюк И. В., 1988. Кариотип, систематическое положение и таксономический статус *Pitymys ucrainicus* // Вестн. зоол., 4, 50–55. — 1989. Таксономия, распространение и морфологическая изменчивость полевок рода *Terricola* Восточной Европы // Вестн. зоол., 5, 3–14.
- Истомин А. В., 1990. Особенности распространения и биологии подземной полевки на северо-востоке ареала // Вестн. зоол., 3, 61–63.
- Корчинский А. В., 1988. Грызуны Украинских Карпат (итоги исследования) // Вопр. охр. и рац. использования растит. и животн. мира Украинских Карпат. Ужгород: Изд. МОИП, 156–173.
- Крижов П. А., 1936. Географічне поширення шкідливих гризунів УСРР // Зб. праць Зоол. муз. Укр. АН., 16 (1935), 33–91.
- Кузнецов Г. Г., 1987. Влияние хозяйственного освоения лесных территорий Европейского Севера на население животных // Влияние антропогенного преобразования ландшафта на экологию и численность мелких млекопитающих. М.: Наука, 64–72.
- Кузьмина И. Е., 1961. Новые данные по экологии подземной полевки *Microtus (Pitymys) subterraneus* Sel.-Long // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 66, 6, 33–42.
- Левцицька В. С., 1949. Матеріали про гризунів-шкідників культурних посівів гірської частини Іршавської округи Закарпатської області // Наук. зап. Львів. ун-ту. Сер. біол., 16, 5, 153–167.
- Лозан М. Н., 1971. Грызуны Молдавии, 2. Кишинев: Штиинца, 1–185.
- Межжерин В. А., Михалевич О. А., 1983. Связь плотности популяций мелких млекопитающих с состоянием их кормовой базы // Экология, 5, 49–56.
- Морозова-Турова Л. Г., 1954. Подземная полевка и северный кожан в Беловежской Пуще // Бюлл. МОИП, 59, 5, 93–94.
- Новиков Г. А., Айрапетьянц А. Э., Пукинский Ю. Б. и др., 1970. Звери Ленинградской области (фауна, экология и практическое значение). Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1–360.
- Новиков Г. А., Петров О. В., 1953. Экология подземной полевки (*Microtus (Pitymys) subterraneus ucrainicus* Vinogr.) в лесостепных дубравах // Зоол. журн. 32, 1, 130–139.
- Огнев С. И., 1950. Подсемейство Microtinae. Полевки / Звери СССР и прилежащих стран, 7. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1–706.
- Пантелеев П. А., Терехина А. Н., Варшавский А. А., 1990. Экогеографическая изменчивость грызунов. М.: Наука, 1–374.
- Підоплічка І. Г., 1937. Підсумки дослідження погадок за 1924–1935 рр. // Зб. праць Зоол. муз. Укр. АН. Вып. 19. Київ, 101–170.
- Підопличко І. Г., 1951. О ледниковом периоде. Вып. 2. Киев: Изд. АН УССР, 1–264.
- Пилявский Б. Р., 1970. Суточная и сезонная активность подземной полевки (*Microtus subterraneus* Selys-Long.) в высокогорье Украинских Карпат // Вестн. зоол., 2, 24–27.
- Рудинський О. М., 1936. До біології української підземної польовки // Зб. праць Зоол. музею АН УРСР, 16 (1935), 124–128.
- Рудышин М. П., 1987. Экология подземной полевки в Украинских Карпатах // Хомяковые фауны Украины. Ин-т зоол. АН УССР, Препринт, 7, 6–11.

- Серганин И. Н., 1955. Млекопитающие Белорусской ССР. Минск, 1–312.
- Татаринов К. А., 1956. Звірі західних областей України. Київ: Вид-во АН УРСР, 1–188.
- Турова-Морозова Л. Г., 1959. О распространении подземной полевки (*Pitymys subterraneus* De Sel.-Long) в Европейской части СССР // Биол. науки (Докл. высш. школы), 3, 73–75.
- Туракин И. И., 1969. Об экологии подземной полевки *Microtus (Pitymys) subterraneus subterraneus* de Selys Longch в Украинских Карпатах // Вопр. охр. прир. Карпат. Ужгород: Карпаты, 222–237.
- Чернышев Н. В., Попов В. А., Шварц Е. А., 1985. Динамика численности, стациальное распределение мелких млекопитающих на Валдае и факторы, их определяющие // Вопр. териологии. Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 100–125.
- Шанев В. Д., 1964. О местах обитания и размножения подземной полевки в Калининской области // Ученые записки Калининск. пед. ин-та. Калинин, 31, 64–73.
- Шанев В. Д., Шапошиников Л. В., 1958. Подземная полевка (*Pitymys subterraneus* Sel.-Long.) в Калининской области // Бюлл. МОИП (Калининское отд-е). Отд. биол., 1, 15–28.
- Шварц Е. А., 1985. О распространении и биологии европейской подземной полевки на севере ареала // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 90, 3, 25–31.
- Шварц Е. А., Демин Д. В., Замолодчиков Д. Г., 1992. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса (на примере Валдайской возвышенности). М.: Наука, 1–127.
- Baskevich M. I., 1989. To the question on the karyology and systematics of the subgenus (genus) *Pitymys* from the USSR // 5 Theriol. Congr. Rome, 1, 6–7.
- Buchalczuk A., 1961. *Pitymys subterraneus* (de Selys-Longchamps 1835) under laboratory conditions // Acta Theriol., 4, 282–284.
- Kratochvil J., 1969. Der Geschlechtszyklus der Weibchen von *Pitymys subterraneus* and *P. tatricus* in der Hohen Tatra // Zool. listy, 18, 2, 99–120.
- Masing M., Lutsar L., Hint E., 1988. Vosa-uruihire esmasleid Eestis // Eesti Loodus, 1, 47–48 + 61 (russ.) + 63 (engl.).
- Meylan A., 1970. Caryotypes et distribution de quelques *Pitymys* europeens (Mammalia, Rodentia) // Rev. Suisse Zool., 77, 3, 562–575.
- Niethammer J., 1972. Die Zahl der Mammae bei *Pitymys* und bei den Microtinen // Bonn. zool. Beitr., 23, 1, 49–60.
- Niethammer J., Krapp F. (eds.), 1982. Handbuch der Säugetiere Europas. 2/1. Nagetiere. 2. Wiesbaden: Acad. Verlag. 1–649.
- Sablina O.V., Zima J., Radjabli S. I. et al., 1989. New data on karyotype variation in the pine vole, *Pitymys subterraneus* (Rodentia, Arvicolidae) // Vestn. čs. Spolec. zool. (Praha), 53, 295–299.
- Wasilewski W., 1960. Angaben zur Biologie und Morphologie der Kurzohrmaus, *Pitymys subterraneus* (de Selys-Longchamps 1835) // Acta Theriol. 4, fasc. 12, 185–247.
- Zima J., Hrabce V., Sterba O., Schlamp M., 1984. Drobní savci kotliny Siedmich pramenov v Belianskych Tatrach // Zb. pr. Tatransk. nar. parku, 25, 29–45.

Институт зоологии АН УССР, Киев

Поступила в редакцию
7 февраля 1991 г.

I. V. ZAGORODNYUK

GEOGRAPHIC DISTRIBUTION AND LEVELS OF ABUNDANCE OF *TERRICOLA SUBTERRANEUS* ON THE USSR TERRITORY

Institute of zoology,
Ukrainian SSR Academy of Sciences, Kiev

Summary

The review of published and original data of range and demography of one of the less studied species of rodents from the Eastern Europe is given. The species range is characterized from 75 main findings at the territory of Estonia, Byelorussia, Russia, Ukraine, and Moldova. Geographical variability of the habitat preferences and of the main demographical characteristics of the species are analysed: duration of the reproduction period, fecundity levels of abundance and proportion in samples of trapped rodents. Clinal variation of all analysed parameters, regularly decreasing towards the north-eastern part of the range is demonstrated. The optimum zone of the range on the given territory is the Carpathians subalpine area, and in the wider limits — boreal communities of the forest-steppe. The established regularities of the geographical variability are the evidences of the recent dispersion of the species to the plains of the Eastern Europe from the foothills of alpine belt of folds.