

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ПЕНЗЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи



ХАЙСАРОВА Анна Николаевна

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ
СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПНОГО ПОВОЛЖЬЯ
(НА ПРИМЕРЕ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ)**

Специальность
03.02.08 – экология (биология)

Д и с с е р т а ц и я
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор Титов С.В.

ПЕНЗА – 2020

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ПОПУЛЯЦИИ И СООБЩЕСТВА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАК ОБЪЕКТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ (обзор литературы)	13
1.1. Изучение динамики численности и структуры популяций и сообществ грызунов в экологических исследованиях	13
1.2. История изучения популяций и сообществ мелких млекопитающих на территории Ульяновской области	20
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	23
2.1. Материал и методы полевых исследований	24
2.2. Методы исследования популяций и сообществ мелких млекопитающих и анализа данных	30
2.3. Методы молекулярно-генетических исследований и анализа данных	31
2.4. Районирование территории Ульяновской области	34
ГЛАВА 3. СОВРЕМЕННОЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И БИОТОПИЧЕСКИЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ	44
3.1. Виды мышевидных грызунов рода <i>Apodemus</i>	44
3.2. Обыкновенная и рыжая полевки	45
3.3. Малочисленные виды мелких млекопитающих	47
3.4. Биотопические предпочтения мелких млекопитающих на территории Ульяновской области	48
ГЛАВА 4. ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПНОГО ПОВОЛЖЬЯ	50
4.1. Динамика численности популяций и определяющие ее факторы	50
4.2. Экологические особенности и структура сообществ	62
ГЛАВА 5. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПНОГО ПОВОЛЖЬЯ	69
5.1. Генетический полиморфизм популяций мышей рода <i>Apodemus</i> по данным анализа митохондриальной ДНК	69

5.2. Генетический полиморфизм популяций рыжей полевки по данным анализа микросателлитной ДНК	84
5.3. Особенности генетического статуса и полиморфизм популяций обыкновенной полевки в Ульяновской области	86
ВЫВОДЫ	95
ЛИТЕРАТУРА	98
ПРИЛОЖЕНИЕ	116

ВВЕДЕНИЕ

Исследования популяций и сообществ мелких млекопитающих в современной экологии является важной научной задачей. Изучение временных изменений структуры столь динамически меняющихся биологических систем предоставляет для теоретической науки ценный фактический материал, на котором возможна проверка многих выдвинутой ей положений и установленных закономерностей. В тоже время изучения структуры и динамики популяций и сообществ мышевидных грызунов в пределах одной природно-ландшафтной зоны имеет большой практический интерес. Оно позволяет не только более тонко понять происходящие в этих биологических системах перестройки, но и осуществить прогноз о будущем состоянии и возможных изменениях столь важного компонента экосистем, которым являются популяции и сообщества мелких млекопитающих, в которых виды их образующих часто находящиеся в жестких конкурентных отношениях.

Исследования подразделенных популяций биологических видов является актуальным направлением современной экологии. Изучение морфологических, генетических и экологических факторов, объясняющих популяционную подразделенность ареалов, является новым и методически слабо разработанным научным направлением. Важной частью таких исследований является изучение генетической структуры популяций животных (Алтухов, Рычков, 1970; Алтухов, 2003; Хендрик, 2003; Абрамсон, 2007; Frankham, 2005). Оно нацелено на решение ряда важных фундаментальных биологических проблем, таких как проблем целостности биологического вида, микроэволюции, внутривидовой дифференциации и динамики популяций. Кроме этого эколого-генетические исследования популяций способствует решению важных прикладных задач по сохранению видов и биологического разнообразия, в частности оценки продуктивности вида в ареале и риска вымирания существующих популяций. Изучение

популяционного и генетического полиморфизма подразделенных, вследствие естественной или антропогенной фрагментации среды, популяций, приуроченных к различным биотопам, является для экологической науки новым актуальным научным направлением (Tajima, 1989; Ravigné et al., 2004; Nishino, Tajima, 2005; Bürger, 2008; Ross-Ibarra et al., 2008; López-Cortegano et al., 2019 и мн. др.).

Цель работы – изучение экологических особенностей и генетической структуры популяций и сообществ мелких млекопитающих в условиях лесостепного Поволжья на примере Ульяновской области.

В соответствии с целью работы были поставлены следующие **задачи**:

1. Осуществить сбор полевого материала по составу, численности и биотопическим предпочтениям видов мелких млекопитающих, обитающих на территории Ульяновской области.

2. Изучить динамику численности фоновых видов мелких млекопитающих в различных эколого-ландшафтных районах Ульяновской области, выявить особенности ее размаха в направленности в связи различными экологическими условиями местообитания.

3. Провести анализ состава выделенных сообществ мелких млекопитающих, выявить их особенности в связи с ландшафтным и биотопическим своеобразием среды обитания.

4. Изучить генетические особенности популяций мелких млекопитающих в условиях фрагментированной и конкурентной среды. Выявить степень подразделенности области распространения изучаемых видов мелких млекопитающих и определить факторы ее определяющие.

5. Провести эколого-генетический анализ фауны мелких млекопитающих Ульяновской области по биотопическим, ландшафтным и популяционным характеристикам формирующих ее видов.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В условиях конкуренции в сообществах мелких млекопитающих формируется специфическая их структура, связанная с экологической

требовательности формирующих их видов и состоянием одновидовых популяций, а также с биотопическим и экологическим разнообразием фрагментированной среды обитания.

2. Фрагментация среды обитания, связанная как с естественными ландшафтными и биотопическими условиями лесостепной зоны, так и техногенной трансформацией ландшафтов, приводит к возникновению устойчивой изоляции между природными популяциями животных, которая может проявляться в пространственной их подразделенности и внутренней генетической специфичности.

Научная новизна. Изучено современное распространение мелких млекопитающих на территории Ульяновской области, как модельного региона лесостепного Поволжья. Впервые изучена многолетняя динамика численности широко распространенных видов мелких млекопитающих и выявлены экологические закономерности распределения их населения в Ульяновской области. Впервые для лесостепного Поволжья описана структура сообществ мелких млекопитающих в зависимости от ландшафтных и биотопических особенностей среды обитания. Впервые предпринята попытка описания подразделенной популяционной структуры ареалов изученных видов мелких млекопитающих с использованием молекулярно-генетических маркеров и различных способов районирования Ульяновской области. Впервые проведена генетическая типизация обыкновенных полевков Ульяновской области по маркерам митохондриальной и ядерной ДНК. Для Поволжского региона впервые дана оценка генетического полиморфизма популяций столь биocenотически важных биологических видов, какими являются виды мелких млекопитающих по молекулярно-генетическим маркерам.

Научно-практическая значимость. Данные, изложенные в диссертационном исследовании, расширяют представления об экологии и распространении мелких млекопитающих в Ульяновской области, а также о закономерностях биотопической приуроченности отдельных видов

мышевидных грызунов в регионе. Ареалогические данные исследования могут быть использованы при планировании и организации мероприятий по контролю численности населения мышевидных грызунов в Ульяновской области и сходных по ландшафтным и экологическим особенностям административных субъектах РФ. На основании анализа данных по уровню генетического полиморфизма особей и генетической структуре локальных популяций мышевидных грызунов возможно проведение оценки антропогенной нарушенности естественных биотопов лесостепных районов Среднего Поволжья. Материалы диссертации и результаты исследований могут найти применение в работе Центра гигиены и эпидемиологии в Ульяновской области по контролю численности видов грызунов, являющихся переносчиками особо опасных инфекций. Они также могут быть использованы в деятельности природоохранных организаций при оценке состояния естественных биогеоценозов, организации многолетнего экологического мониторинга, составления глобальных и региональных кадастров животного мира, а также в исследованиях других видов редких животных, связанных с мелкими млекопитающими постоянными биоценотическими связями (например, хищные виды птиц, корсак и др.). Полученные нуклеотидные последовательности фрагментов мтДНК были размещены в GenBank NCBI для свободного использования другими исследователями (MN852447–MN852469; MN840573–MN840581; MN840582–MN840589). Данные о структуре сообществ мелких млекопитающих и выявленных закономерностях популяционного полиморфизма в условиях сильно фрагментированной средой могут быть использованы при преподавании экологических и зоологических учебных курсов в региональных высших учебных заведениях.

Апробация работы. Материалы работы были представлены на научных конференциях: на международной конференции «Любищевские чтения – 2014. Современные проблемы эволюции и экологии» (Ульяновск, 2014 г.); на Всероссийской научно-практической конференции

«Экологические основы прогрессивных технологий» (Пенза, 2015); на научной конференции «Структура вида у млекопитающих» (Москва 2015 г.); на международном совещании «Териофауна России и сопредельных территорий» (X Съезд Териологического общества при РАН) (Москва, 2016 г.); на VI Всероссийской (XIV Межрегиональной) конференции историков-оградарников Среднего Поволжья «Российская деревня: социально-экономическая история и современность» (Ульяновск, 2016); на Всероссийской научной конференции, посвященной 70-летию кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета и памяти проф. В.П. Денисова (г. Пенза, 2016 г.); на II Международной научной конференции «Популяционная экология животных», посвященная памяти академика И.А. Шилова (Томск, 2016).

Реализация и внедрение результатов работы. Материалы диссертации использованы при выполнении работ в рамках базовой части государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ для ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет» в сфере научной деятельности на 2014–2016 гг. (проект 1315) и на 2017–2019 гг. (проект 6.7197.2017/БЧ). Результаты диссертационного исследования использованы при подготовке региональных фаунистических сводок (Ульяновская обл.), а также в работе Центра гигиены и эпидемиологии в Ульяновской области. Точки регистрации изученных видов мелких млекопитающих были размещены на портале Млекопитающие России (<http://rusmam.ru>). Полученный фактический и теоретический материал широко используется в учебном процессе Пензенского государственного университета при подготовке бакалавров и магистров по направлению 06.00.01 – «Биология».

Публикации. Общий объем работ по теме исследования – 2.62 авт. л.

Статьи в ведущих рецензируемых журналах из перечня ВАК

1. Нафеев А.А., Хайсарова А.Н., Вовкотеч П.Г., 2015. Связь эпизоотической активности природных очагов геморрагической лихорадки с

почечным синдромом и эпидемиологической ситуации в Ульяновской области // Проблемы особо опасных инфекций. №2. Саратов: Российский научно-исследовательский институт «Микроб». С. 25–27. DOI: 10.21055/0370-1069-2015-2-25-27.

2. Bolotin A.Yu., **Khaisarova A.N.**, Burmatova N.K., Titov S.V., 2016. Features of genetic structure of small mammals' populations in conditions of transformed environment // Principles of the Ecology. Scientific journal. Vol. 5. № 3 (19). P. 27. (http://ecopri.ru/journal/conf2016/sbornik_en.pdf).

3. Березовская Г.Б., Коробейникова А.С., **Хайсарова А.Н.**, 2016. Некоторые аспекты многолетней динамики численности фоновых видов грызунов и изменения солнечной активности на примере лесокустарниковых биотопов ульяновской области. Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. №3(15). Изд: ПГУ(Пенза). С. 14-24. DOI: 10.21685/2307-9150-2016-3-2

4. **Хайсарова А. Н.**, Болотин А. Ю., Титов С. В., 2017. Видовая структура сообществ мелких млекопитающих Ульяновской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 3 (19). С. 30–39. DOI: 10.21685/2307-9150-2017-3-3.

5. **Хайсарова А.Н.**, Симаков М.Д., Кузьмин А.А., Титов С.В., 2019. Экологические особенности генетического полиморфизма трех видов мышей (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811; *Apodemus agrarius* Pallas, 1771; *Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) в Среднем Поволжье (на примере Ульяновской области) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. Vol. 4 (4). DOI:

Статьи в других журналах и сборниках

6. Корепов М.В., **Столярова А.Н.**, 2009. Материалы по населению мелких млекопитающих сосново-широколиственных лесов города Ульяновска // Природа Симбирского Поволжья: Сборник научных трудов. Вып. 10. С. 167–169.

7. Нафеев А.А., **Столярова А.Н.**, Теплова Е.Г., Теплова Т.Е., 2013. Эпизоотическая и эпидемическая активность природного очага

геморрагической лихорадки с почечным синдромом с высоким уровнем эпидемического потенциала.// Здоровье населения и среда обитания. №2. М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии. С.26-28.

8. **Столярова А.Н.**, Вовкотеч П.Г., 2013. Анализ заселенности грызунами и насекомыми объектов г. Ульяновска за 2013 // Природа Симбирского Поволжья: Сборник научных трудов. Вып. 14. Ульяновск: «Корпорация технологий продвижения»; УлГПУ им. И.Н. Ульянова. С.239-242.

9. **Хайсарова А.Н.**, Вовкотеч П.Г., 2014. Оценка заселенности грызунами и насекомоядными объектов г. Ульяновска за 2013-2014гг. // Природа Симбирского Поволжья: Сборник научных трудов. Вып. 15. С. 230-235.

10. Березовская Г.Б., **Хайсарова А.Н.**, 2014. Особенности многолетней динамики численности мышевидных грызунов лесокустарниковых биотопов Ульяновской области // Любимцевские чтения -2014. Современные проблемы эволюции и экологии. Сборник материалов международной конференции (Ульяновск, 7-9 апреля 2014г.) С. 269-273.

11. Болотин А.Ю., **Хайсарова А.Н.**, Бурматова Н.К., Титов С.В., 2015. Структура и генетические особенности популяций мелких млекопитающих в условиях нарушенной и фрагментированной среды (на примере *Myodes glareolus* Schreber, 1780) // Экологические основы прогрессивных технологий. Сборник статей Всероссийской научно-практической конференции. Пенза: РИО ПГСХА. С.18–21.

12. **Хайсарова А.Н.**, Болотин А.Ю., Титов С.В., 2015. Видовая структура сообществ мелких млекопитающих на территории Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья: сборник научных статей. Вып. 16. Ульяновск: ФГБОУ ВПО «УлГПУ им. И.Н. Ульянова». С. 168–171.

13. Нафеев А.А., Сibaева Э.И., **Хайсарова А.Н.**, 2015. Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом, новые вопросы изучения //

Эпидемиология и инфекционные болезни. Том 20. №6. М.: Медицина. С. 47-49.

14. Вовкотеч П.Г., Киселев В.С., **Хайсарова А.Н.**, 2015. Формирование биологической опасности в г. Ульяновске // Природа Симбирского Поволжья: сборник научных статей. Вып. 16. Ульяновск: ФГБОУ ВПО «УлГПУ им. И.Н. Ульянова». С. 24-28.

15. Нафеев А. А., **Хайсарова А. Н.**, Колемагина Е. В., Вовкотеч П. Г., Салина Г. В., Жукова Е. Ю., 2015. Туляремия в Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья: сборник научных статей. Вып. 16. Ульяновск: ФГБОУ ВПО «УлГПУ им. И.Н. Ульянова». С. 39–42.

Тезисы конференций и совещаний

16. Болотин А.Ю., **Хайсарова А.Н.**, Титов С.В., 2015. Особенности генетической структуры популяций рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreb.) на территории Приволжской возвышенности // Мат. научн. конф. «Структура вида у млекопитающих». М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 19.

17. Болотин А.Ю., **Хайсарова А.Н.**, Бурматова Н.К., Святова О.С., Титов С.В., 2016. Особенности структуры популяций и сообществ мелких млекопитающих в условиях антропогенной нарушенности и фрагментированности среды // Мат. междунар. совещ. «Териофауна России и сопредельных территорий» (X съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. С.50.

18. **Хайсарова А.Н.**, Болотин А.Ю., Титов С.В., 2016. Видовая структура сообществ мелких млекопитающих в условиях лесостепного Поволжья // Мат. междунар. совещ. «Териофауна России и сопредельных территорий» (X съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 440.

19. **Хайсарова А.Н.**, Болотин А.Ю., Титов С. В., 2016. Особенности структуры сообществ мелких млекопитающих в лесостепном Поволжье // Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных:

материалы Всерос. науч. конф., посвящ. 70-летию кафедры «Зоология и экология» Пенз. гос. ун-та и памяти проф. В. П. Денисова (г. Пенза, 15–18 ноября 2016 г.). Пенза: ПГУ. С. 103.

20. **Хайсарова А.Н.**, Березовская Г.Б., Киселев В.С., 2016. Мышевидные грызуны открытых луго-полевых стаций – как эпидемиологическая опасность в сельском хозяйстве. / Материалы VI Всероссийской (XIV Межрегиональной) конференции историков-огарников Среднего Поволжья: «Российская деревня: социально-экономическая история и современность», Ульяновск: УлГПУ имени И.Н. Ульянова. С. 350–354.

Благодарности. Выражаю благодарность своему научному руководителю, д.б.н., профессору С.В. Титову, который на всех этапах руководил моей работой и вдохновлял на научный поиск. Я благодарна всем моим друзьям и единомышленникам –М.Д. Симакову, О.В. Чернышовой, Р.В. Наумову и другим, кто помогал обрабатывать материал и проводить лабораторные исследования, спасибо им за помощь и удовольствие делиться опытом. Благодарю Г.Б. Березовскую за помощь в работе с архивными материалами. Так же хочу выразить слова благодарности ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Ульяновской области» в лице Е.Ю. Жуковой, Г.В. Салиной, А.А. Нафееву за предоставленную возможность совмещать научные изыскания с профессиональной деятельностью. Спасибо моему супругу Д.А. Хайсарову за постоянную помощь и поддержку. Спасибо всему коллективу кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета за поддержку, помощь и терпение.

ГЛАВА 1

ПОПУЛЯЦИИ И СООБЩАСТВА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАК ОБЪЕКТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ (обзор литературы)

Объектом изучения данного исследования является фауна мелких млекопитающих лесостепного Среднего Поволжья, в частности ее фоновые и встречающиеся с той или иной регулярностью виды¹:

1. Полевая мышь, *Apodemus agrarius* Pallas, 1771;
2. Желтогорлая мышь, *Apodemus flavicollis* Melchior, 1834;
3. Малая лесная мышь, *Apodemus uralensis* Pallas, 1811;
4. Домовая мышь, *Mus musculus* Linnaeus, 1758;
5. Мышь-малютка, *Micromys minutus* Pallas, 1771;
6. Обыкновенная полевка, *Microtus arvalis* Pallas, 1778;
7. Рыжая полевка, *Myodes glareolus* Schreber, 1780;
8. Лесная соня, *Dryomys nitedula* Pallas, 1778.
9. Обыкновенная бурозубка, *Sorex araneus* Linnaeus, 1758;
10. Малая бурозубка, *Sorex minutus* Linnaeus, 1766;
11. Белобрюхая белозубка, *Crocidura leucodon* Hermann, 1780.

Эта группа мелких млекопитающих, представленная видами отрядов насекомоядных (Eulipotyphla Waddell et al., 1999) и грызунов (Rodentia Bowdich, 1821), являются важным биоценотическими элементами экосистем Евразии, что объясняет актуальность исследований их распространения и региональной экологии.

1.1. Изучение динамики численности и структуры популяций и сообществ грызунов в экологических исследованиях

Благодаря широкому распространению, высокой численности, специфической роли в биогеоценозах и многообразному практическому

¹Видовые названия приводятся по Wilson, Reeder, 2005 (<http://www.bucknell.edu/msw3>) и порталу Млекопитающие России (<http://rusmam.ru/>).

значению мелкие млекопитающие являются удобным объектом для различных исследований. Популяции многих видов мелких млекопитающих подвержены значительным колебаниям численности (Жигальский, 2002). За последнее столетие накоплен обширный материал по многолетней динамике численности млекопитающих, в частности грызунов (Окулова, 2009).

Данные по численности, пространственному распределению, и динамике населения многих видов грызунов, подвергаются разностороннему анализу. Однако, до сих пор спорным остается вопрос, о том какие изменения в популяции связаны с проявлением внутривидовых регуляторных механизмов, а какие обусловлены непосредственным действием внешних факторов (Шварц, 1969, 1980; Ивантер, 1975; Ивантер и др. 1991; Ивантер, Жигальский, 2000; Шилов, 1977; Жигальский, 1989, 2002; Чернявский, Лазуткин, 2004; Lidicker, 1973, 1978; Stenseth, 1985; Henttonen et al., 1984).

Подробный анализ литературных источников в вопросе изучения факторов динамики численности грызунов отражен в работе О.А. Жигальского (2002). Автор выделяет 2 типа гипотез о причинах колебания численности: гипотезы одного фактора, которые удобны в проверке и интерпретации (Hansson, 1984) и многофакторные гипотезы, определяющиеся совместным действием внешних и внутривидовых факторов (Шилов, 1977, 1997; Соколов и др, 1986; Zhigalsky, 1992; Жигальский, 1994; Wolff, 1997). Несмотря на ряд преимуществ, вторая теория не всегда дает полное объяснение популяционной динамики.

Все чаще подвергается сомнению цикличность природных процессов (Жигальский, 2002). Анализ многолетних данных показал, что в популяциях, в которых изменения численности ранее считались установленно циклическими, в действительности являются случайными (Krebs, 1996; Framstad et al., 1997). Однако полностью отрицать природную цикличность нельзя. А.А. Максимов отстаивает точку зрения о наличии в природе закономерных циклических процессов, связанных с солнечной активностью,

в частности отмечено существование 11 летних «солнечных» циклов (Максимов, 1984, Антонец, 2013). Однако сторонников космофизических и климатических факторов, как основы циклических колебаний, не так много (Межжерин, 1979).

Многолетние наблюдения в заповедных территориях позволяют провести анализ цикличности колебаний численности. Так З.В. Селюнина (2003), в зависимости от периода колебаний выделяет 3 цикла: кратковременный, десятилетний, полувековой. Автор связывает колебания численности мелких млекопитающих с климатическими изменениями: годовым количеством осадков и их сезонным распределением, суммой отрицательных температур, высотой снежного покрова, которые имеют периодичность 9–10 лет; и длительным дефицитом осадков, который наступает каждые 40–50 лет (Селюнина, 2003).

Схожие по временным рамкам типы процесса динамики численности выделяет Н.М. Окулова (2009): микродинамические (с длиной циклов в 2–12 лет); мезодинамические (с продолжительностью циклов от 20 до 100 лет); макродинамические (в течение нескольких веков) и мегадинамические (изучение процесса в геологическом масштабе времени). При этом не вызывает сомнений тот факт, что факторы, влияющие на численность на разных этапах, различны. Большая часть исследований (особенно до начала 21 века) касалась детального изучения микродинамических процессов.

Нельзя отрицать, что изменения климата и погодных условий, играют большую роль в динамике численности грызунов. Однако прямое воздействие погодных условий существенно влияет на популяции находящиеся в фазах депрессии численности, усиливая при этом скорость снижения численности (Жигальский, 2002). Так, по мнению ряда авторов (Калабухов, 1935; Формозов, 1947; Жигальский, Мамбетулаева, 1994 и др.) критическим для популяции является формирование минимальной толщины снежного покрова, а так же время схода снежного покрова. А.Н. Формозов в своих исследованиях показал, что зимнее вымирание мышевидных

млекопитающих бывает тем масштабнее, чем меньше выпало снега или чем чаще были оттепели, увеличивающие его плотность и теплопроводность (Формозов, 1990). Холодной и малоснежной зимой гибнет большая часть мелких грызунов. Кроме этого, при малой высоте снежного покрова грызунов истребляют не только четвероногие, но и пернатые хищники. Обратная картина наблюдается при выпадении обильных снегов и отсутствии оттепелей: рыхлый, не осевший снег отлично сберегает тепло в глубоких ходах грызунов и затрудняет охоту хищников (особенно пернатых). В годы с повышенной снежностью наблюдается гибель сов из-за отсутствия корма. В такие зимы вымирание выросшей к осени популяции мелких грызунов (и землероек) идет менее энергично, и многие зверьки доживают до весны (Соколов, 2010).

Динамика численности лесных полевок не исключает существенной роли отдельных факторов, значение которых может меняться в разные фазы цикла. В северных популяциях грызунов, находящихся в пессимальных условиях, к числу значимых факторов относят погодные условия (Формозов, 1948; Башенина, 1968; Ивантер, 1975). В Карелии, например, обилие перезимовавших рыжих полевок в июне, на 80% определяют погодные условия (Ивантер, Жигальский, 2000). Для Архангельской области осенняя численность красной полевки регулируется 37 погодными факторами (Окулова и др. 2004). Изменения климатических условий могут влиять на численность мелких млекопитающих опосредованно через пищу, при этом колебания погодных условий оказывают как положительное, так и отрицательное влияние на рост численности зверьков (Дуванова, 2010). Климат, безусловно, является одним из важнейших, но и трудно выявляемых факторов изменения численности животных (Deitloff et al., 2010).

Так же особое влияние на динамику численности оказывают хозяйственная деятельность человека (Поляков, 1958; Максимов, 1984 и др.) и концентрация пищевых ресурсов (Свириденко, 1940; Формозов, 1947, Поляков, 1958; Башенина, 1977; и др.). Однако, данные о влиянии изменения

количества кормовых ресурсов на динамику численности популяции грызунов противоречивы. Реальное воздействие этот фактор оказывается лишь на популяцию, находящуюся в фазе спада, усугубляя его. Роли хищников в динамике популяций мелких млекопитающих посвящено немало работ (Elton, 1924; Кошкина, 1970; Hansson, Henttonen, 1985 др.). Накоплены многочисленные данные и о том, что даже при малой плотности населения хищных птиц и зверей численность мелких грызунов после восхождения до максимальных значений или через год может резко снижаться.

Еще один из факторов, влияющий на численность мышевидных грызунов, являются межвидовые отношения (Окулова, 1986; Жигальский, Бернштейн, 1986; Жигальский, 1994). Их интенсивность зависит от многих причин: качества биотопа и его специфичности; степени экологической близости видов; синхронности их активности. Однако, для некоторых видов, данный фактор совершенно не влияет на популяционные процессы (Ивантер, Ивантер, 1983). Так динамика численности рыжей полевки практически не зависит от изменений численности и структуры популяций других видов мелких млекопитающих.

Для объяснения периодических колебаний численности популяций мелких грызунов часто привлекают такой фактор, как эпизоотии, так как они могут действовать с известной регулярностью (Окулова, 1986). Можно предположить, что вне зависимости от популяционной ситуации эпизоотии могут быть лишь прямой причиной массовой гибели грызунов. При этом надо учитывать, что на формировании циклов численности не меньшее влияние оказывают изменения показателей рождаемости и смертности. Неоднократно отмечено, что численность популяции мышевидных грызунов регулируется преимущественно лимитированием рождаемости, которая снижается при большой численности популяции (Чернявский, 2004; Krebs 2013; Жигальский, 2012).

Таким образом, изучение динамики численности грызунов сводится к определению типа динамики численности и определяющих ее внутренних и внешних факторов (Бобрецов, 2009).

Начиная с 30-х годов прошлого века, развитие популяционной генетики способствовало выявлению генетической гетерогенности и сложной структурированности популяций (Дубинин, 1931; Дубинин, Ромашев, 1932). В этом случае природные популяции рассматривались как панмиктические группировки свободно скрещивающихся организмов, а механизмы устойчивости популяционной структуры оценивались через данные динамического адаптационного полиморфизма, закона Харди-Вайнберга и генетико-автоматических процессов. Появление электрофоретического метода (Ayala, 1974) расширило возможности изучения популяционной структуры.

В работах С.С. Шварца указывается, что генетическая структура популяций находится в постоянном динамическом равновесии, поддерживаемом экологическими механизмами, а динамика качества популяции такое же характерное ее свойство, как и динамика численности. Исходя, из выше перечисленного следует, что динамика структуры популяции создает предпосылки для быстрого направленного преобразования популяции при изменении внешних условий и направления естественного отбора. (Шварц, 1966, 1980).

Изучение приспособления млекопитающих к изменяющимся условиям среды обитания является одним из важнейших направлений современной экологии. Эта задача имеет большое теоретическое и прикладное значение, поскольку от ее решения зависит познание важнейших сторон эволюционного процесса и разработка мероприятий по рациональному использованию природных процессов (Ивантер, 1975). На фоне неизбежной трансформации экосистем и усиливающейся антропогенной нагрузки, приводящей к разрушению и перестройке популяционной структуры многих

видов организмов, появляется необходимость в эколого-генетическом мониторинге биологического разнообразия (Левых, 2001).

Антропогенная трансформация оказывает влияние не только на облик ландшафтов и естественных экосистем, но и организацию популяций и биологических сообществ, включая сложившиеся в процессе эволюции механизмы функционирования и устойчивости биосистем (Кучерук, 1976; Шилова, 1999; Шилова, Орленев, 2004; Опарин, 2007; Омаров, 2008). Мелкие млекопитающие, в силу своего положения в трофических цепях непосредственно воспринимают и быстро отзываются на давление негативных внешних факторов изменением численности и структурной организации биосистем, в связи с чем они часто используются как модели для изучения происходящих трансформаций в популяциях и сообществах позвоночных (Безель, Мухачева, 1995; Бердюгин, 2000; Большаков, Бердюгин, 2005 и др.). В первую очередь меняется пространственная организация популяций. Это важное условие поддержания устойчивости биосистем не реализуется в антропогенных ландшафтах из-за отсутствия неограниченной возможности расселения и освоения новых территорий, что может стать причиной их нестабильности и нежизнеспособности.

Таким образом, при исследовании экологической и генетической структуры мелких млекопитающих выделяются два основных направления. Первое связано с изучением экологических особенностей популяций и сообществ, в частности ландшафтной и биотопической приуроченности, пространственной структуры, микростациональной и микробиотопической подразделенности и, конечно, демографии. Второе направление начало развиваться в последнее время, что связано со становлением новых генетических методов (молекулярно-генетический анализ). В исследованиях формирующих это направление внимание ученых направлено на изучение особенностей генетической структуры и факторов ее определяющих.

1.2. История изучения популяций и сообществ мелких млекопитающих в Ульяновской области

Изучение млекопитающих Ульяновской области начинается во второй половине XVIII века. Организованные под руководством П.С. Палласа и И.И. Лепехина научные экспедиции, в ходе которых учеными были описаны полевая мышь, мышь-малютка и многие другие виды (Абрахина и др., 1993).

В первой половине XIX века изучением животного мира Среднего Поволжья занимался наиболее авторитетный зоолог того времени Э.А. Эверсман. На его коллекции неоднократно ссылался М.Н. Богданов, чья работа «Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги» (1871) дает сведения о распространении, численности, образе жизни млекопитающих и птиц Симбирской губернии. В своей работе он впервые предложил зоогеографическое районирование Поволжья.

В книге «Животный мир Среднего Поволжья (полезные и вредные животные)» (1937) представлен список видов обитающих на территории Среднего Поволжья, который включает в себя 29 видов отряда Грызуны и 9 видов представители отряда Насекомоядных.

Материалы по млекопитающим, собранные лабораторией зоологии БИН КФАН СССР под руководством В.А. Попова в ходе ряда выездов в Ульяновскую область в 1953-1957гг, опубликованы в работе В.А. Попова в книге «Млекопитающие Волжско-Камского края» (1960).

Пионером в изучении мышевидных грызунов области считается доцент кафедры зоологии Ульяновского государственного педагогического института С.С. Гайниев. В работе «Позвоночные животные Ульяновской области» (1959) автор дает краткую характеристику биотопической приуроченности мелких млекопитающих. Им описываются виды мелких млекопитающих луговых биотопов: водяная полевка, темная и пашенная полевка; в лесах автором отмечаются рыжая полевка, красная полевка, лесная мышь, рыжегорлая мышь; по опушкам леса – полевая мышь, темная

полевка, серая полевка; во влажных пойменных биотопах – водяная полевка, ондатра (Гайниев, 1959). В дальнейшем автор расширяет список видов. В сборнике «Природа Ульяновской области» в население лесов добавляется хомяк (Гайниев и др., 1963), а для открытых стадий указываются: полевая мышь, серая полевка, домовая мышь, обыкновенный хомяк (Гайниев, Благовещенская, 1963).

Впервые подробный список млекопитающих области публикуется в книге «Позвоночные животные Ульяновской области», в котором отмечены 29 видов грызунов (Абрахина и др., 1993).

Значительный вклад в изучение мелких млекопитающих Ульяновской области внесли специалисты Пензенского государственного университета. В диссертации Н.В. Быстраковой (2000), посвященной таксономическому и генетическому разнообразию мелких млекопитающих Среднего Поволжья, уточняется видовой состав мышевидных млекопитающих региона, а так же отмечается обитание видов-двойников обыкновенной и восточноевропейской полевки на территории области.

В методическом пособии «Определитель мышевидных млекопитающих (отряды Насекомоядные, Грызуны) Среднего Поволжья», вышедшем в 2008 г. в Пензенском государственном университете, представлен современный список видов Среднего Поволжья, а так же схематически указаны их ареалы.

Видовой состав и биотопическая приуроченность мышевидных млекопитающих представлены в работах Шемятихиной Г.Б. (Шемятихина 2009а, 2011а; Шемятихина, Нафеев, 2009). Значительный объем работы по изучению мышевидных грызунов Ульяновской области отражен в диссертации Г.Б. Шемятихиной (2012). В работе охарактеризована ландшафтная и биотопическая приуроченность мелких млекопитающих, проанализирована динамика численности основных видов мышевидных грызунов в отдельных биотопах Ульяновской области и г. Ульяновска. Большое значение в работе уделяется изучению роли мышевидных

млекопитающих в циркуляции природно-очаговых инфекций на территории изучаемого региона. В статьях Шемятихиной Г.Б. (2010а, 2010б) описывается заселенность мелкими млекопитающими парковой зоны г. Ульяновска, а также их роль в создании условий риска инфицирования населения, инфекциями, передающимися грызунами.

Особое место в исследованиях мышевидных грызунов Ульяновской области занимают работы посвященные видам наиболее часто встречающиеся на территории исследуемого региона. Изучено территориальное распределение численности рыжей полевки и его эпидемиологическое значение (Шемятихина, 2011б). Описаны циклы колебания численности желтогорлой мыши (Шемятихина, 2010а).

Изучение связи численности отдельных видов грызунов на территории Ульяновской области, имеющих важное значение для эпидемиологии и сельского хозяйства, с изменениями солнечной активности. Установлена связь динамики численности грызунов лесокустарниковых биотопов Ульяновской области с изменениями солнечной активности (Березовская, 2017). Было показано совпадение максимумов численности рыжей полевки с периодами минимума солнечной активности (Березовская, 2016).

В статье М.К. Адамович «Видовой состав и численность мелких грызунов на территории Ульяновской области»(2016) рассчитаны показатели плотности и встречаемости мелких млекопитающих в ненарушенных и антропогенно измененных местообитаниях региона.

Таким образом, за последние 50 лет накоплен и структурирован большой материал по распространению и приуроченности некоторого числа видов мелких млекопитающих, обитающих в различных биотопах Ульяновской области. Однако, данных, описывающих структуру сообществ мелких млекопитающих, ее связи с состоянием одновидовых популяций, а также результатов генетических исследований популяций этих животных регионе практически нет.

ГЛАВА 2

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Методология исследования основана на анализе структуры сообществ и одновидовых популяций мелких млекопитающих в различных по экологическим условиям биотопах Ульяновской области, молекулярно-генетических исследованиях полиморфизма популяций и метапопуляционном подходе в интерпретации полученных данных.

В рамках нашего исследования под «сообществом» мелких млекопитающих мы понимали группу одновидовых популяций видов этой группы животных, обитающих в границах одного биотопа, характеризующегося общим пространством и комплексом сходных условий обитания. Принимая во внимание известную для этой группы животных ожидаемую «непрерывность» распространения в границах некоторой части ареала и учитывая сильную фрагментацию среды в условиях лесостепных ландшафтов и под влиянием антропогенной трансформации, мы предполагаем возможность образования группировки взаимодействующих пространственно разделенных популяций одного вида, что согласуется с концепцией метапопуляционной структуры ареала (Levins, 1969; Hanski, 1999, 2005, 2011). Изучения подразделенной (метапопуляционной) структуры области распространения мелких млекопитающих предполагает проведение анализа расселения, а именно направленности и величины потока мигрантов. Работу по прямому слежению за миграционной активностью (поток мигрантов), вследствие высокой трудоемкости и низкой результативности, мы не проводили. Оценка связности популяций осуществлялась косвенным путем по данным изменений пространственной структуры ареала и по результатам изучения генетической структуры отдельных популяций и группировок популяций.

2.1. Материал и методы полевых исследований

Полевые исследования проводились в 2013–2015 гг. в весенне-летний период на территории Ульяновской области. Учетные работы проводились по стандартной методике (Кучерук, 1952, 1963; Карасева, Телицина, 2008). Для отлова грызунов применялись ловушки Геро с приманкой из ржаного хлеба, смоченного растительным маслом. В точках отлова выставлялись ловушко-линии (25-50 ловушек Геро в одну линию, через 5 метров друг от друга).

Обследованиями были охвачены 13 административных районов Ульяновской области и г. Ульяновск (рис.1, табл.1). Всего за исследуемый период было отработано 6780 ловушко-суток, отловлено 1679 мелких млекопитающих, из них 481 экз. было отобрано для дальнейшего генетического анализа. Для определения видовой принадлежности использовались определители Громова и Ербаевой (1995) и Быстраковой с соавторами (2008). Все добытые зверьки были определены до вида.

В работе использовали архивные материалы ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Ульяновской области» по учетам численности мелких млекопитающих за период с 1989–2012гг.

Биотопические предпочтения выявленных видов мелких млекопитающих оценивались по приуроченности их популяций к выделенным нами следующим биотопам:

1. Смешанный лес.

Растительность представлена широколиственными лесами с преобладанием липы (*Tilia cordata* Mill, 1768), клена (*Acer platanoides* L., 1753), дуба (*Quercus robur* L., 1753), реже – осины (*Populus tremula* L., 1753), березы (*Betula* L., 1753), вяз (*Ulmus* L.), в меньшей степени сосново-широколиственным лесам. Подлесок достаточно густой, представлен бересклетом бородавчатым (*Euonymus verrucosus* Scop., 1771), жимолостью лесной (*Lonicera axylosteum* L., 1753), крушиной ломкой (*Frangula alnus* Mill., 1768), лещиной (*Corylus* L.), встречается бузина (*Sambucus nigra* L., 1753),

рябина (*Sorbus aucuparia* L., 1753), редко дикорастущая малина (*Rubus idaeus* L., 1753). Напочвенный покров густой, часто встречаются осока волосистая (*Carex pilosa* Scop., 1772), сныть (*Aegopodium podagraria* L., 1753), копытень (*Asarum europaeum* L. 1753), пролесник многолетний (*Mercurialis perennis* L.), подмаренник душистый (*Galium odoratum* (L.) Scop.), медуница (*Pulmonaria* L., 1753), грушанка круглолистная (*Pyrolarotun difolia* L.) и многие другие виды растений, характерные для широколиственных и сосново-широколиственных лесов.

2. Лесополоса.

Типичные защитные насаждения среди пахотных земель, древесный ярус представлен березой (*Betula* L., 1753), подлесок – акацией (*Caragana arborescens* Lam., 1785), в некоторых местах облепихой (*Hipporhae* L.). Травянистая растительность скудная и необильная представлена злаковым разнотравьем.

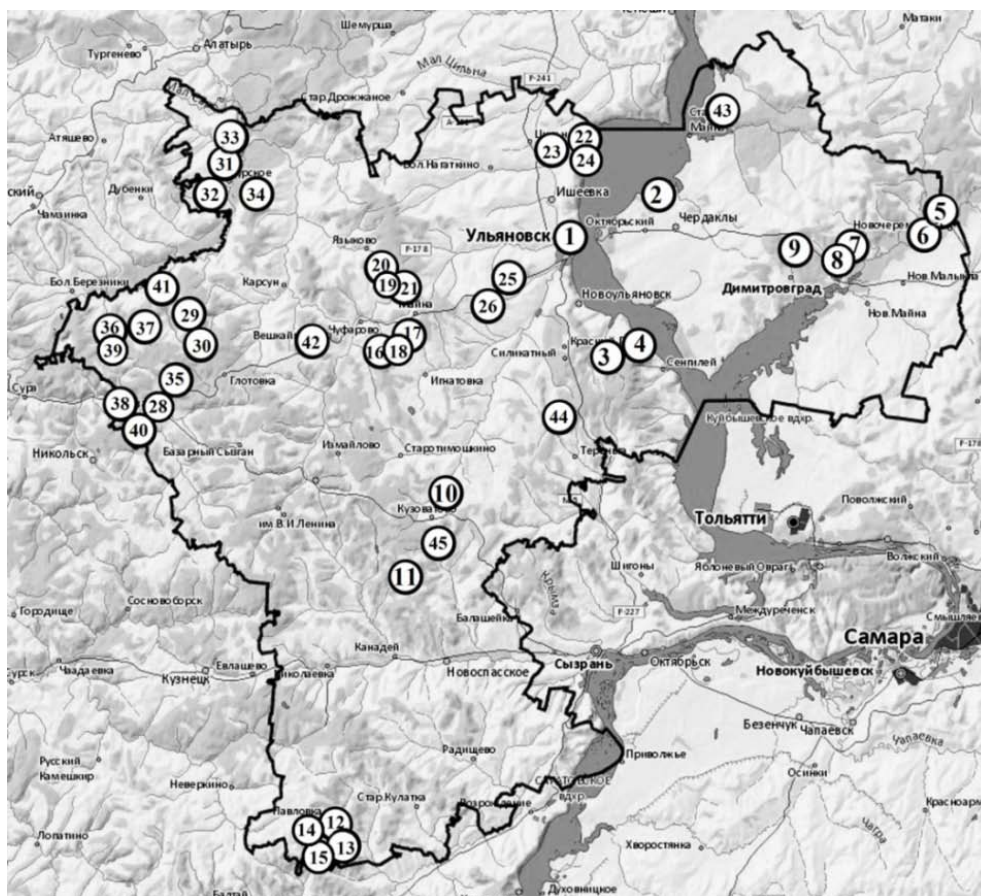


Рис. 1. Точки отлова мелких млекопитающих на территории Ульяновской области 2013–2015 гг. (номера точек совпадают с кадастровыми номерами в табл. 1).

Таблица 1. Точки отлова мелких млекопитающих в Ульяновской области в 2013–2015 гг.

№	Адрес	Координаты	Виды									
			<i>Myodes glareolus</i>	<i>Microtus arvalis</i>	<i>Apodemus uralensis</i>	<i>Apodemus agrarius</i>	<i>Apodemus flavicollis</i>	<i>Mus musculus</i>	<i>Micromys minutus</i>	<i>Sorex araneus</i>	<i>Sorex minutus</i>	<i>Dryomys nitedula</i>
1.	г. Ульяновск, парк «Черное озеро»	54°17'51.1"N 48°20'39.4"E	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-
2.	Чердаклинский р-н, СОК «Чайка»	54°26'46.9"N 48°42'21.9"E	+	+	+	+	+	-	-	-	+	-
3.	Сенгилеевский р-н, с. Шиловка, СВ 4км	54°00'43.7"N 48°35'20.8"E	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
4.	Сенгилеевский р-н, с. Шиловка	54°02'52.5"N 48°37'44.5"E	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
5.	Новомалыклинский р-н, с. Новочеремшанск, ДОЛ «Хоббит»	54°22'04"N 50°08'02"E	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-
6.	Новомалыклинский р-н, с. Новочеремшанск, 10км	54°17'14"N 50°08'32"E	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-
7.	Мелекесский р-н, ДОЛ "Факел"	54°15'27.3"N 49°44'01.2"E	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
8.	Мелекесский р-н, с.Курлан 0,5км	54°15'57.6"N 49°42'43.5"E	+	-	+	+	+	-	-	+	-	-
9.	Мелекесский р-н, с.Мулловка	54°11'11.9"N 49°23'29.6"E	+	-	+	+	-	-	-	-	+	-
10.	Кузоватовский р-н, р.п.Кузоватово 7 км	53°33'36.6"N 47°45'00.5"E	+	-	+	+	-	-	-	-	+	-
11.	Кузоватовский р-н, с. Красная Балтия 8 км	53°22'43.5"N 47°34'44.2"E	+	-	+	-	+	-	-	+	+	-
12.	Павловский р-н, с.Кадышевка 0,5 км	52°39'56.3"N 47°14'34.2"E	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
13.	Павловский р-н, с.Шаховское 0,5 км	52°36'48.9"N 47°13'46.6"E	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
14.	Павловский р-н, с. Шаховское, пруд	52°37'11.3"N 47°14'31.4"E	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-
15.	Павловский р-н, с. Шаховское 5 км С	52°38'32.9"N 47°18'10.0"E	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
16.	Майнский р-н, с. К.Репьевка, пруд	54°03'05"N 47°27'24"E	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
17.	Майнский р-н, р.п. Майна, 5 км	54°04'26"N 47°32'60"E	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-
18.	Майнский р-н, с. К.Репьевка, 5 км, лесополоса	54°04'19"N 47°32'39"E	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-

19.	Майнский р-н, с. Жеребятниково, 3 км	54°08'57"N 47°33'16"E	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-
20.	Майнский р-н, с. Жеребятниково 1 км	54°09'17"N 47°32'05"E	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-
21.	Майнский р-н, р.п. Майна 7 км в сторону с. Жеребятниково	54°08'28"N 47°34'34"E	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
22.	Ульяновский р-н, сан. "Серебряный источник"	54°35'18"N 48°24'53"E	+	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-
23.	Ульяновский р-н, с. Дворики, 0,5 км	54°34'3"N 48°19'39"E	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-
24.	Ульяновский р-н, ДОЛ "Волжанка"	54°35'52"N 48°25'34"E	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
25.	Ульяновский р-н, ДОЛ Матросова	54°12'31"N 48°03'56"E	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
26.	Ульяновский р-н, с/х «Зеленая роща»	54°09'34"N 48°01'21"E	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
27.	Инзенский р-н, с. Чамзинка 0,5км, свалка	54°04'09"N 46°26'40"E	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-
28.	Инзенский р-н, г. Инза лес у фабрики	53°50'46"N 46°19'00"E	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
29.	Инзенский р-н, с. Проломиха	54°6'15"N 46°25'22"E	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-
30.	Инзенский р-н, с. Коноплянка, 4 км	54°01'54"N 46°26'19"E	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
31.	Сурский р-н, с.Полянки, 1,5 км	54°33'45"N 46°46'42"E	+	-	+	+	+	-	-	-	+	-	+
32.	Сурский р-н, с.Болтаевка, 4км	54°26'21"N 46°46'16"E	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-
33.	Сурский р-н, с.Барышская Слобода	54°34'42"N 46°46'34"E	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-
34.	Сурский р-н, с. Белый ключ	54°25'44"N 46°50'6"E	+	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-
35.	Инзенский р-н, с. Юлово, 5 км	53°59'10"N 46°26'15"E	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
36.	Инзенский р-н, с. Валгусы	54°03'37"N 46°11'20"E	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
37.	Инзенский р-н, с. Палатово	54°03'36"N 46°16'11"E	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
38.	Инзенский р-н, п. Свет, 0,5 км	53°51'46"N 46°13'36"E	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
39.	Инзенский р-н, с. Валгусы	54°03'23"N 46°11'22"E	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
40.	Инзенский р-н, с. Оськино, лесополоса	53°49'17"N 46°17'16"E	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
41.	Инзенский р-н, с. Коржевка, лесополоса	54°10'43"N 46°21'35"E	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
42.	Вешкаймский р-н, р.п. Вешкайма	54°01'59"N 47°06'43"E	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
43.	Старомайнский р-н,	54°38'11"N	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-

	биостанция УлГПУ, лес	49°00'58"E										
44.	Тереньгульский р-н, с. Федькино 0,5 км	53°46'36"N 48°20'58"E	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
45.	Кузоватовский р-н, с. Кивать	53°28'14"N 47°41'07"E	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Всего отловлено:		520	167	400	229	232	7	9	106	8	1

3. Кустарник.

Данный биотоп характеризуется отсутствием древесного яруса, кустарниковая растительность представлена плотной порослью клена американского (*Acer negundo* L., 1753), напочвенный покров занимают сорно-рудеральные растения – крапива (*Urtica dioica* L. 1753), полынь (*Artemisia vulgaris* L., 1753), чертополох (*Carduus* L., 1753). Травянистый ярус не плотный.

4. Рудеральный биотоп близь населенных пунктов.

В данном биотопе представлена сорная растительность на необрабатываемых открытых территориях залежей, примыкающим к населенным пунктам и сопутствующим объектам (кладбища, свалки и т.п.). Растительный покров изреженный, преобладают крапива (*Urtica dioica* L. 1753), лопух (*Arctium* L. 1753), полынь (*Artemisia vulgaris* L., 1753), лебеда татарская (*Atriplex tatarica* L., 1753), чертополох (*Carduus* L., 1753), злаковое разнотравье.

5. Рудеральный биотоп на бывших сельскохозяйственных угодьях.

Данный биотоп, расположенный на разновозрастных залежах, характеризуется большим количеством дерновинных злаков с высокой долей пырея ползучего (*Elytrigia repens* (L.) Desv. Ex Nevski, 1933). Не редко встречаются чертополох (*Carduus* L., 1753), полынь (*Artemisia vulgaris* L., 1753), тысячелистник (*Achillea millefolium* L., 1753).

6. Рудеральный биотоп с редколесьем.

Припойменный участок, который часто используется для выпаса скота и на котором кроме сорной растительности, крапива (*Urtica dioica* L. 1753),

полынь (*Artemisia vulgaris* L., 1753), чертополох (*Carduus* L., 1753), отмечается высокая доля луговой растительности: костреца берегового (*Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub), мятлика узколистного (*Poa angustifolia* L. 1753), а также влаголюбивых злаков: луговика дернистого (*Deschampsia cespitosa* (L.) P.Beauv., 1812), душистого колоска (*Anthoxanthum odoratum* L., 1753) и других видов луговое разнотравья.

7. Рудеральная луговина пастбищ.

Участки старовозрастных залежей с сосновым редколесьем. Древесный ярус представлен сосной (*Pinus sylvestris* L., 1753), редкий. Травянистый ярус образован злаковым разнотравьем.

8. Сурская пойма.

Разнообразные биотопы в долине реки Суры, включающие практически весь спектр природного разнообразия региона: хвойные и лиственные леса, разнотравные луга и степи, многочисленные озёра и болота. Растительный состав сложный и разнообразный. Лесообразующими породами являются сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L., 1753), береза (*Betula* L., 1753) и осина обыкновенная (*Populus tremula* L., 1753). В составе насаждений встречается липа (*Tilia cordata* Mill, 1768). В подлеске встречаются рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L., 1753), клен (*Acer platanoides* L., 1753), крушина ломкая (*Frangula alnus* Mill., 1768), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosus* Scop., 1771) и другие виды. Травяной покров сформирован снытью (*Aegopodium podagraria* L., 1753), медуницей узколистной (*Pulmonaria angustifolia* L. (1753)), звездчаткой ланцетовидной (*Stellaria holostea* L., 1753), геранью лесной (*Geranium sylvaticum* L. 1753), папоротника орляка (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, 1879), часто обильный и густой.

9. Свяжская пойма.

Широкий левобережный участок речной долины и акватории р. Свяги, характеризуется богатым видовым разнообразием. Древесно-кустарниковый ярус представлен разными видами ивовых (ива белая (*Salix*

alba L., 1753), ива ломкая (*Salix fragilis* L., 1753) и ольшанниками (ольха клейкая (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., 1791). Иногда встречается инвазивный вид – клен американский (*Acer negundo* L., 1753). Травянистый ярус представлен злаково-осоковым разнотравьем (осока острая (*Carex acuta* L., 1753), кострец безостый (*Bromus inermis* Leyss., 1761), камыш лесной (*Scirpus sylvaticus* L., 1753), девясил британский (*Pentanem abritannicum* (L.) D.Gut.Larr. et al., 2018), чистец болотный (*Stachys palustris* L. (1753).

2.2. Методы исследования популяций и сообществ мелких млекопитающих

Описание популяций и сообществ проводили при использовании следующих показателей:

1. Численность мелких млекопитающих:

Показателем численности служит число зверьков (общее и по видам), добытых на 100 ловушко-суток (Новиков, 1949; МУ 3.1.1029-01).

Рассчитывали процент попадания зверьков на 100 ловушко/суток по формуле:

$$X = N \times 100/M ,$$

где N – количество пойманных грызунов, M – число ловушко/суток.

2. Индекс доминирования:

Предложен Балогом (1958) как индекс, отражающий отношение числа особей (n_i) какого-либо вида к общему числу видов (N) в биоценозе:

$$D_i = \frac{n_i}{N} 100$$

Первые два показателя рассчитывались для каждого вида по годам, по биотопам и по группировкам популяций.

3. Для описания видового богатства выявленных сообществ мелких млекопитающих использовали два индекса – индекс разнообразия Маргалефа:

$$D_{Mg} = (S - 1) / \ln N ,$$

где S – ожидаемое число видов, N – выявленное число особей и индекс разнообразия Шеннона-Винера:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i ,$$

где p_i – доля особей i -ного вида (Мэгарран, 1992).

4. Для описания меры неоднородности – меры доминирования выявленных сообществ мелких млекопитающих использовали индекс Симпсона:

$$D = \sum \left(\frac{n_i (n_i - 1)}{N(N-1)} \right),$$

где n_i – число особей i -ного вида, N – общее число особей (Мэгарран, 1992).

2.3. Методы молекулярно-генетических исследований и анализа данных

Генетические исследования были проведены на базе молекулярно-генетической лаборатории кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета.

ДНК выделяли из образцов фаланг пальцев и фрагментов хвостов, зафиксированных в 96 % этаноле, по стандартной методике фенолхлороформной экстракции после обработки образца ткани протеиназой К и SDS (Arrigi et al., 1968; Sambrook et al., 1989).

В молекулярно-генетических исследованиях были использованы два маркера мтДНК – контрольный регион (С-регион, D-loop) и ген *cyt b*; один маркер ядерной ДНК – фрагмент гена *p53*. Полимеразную цепную реакцию (PCR) проводили в 25 мкл реакционной смеси с использованием специфических праймеров (табл. 2). Смесь содержала 50 мМ Трис-НСl (рН 8.9), 20 мМ сульфат аммония, 20 мкМ ЭДТА, 150 мкг/мл бычьего сывороточного альбумина, смесь дезоксинуклеозидтрифосфатов (200 мкМ

каждого из четырех), 2 мМ хлористый магний, 15 пмоль каждого из праймеров, 2 ед. активности Taq-полимеразы и 0.1–0.2 мкг ДНК.

Таблица 2. Праймеры, использованные в анализе митохондриальной и ядерной ДНК мелких млекопитающих

Маркер	Праймеры	T° _{отж}	Последовательность 5' - 3'	фрагмент, п.н.	Примечание
Митохондриальная ДНК					
D-loop	DI Aag1 D DI Aag1 R	56°	TATATTTCTTCCCCCATGA AAGGTGAGTTTTTGATAGTT	630	<i>A. agrarius</i> , наши данные
	DI Apf11 D DI Apf11 R	60°	GGCATCAAGAAGAAGGACTG GGAGGGGGGGTTTGAATATA	700	<i>A. flavicollis</i> , наши данные
	DI Sur1 D DI Sur1 R	52°	AGCATATAAGCAAGTAAATT TAGAGTAGATGGAAGAATTT	700	<i>A. uralensis</i> , наши данные
Cyt b	L14727-SP H15915-SP	50°	GACAGGAAAAATCATCGTTG TTCATTACTGGTTTACAAGAC	1100	<i>M. glareolus</i> , Булатова и др, 2010
	cbMA842F cbMO604F cbMR469F H15915-SP	60°	GGGGTTTACTATGGCTCA CCTTCCACTTTATTCTACCT CAGTCAAAGACTTCTTAGGG TTCATTACTGGTTTACAAGAC	842 604 469	<i>M. arvalis</i> , Булатова и др, 2010
	Ядерная ДНК				
	p53	p53C p53D	70°	CTGGCACCCGTGTCCGT CGGTTTCATGCCCCCATGC	780– 1000

Для изучения уровня полиморфизма, степени подразделенности и силы генетических связей популяций рыжей полевки проводили анализ микросателлитной ДНК по трем разработанным для этого вида системам – EU285408Mm, EU285402Mm, EU285407Mm (Rikalainen et al., 2008) (рис. 2, табл. 3).

Специфичность и индивидуальность фрагментов ДНК, полученных в ходе PCR, определяли по различиям масс этих фрагментов при электрофоретическом разделении в 6%-ном полиакриламидном геле (ПААГ). С целью выявления аллельного разнообразия по каждому локусу микросателлитной ДНК полученные образцы подвергали электрофоретическому разделению в 8%-ном полиакриламидном геле

(ПААГ) в камере PROTEAN® II xi (Bio-Rad, USA). Отдельные образцы выявленных в процессе электрофореза размерных классов PCR-фрагментов, содержащие микросателлитную ДНК, секвенировали для определения точного количества микросателлитных повторов.

Таблица 3. Праймеры, использованные для анализа микросателлитной ДНК рыжей полевки из Ульяновской области

Система праймеров	T ⁰ _{отж}	Последовательность 5' - 3'	Повтор	Аллельное разнообразие	Примечание
EU402Mm D EU402Mm R	60°	CACTTGGGAGTCAGAGGTAG CAGATAAATCTCAACAAAGAGG	(GGAA) _n	5	
EU407Mm D EU407Mm R	56°	GGGTTAGTTAGCTTGCAAAA CTAAAGCCGAGCTTATTTGA	(CAT) _n	7	Rikalainen et al., 2008
EU408Mm D EU408Mm R	58°	CAGGGACATGAGTTTGATCT TTATGCAGCTTCTAGGTGCT	(CAG) _n	8	

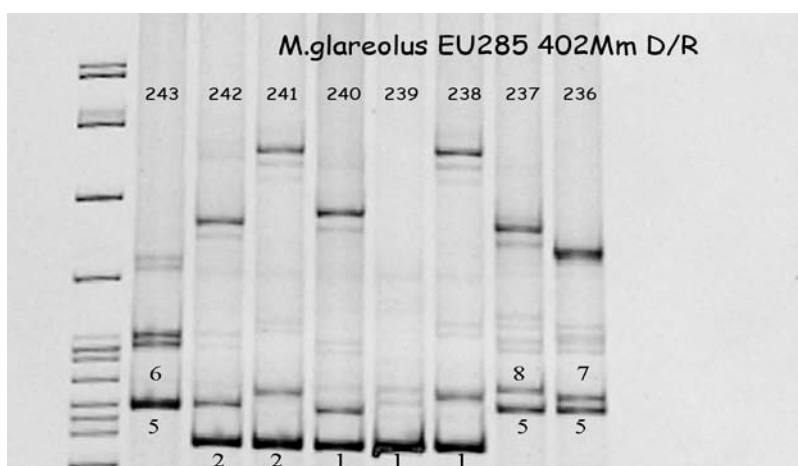


Рис. 2. Микросателлитные фрагменты, полученных при использовании праймерной системы EU285402Mm D/R (CAT-повтор) при исследовании популяций рыжей полевки из Ульяновской области.

Исследуемые образцы секвенировали на генетическом анализаторе ABI 3500 при использовании реактива BigDye® Terminator v 3.1 Cycle Sequencing Kit. Всего было проанализировано 94 последовательности (Табл. 4). Полученные последовательности выделенных гаплотипов мтДНК (D-loop) были размещены в GeneBank NCBI (MN852447–MN852469; MN840573–MN840581; MN840582–MN840589). Выравнивание последовательностей осуществляли в программном пакете BioEdit 7.0 (<https://bioedit.software>).

informer.com). Выравнивание нуклеотидных последовательностей осуществляли по алгоритму MUSCLE (Edgar, 2004) в программе Mega 7.0.21 (Kumar et al., 2016) с обязательной доводкой вручную. Для реконструкции филогенетических отношений использовали метод максимального правдоподобия (ML) в программе MEGA 7.0.21, а также метод построения медианной сети (Median Joining) в программе PopART (Leigh et al., 2015). Гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие было изучено с помощью программы DnaSP 5.10.01 (Librado, Rozas, 2009). Анализ генетической структуры популяций по микросателлитным маркерам проводили при помощи многоуровневой *F*-статистики (Wright S., 1978; Weir, Hill, 2002) и в пакете программ Arlequin ver. 3.0 (Excoffier et al., 2005).

В целом, материал, собранный в ходе полевых исследований и проанализированный в лаборатории, является репрезентативным и представлен в табл. 4.

Таблица 4. Материал исследования

Исследования	N	Примечание
Полевые	1679 особей 6780 ловушко- суток	<i>M. glareolus</i> – 520; <i>M. arvalis</i> – 167; <i>A. uralensis</i> – 400; <i>A. agrarius</i> – 229; <i>A. flavicollis</i> – 232; <i>M. musculus</i> – 7; <i>M. minutus</i> – 9; <i>S. araneus</i> – 106, <i>S. minutus</i> – 8, <i>D. nitedula</i> – 1.
Синэкологические	119 популяций, 45 сообществ	<i>M. glareolus</i> – 22; <i>M. arvalis</i> – 13; <i>A. uralensis</i> – 38; <i>A. agrarius</i> – 18; <i>A. flavicollis</i> – 9; <i>M. musculus</i> – 1; <i>M. minutus</i> – 1; <i>S. araneus</i> – 18, <i>S. minutus</i> – 6, <i>D. nitedula</i> – 1.
Биотопические	45 биотопов	13 административных р-нов Ульяновской обл.
Молекулярно- генетические	168 особей	Выборка – 481 образца ДНК из 45 точек обитания
Секвенирование	94 секвенса	Митохондриальная ДНК: (D-loop) – 56, мтДНК (cyt b) – 17; микросателлитная ДНК: EU408Mm – 6, EU402Mm – 8, EU407Mm – 7.

Для статистической обработки экологических и молекулярно-генетических данных применяли стандартные статистические параметры.

При парном сравнении средних показателей использовали параметрический *t*-критерий Стьюдента, а при поиске различий между двумя группами по двум и более признакам – непараметрический χ^2 -тест. При анализе различий по нескольким параметрам использовали методы многомерной статистики. Для всех статистических тестов был установлен уровень значимости $p < 0.05$. Статистическая обработка данных проведена в пакетах Microsoft Office Excel 2010, Past 1.89 и STATISTICA 13.3.1 Ru.

1.3. Районирование территории Ульяновской области

Территория Ульяновской области занимает восточную часть Русской равнины, в бассейне среднего течения р. Волги. Средняя высота поверхности области около 180 метров над уровнем моря (Дедков, 1978). Наибольшая 353 м – водораздельная гряда южнее р.п. Новоспасское, а минимальная 25 м – уровень Саратовского водохранилища у с. Панышино Радищевского района.

Область разделена р. Волгой на две неравные части: 75% территории приходится на Предволжье, 25% – на Заволжье. Большие различия в рельефе наблюдаются между правобережной и левобережной частью области (Лукашова, 2005). Правобережная часть области, превосходящая в три раза по площади Левобережье, входит в состав Приволжской возвышенности. Высокая ступенчатая равнина (плато), расчлененная речной и овражно-балочной сетью, высотой около 200 м (Дедков, 1978). Низменное Заволжье представляет собой современную и древнюю долину р. Волги изложено неогеновыми и четвертичными отложениями – песками, глинами и суглинками.

Ульяновская область расположена в лесостепной ландшафтной зоне. При этом наиболее значительные ландшафтные различия существуют между Предволжьем и Заволжьем. Более сильное увлажнение Предволжья вследствие его значительной высоты и западного положения, широкое

распространение легких песчаных и супесчаных почв на палеогеновых отложениях – все это определило большую облесенность Предволжья. В связи с этим Предволжье входит в состав облесенной провинции лесостепи Приволжской возвышенности, Заволжье – в провинцию типичной лесостепи (Мильков, 1953).

Значительные изменения природных комплексов и экосистем в рамках ландшафтов произошедшие на территории Ульяновской области (Среднее Поволжье), связаны, прежде всего, с антропогенными изменения ландшафтов в регионе (Дедков, 1978; Ступишин, 1978). Создание Куйбышевского водохранилища на р. Волге в середине XX века повлияло на изменения влажности и других региональных климатических условий, таких как облачность, осадки, грозы, ветровой режим (Дедков, 1978). Увеличение темпов развития сельского хозяйства в XX веке способствовали вырубке коренных лесов, распашке естественных степей на территории Ульяновской области. Так облесенность региона к концу XX столетия сократилась с 60% до 27% (Корепова, Артемьева, 2018). В связи с этим для стабилизации экологической ситуации в регионе, большое значение имеют комплексные исследования экосистем и ландшафтов области (Корольков, Артемьева, 2004).

В результате современных исследований ландшафтно-экологического состояния Ульяновской области были выявлены следующие природные районы: Предволжье и Заволжье. Согласно ландшафтному районированию Дедкова (1978) ландшафты Предволжья существенно различаются, что обусловлено особенностями рельефа и геологического строения района. Выделяют три основных типа ландшафтов, которые в свою очередь легли в основу выделения физико-географических районов Ульяновского Предволжья (Физико-географическое..., 1963):

- 1) Остепненные ландшафты нижнего плато, образованные Ульяновским (на северо-востоке Предволжья) и Южно-Сызранским (на юго-востоке) районами. Сюда входят административные районы Цильинский и

северная половина Ульяновского; восточная часть Радищевского административного района и юго-восточная часть Новоспасского (Дедков, 1978).

2) Лесные ландшафты верхнего плато, включают Западный или Канадейско-Сурский район, протянувшийся вдоль западной границы области. Почти полностью занимает административные районы Инзенский, Барышский, Николаевский, Павловский. Частично входят западные части Карсунского, Вешкаймского, Кузоватовского и Старо-Кулаткинского районов (Дедков, 1978).

3) Типичные лесостепные ландшафты двухъярусных плато, образованные Карсуно-Сенгилеевским, Свяго-Сызранским и Сызрано-Терешкинским районами.

К экосистемам распространенным в Предволжье относятся агроценозы, широколиственные нагорные леса, сосново-лиственные леса, многолетние залежи и вторичные луга на суходолах и мелколиственные вторичные леса. Редко встречающиеся экосистемы: сосново-еловые леса, заболоченные леса, имеющие «осеверенный» или таежный характер. Помимо этого здесь встречаются озера со сплавинами и болота на водораздельных пространствах, покрытые лесом (Корепова, 2017).

В пределах Заволжья (Ступишин, 1978) выделяют 3 ландшафтных района, различных по степени лесистости: типично лесостепной Майнский; Черемшанский лесной и Кондурчинский остепненный. Вся территория Заволжья так же входит в пределы лесостепной ландшафтной зоны Русской равнины. Примерно пятая часть площади района занимают леса, преимущественно сосновые или смешанные (Ступишин, 1978). Наиболее распространенными типами экосистем в районе являются агроценозы, многолетние залежи и вторичные луга на суходолах, Волжские водохранилища (Корепова, 2017) (рис. 3).

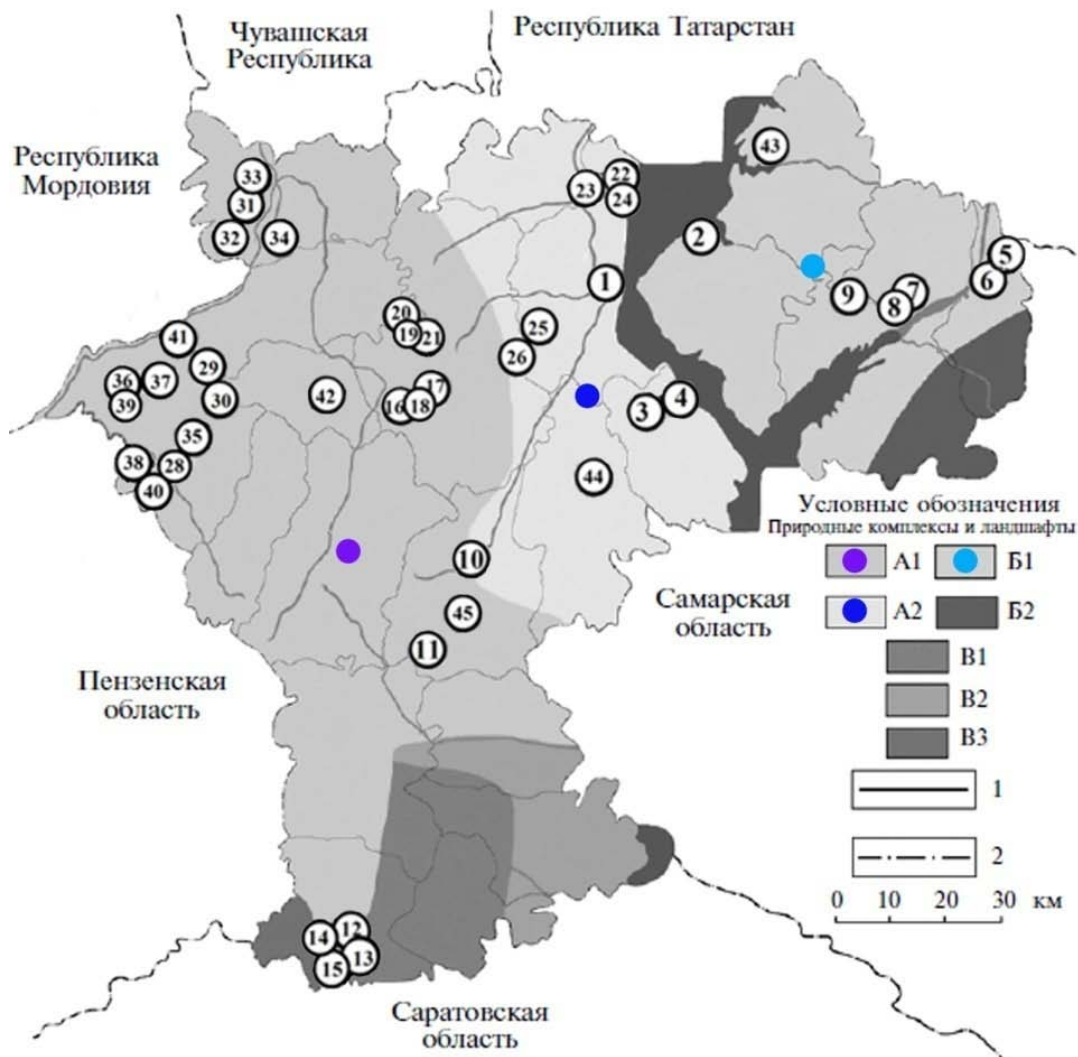


Рис. 3. Б – Ландшафтно-экологическое районирования Ульяновской области и точки сбора материала генетического типирования мелких млекопитающих.

A1 – Присурский лесной район; A2 – Свяжский лесостепной район; B1 – Мелекесско-Ставропольский лесостепной район; B2 – Кондурчинский степной район; B3 – Верхнекададинский степной район; V1 – Сызрано-Терешкинский лесостепной район; V2 – Южно-Сызранский степной район; V3 – Верхнекададинский степной район; 1 – границы административных районов; 2 – границы областей (по Кореповой, Артемьевой, 2018).

Кроме ландшафтного районирования разработана схема флористических районов Среднего Поволжья (Сенатор, 2016) (рис. 4). В основу легла схема физико-географических районов Среднего Поволжья предложенная А. П. Ступишиным (Физико-географическое..., 1964). Так на

территории Ульяновской области выделены следующие флористические районы: Лесостепное Предволжье, включающее:

1) Засурский район, расположенный в крайней северной части региона, растительность представлена сосновыми и смешанными хвойно-широколиственными лесами. В поймах рек встречаются вязовые и ольховые леса, высокотравные луга.

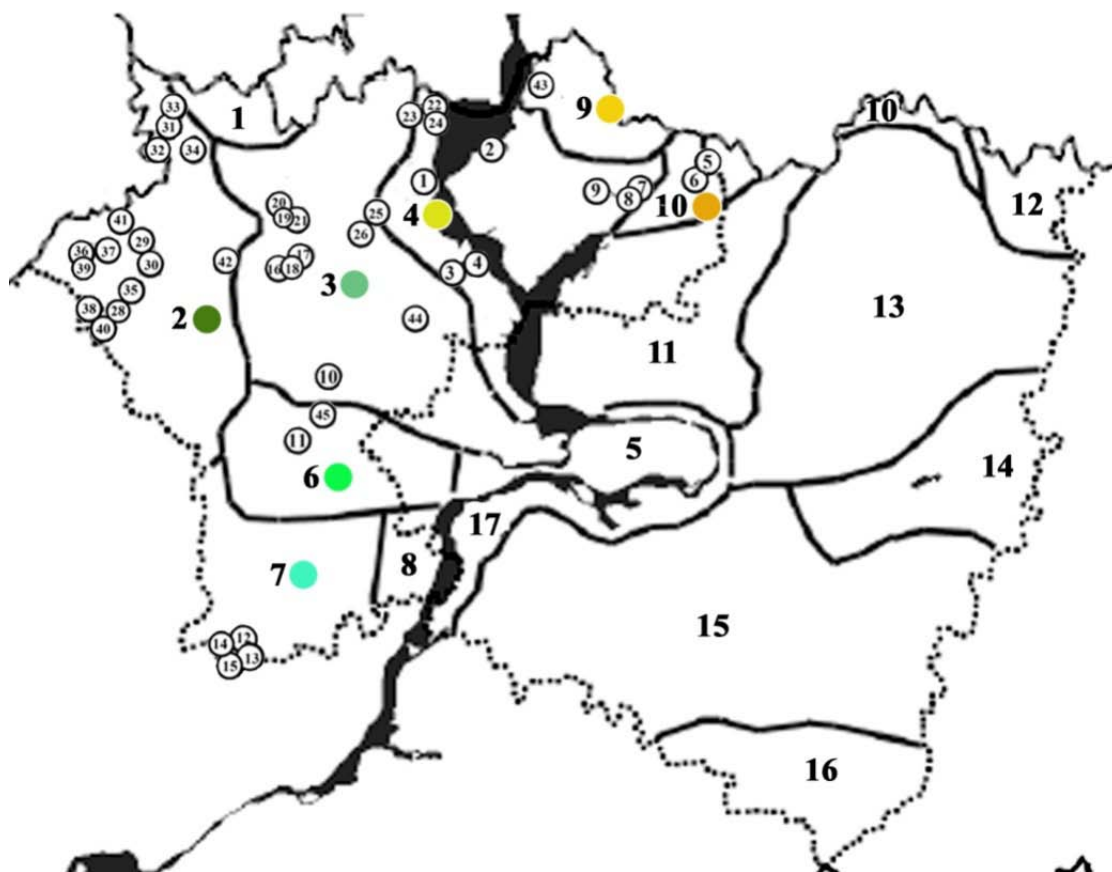


Рис. 4. Флористическое районирования Ульяновской области и точки сбора материала генетического типирования мелких млекопитающих. Районы *Лесостепного Предволжья*: 1 – Засурский, 2 – Барышско-Инзенский, 3 – Свяго-Усинский, 4 – Северо-Приволжский, 5 – Жигулевский, 6 – Сызранский, 7 – Засызранский, 8 – Южно-Приволжский; районы *лесостепного Низкого Заволжья*: 9 – Ахтай-Майнский, 10 – Черемшанский, 11 – Мелекесский; районы *лесостепного Высокого Заволжья*: 12 – Бугульминско-Белебеевский, 13 – Сокский; районы *Степного Заволжья*: 14 – Самаро-Кинельский; 15 – Сыртовой, 16 – Иргизский; район *Побережье волжских водохранилищ*: 17 – Волжский (по Сенатору, 2016).

2) Барышско-Инзенский район, расположенный к западу от р. Барыш. Растительность представлена сосново-широколиственными, широколиственными (дубравы, липняки, изредка – ясенники) и сосновыми лесами.

3) Свяго-Усинский район, занимает центральную правобережную часть исследуемого региона, отличительной особенностью растительности является сочетание широколиственных лесов, остепненных разнотравных лугов и луговых степей. Лесная растительность представлена дубовыми (изредка с ясенем) и сосновыми лесами, по оврагам распространены липовые и кленовые леса.

4) Северо-Приволжский район, представляет собой высокий известняковый уступ Приволжской возвышенности, круто обрывающийся к берегам Куйбышевского водохранилища.

5) Сызранский район, характеризующийся сосновыми и сосново-широколиственными лесами. Большое распространение получили песчаные степи. По долинам рек встречаются различные варианты суходольных и остепненных лугов.

6) Засызранский район, расположенный к югу от реки Сызранка. Распространены широколиственно-сосновые леса и дубравы в сочетании с луговыми и разнотравно-злаковыми степями и небольшими участками, занятыми галофитной растительностью.

7) Южно-Приволжский район, располагается вдоль берега Саратовского водохранилища.

Лесостепное Низкое Заволжье:

1) Ахтай-Майнский район, занимает северную часть левобережья. Древесный ярус представлен сосной, липой, кленом.

2) Черемшанский район, расположен в бассейне реки Большой Черемшан. Для района характерна высокая лесистость территории.

3) Мелекесский район (Сенатор, 2016).

Ряд авторов (Корепова, Артемьева, 2018; Корепова 2017) выделяет 19 типов экосистем характерных для Ульяновской области. Наиболее часто встречающаяся для Ульяновской области экосистема – это «агроценозы». Занимая 32% площади региона, включает в себя засеваемые поля и пары в сочетании с лесополосами и куртинами кустарников (Корепова, 2017, 2018). На втором месте по встречаемости «широколиственные нагорные леса», занимающие 11,4% от площади Ульяновской области. Лесообразующие породы дуб и липа. Большинство таких лесов сформировались на верхнем и среднем плато Приволжской возвышенности. Встречаются в Инзенском, Мелекесском, Карсунском и Сенгилеевском административных районах (Корепова, 2017). Примерно такую же площадь занимают «многолетние залежи и вторичные луга на суходолах»- 10,6%. Данный тип экосистемы представляет собой сельскохозяйственные угодья с лесополосами, куртинами кустарников, несколько лет не используемые как пашни (Корепова, 2018). Экосистема «сосново-лиственные леса», занимает 9,3% площади Ульяновской области, представляет собой леса с различным сочетанием сосновых и лиственных пород, с преобладанием сосны в первом древесном ярусе. Для данного типа экосистем характерна сложная ярусная система древостоя, что создает условия для большого биоразнообразия и высокой плотности населения животных (Корепова, 2018). Основные лесообразующие породы экосистемы «мелколиственные вторичные леса» являются береза и осина. Отмечается для Барышского, Мелекесского, Инзенского, Кузоватовского и Майнского административных районов, занимает 8,5% территории области (Корепова, 2017). «Волжские водохранилища» - экосистема на территории Ульяновской области представлена Куйбышевским и Саратовским водохранилищем, занимает 5,6% от всей площади (Корепова, 2018) . Степные растительные ассоциации, сенокосы и пастбища на степных угодьях – все это выделяется в экосистему «степи». Данный тип отмечен в Радищевском, Старокулаткинском и Новоспасском районах и занимает 5% от площади Ульяновской области (Корепова, 2017). В

Экосистеме «поймы рек и ручьев лесных ландшафтов» древесный ярус представлен ольшаниками и ивняками с примесью пород прилегающих лесов. В отличие от предыдущего типа экосистем, для «поймы рек и ручьев безлесных ландшафтов» характерной особенностью экосистемы является соседство водотока с открытыми пространствами (Корепова, 2018).

Менее 3% от площади области занимают экосистемы «сосновые леса» и «пойменные луга». «Сельская» и «городская» застройки представлены населенными пунктами. Экосистема «широколиственные пойменные леса» представлена преимущественно пойменными дубравами, липняками и осинниками с большим количеством старичных озер и низинных болот (Корепова, 2017, 2018). «Заболоченные леса таежного типа» – тип экосистем, для которого характерна высокая степень заболоченности. Встречается в междуречье рек Суры и Барыша в Сурском районе, междуречье Каслей-Кадады и Терешки в Николаевском районе (Корепова, 2018). Экосистема «сосново-еловые леса» представляет собой лесной массив, занимающий водораздел рек Черная Бездна, Медведка и Богдановка Сурского района. Следующий тип экосистем «водораздельные пойменные болота» занимают 0.03% от площади Ульяновской области. Сюда относятся болота водоразделов и высоких пойменных террас, а так же болота пойм и низких надпойменных террас (Корепова, 2018). «Озера и пруды» занимают 70.8 км² или 0.2% площади. К данному типу экосистем не относятся мелкие пойменные озера, которые отнесены к пойменным экосистемам рек (Корепова, 2018). Экосистема «русла средних и больших рек» протяженностью 4436.7 км, представлена крупнейшими реками Ульяновской области: Сура, Свияга, Большой и Малый Черемшаны, Барыш, Сызранка, Терешка, Инза и Уса (Корепова, 2017).

Приведенные два варианта районирования территории Ульяновской области были использованы нами при анализе встречаемости мелких млекопитающих на территории Ульяновской области, а также при анализе

численности населения, структуры сообществ и генетического полиморфизма популяций.

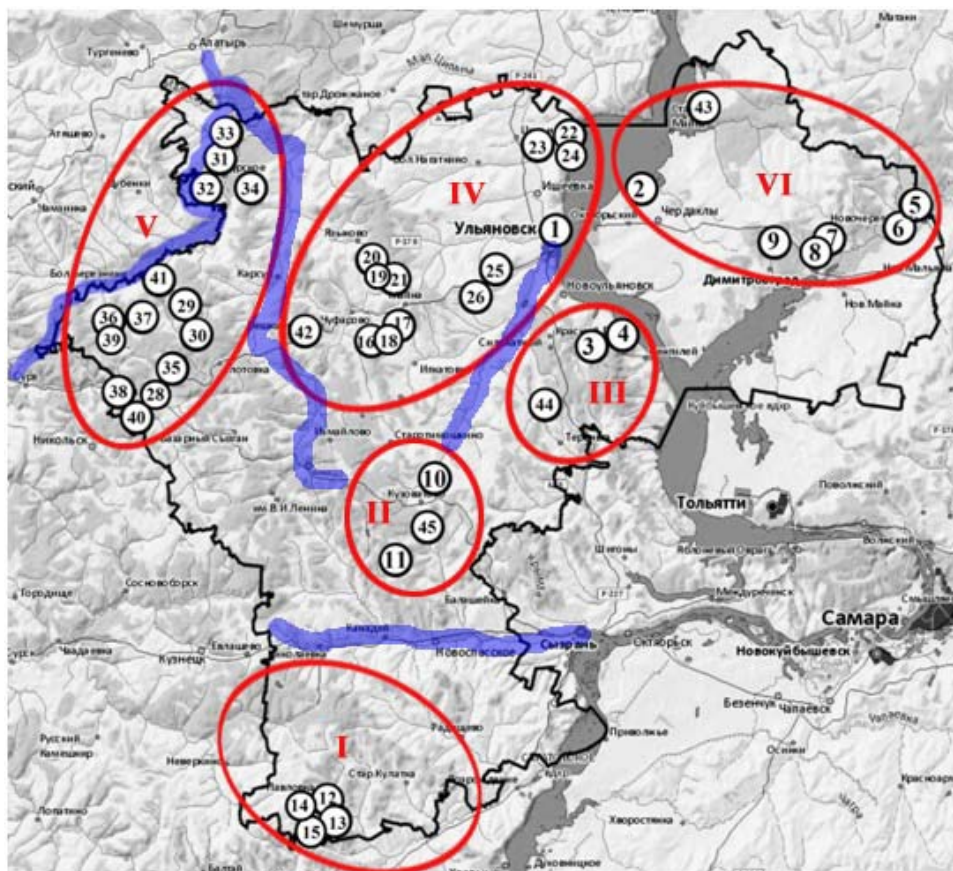


Рис. 5. Группировки популяций мелких млекопитающих на территории Ульяновской области: I – Южная, II – Центральная, III – Поволжская, IV – Майнско-Ульяновская, V – Присурская, VI – Заволжская. Синим цветом обозначены крупные реки региона – Сура, Барыш, Свяга, Сызранка.

Кроме рассмотренных выше схем районирования территории Ульяновской области при анализе эколого-генетических особенностей популяций и сообществ мелких млекопитающих была использована выявленная в ходе полевых исследований подразделенность популяций (рис. 5).

ГЛАВА 3

СОВРЕМЕННОЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И БИОТОПИЧЕСКИЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

3.1. Современное распространение мышевидных грызунов рода *Apodemus*

В ходе полевых работ в 2013–2015 гг. на территории Ульяновской области было отловлено 400 экз. малой лесной мыши (рис. 6). Данный вид встречается практически повсеместно, он представлен в 39 локалитетов из 45 зарегистрированных для сообществ мелких млекопитающих (87%). Отмечается во всех обследуемых административных районах области. Полевая мышь отмечается в 18 (из 45) локалитетах (40%). За период исследования было отловлено 229 экз. в Чердаклинском, Сенгилеевском, Новомалыклинском, Мелекесском, Кузоватовском, Павловском, Ульяновском, Инзенском и Сурском административных районах. Желтогорлая мышь зарегистрирована в отловах в Чердаклинском, Сенгилеевском, Мелекесском, Кузоватовском, Ульяновском, Сурском и Старомайнском районах. Всего было добыто 232 особи желтогорлой мыши в 9 локалитетах региона исследований (20%).

Таким образом, в отличие от малой лесной мыши, имеющей на территории Ульяновской области почти повсеместное распространение, полевая мышь в большей степени приурочена к районам области, где в ландшафтах преобладают открытые биотопы и активно ведется сельскохозяйственное производство (южные, центральные и заволжские районы). Такой же специфической приуроченностью характеризуется и желтогорлая мышь, которая встречается в тех районах области, где в биотопах широко представлены широколиственные виды древесных растений.

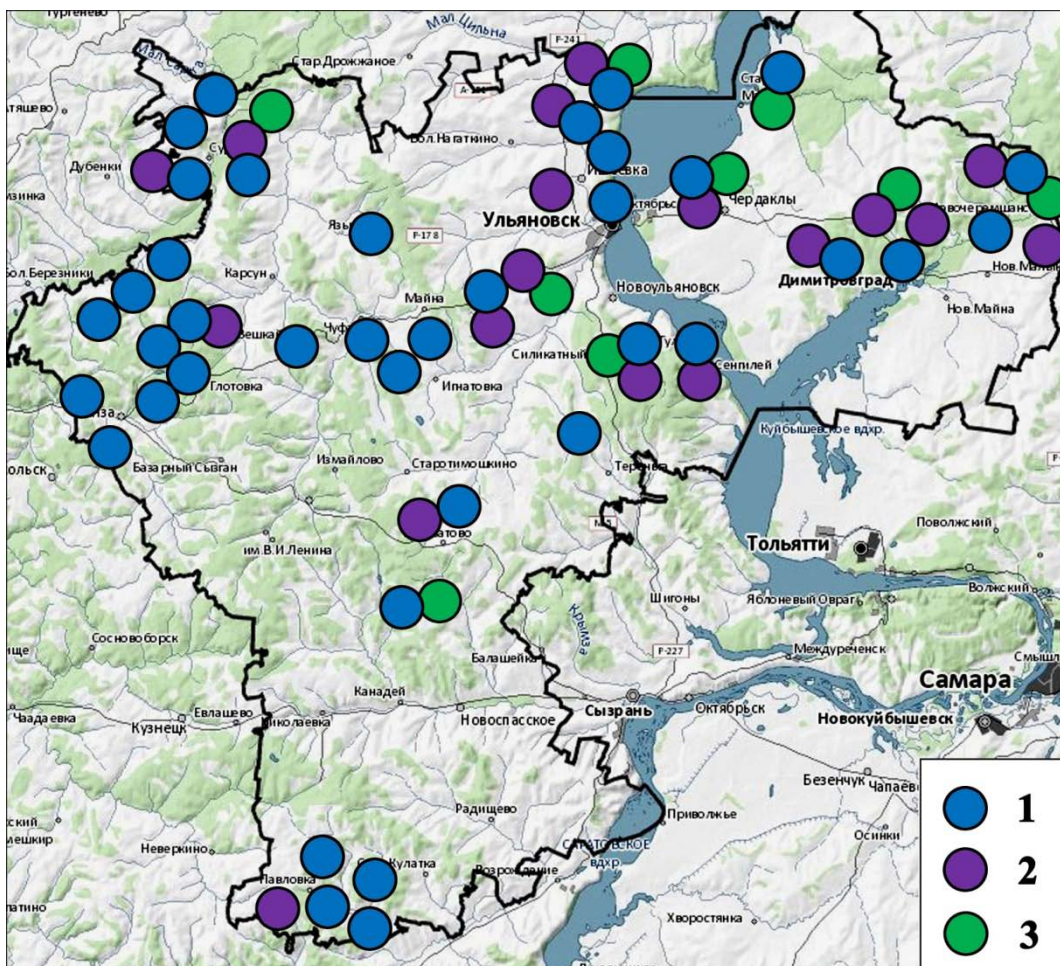


Рис. 6. Распространение малой лесной (1), полевой (2) и желтогорлой (3) мышей на территории Ульяновской области по данным учетов за 2013–2015 гг.

3.2. Современное распространение обыкновенной и рыжей полевки

В результате полевых исследований в 2013-2015 гг. было отловлено 520 особей рыжей полевки и 167 особей обыкновенной полевки (рис. 7). Рыжая полевка регистрируется в учетах в 22 точка отлова из 45 (49%). Данный вид отмечается в Чердаклинском, Сенгилеевском, Мелекесском, Кузоватовском, Павловском, Майнском, Ульяновском, Инзенском, Сурском и Старомайнском административных районах. Локалитетов, где рыжая полевка представлена одновидовой популяцией не было обнаружено.

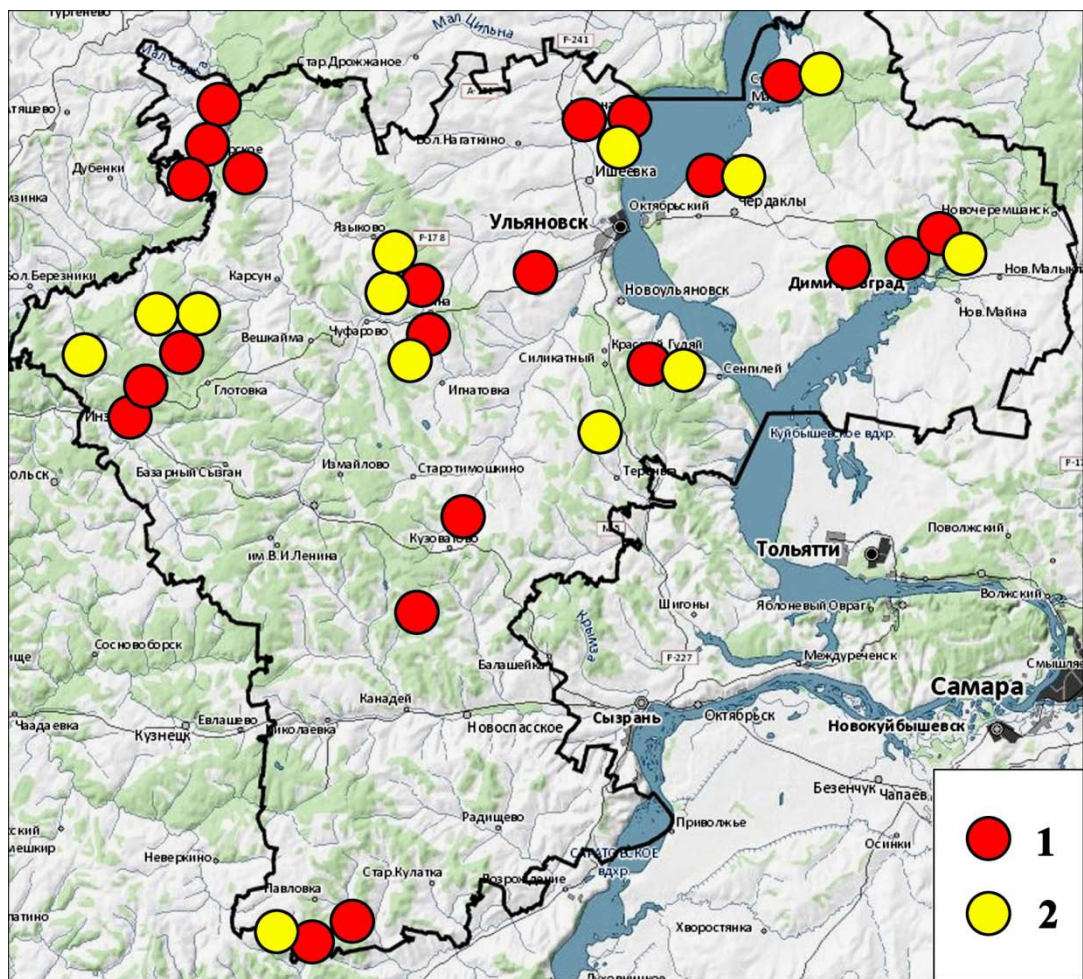


Рис. 7. Распространение рыжей (1) и обыкновенной (2) полевки на территории Ульяновской области по данным учетов за 2013–2015 гг.

Обыкновенная полевка отмечается в 13 из 45 точек отлова (29%). Этот вид регистрируется в отловах в Чердаклинском, Сенгилеевском, Мелекесском, Павловском, Майнском, Ульяновском, Инзенском, Старомайнском и Тереньгульском административных районах. В локалитете №39 (Инзенский р-н, с. Валгусы; табл. 1) обыкновенная полевка формирует одновидовую популяцию.

Таким образом, также как и в ситуации с представителями рода *Arodemus*, в отличие от рыжей полевки, имеющей на территории Ульяновской области достаточно широкое распространение, обыкновенная полевка в основном приурочена к районам области, где в ландшафтах преобладают открытые биотопы и активно ведется сельскохозяйственное производство (южные, центральные и заволжские районы).

3.3. Малочисленные виды мелких млекопитающих

В результате полевых исследований в 2013-2015 гг. было отловлено 7 особей домовых мышей, 9 особей мыши-малютки, 1 особь сонной лесной, 106 особей бурозубки обыкновенной и 8 особей бурозубки малой (рис. 8). Домовая мышь отмечается в отловах только в одной точке – локалитет №6 (Новомалыклинский р-н, с. Новочеремшанск, 10 км, табл. 1). Мышь-малютка так же регистрируется в отловах лишь в одной точке – №18 (Майнский р-н, с. К. Репьевка, 5 км, табл. 1). Сонная лесная отмечается в отловах только в Сурском районе.

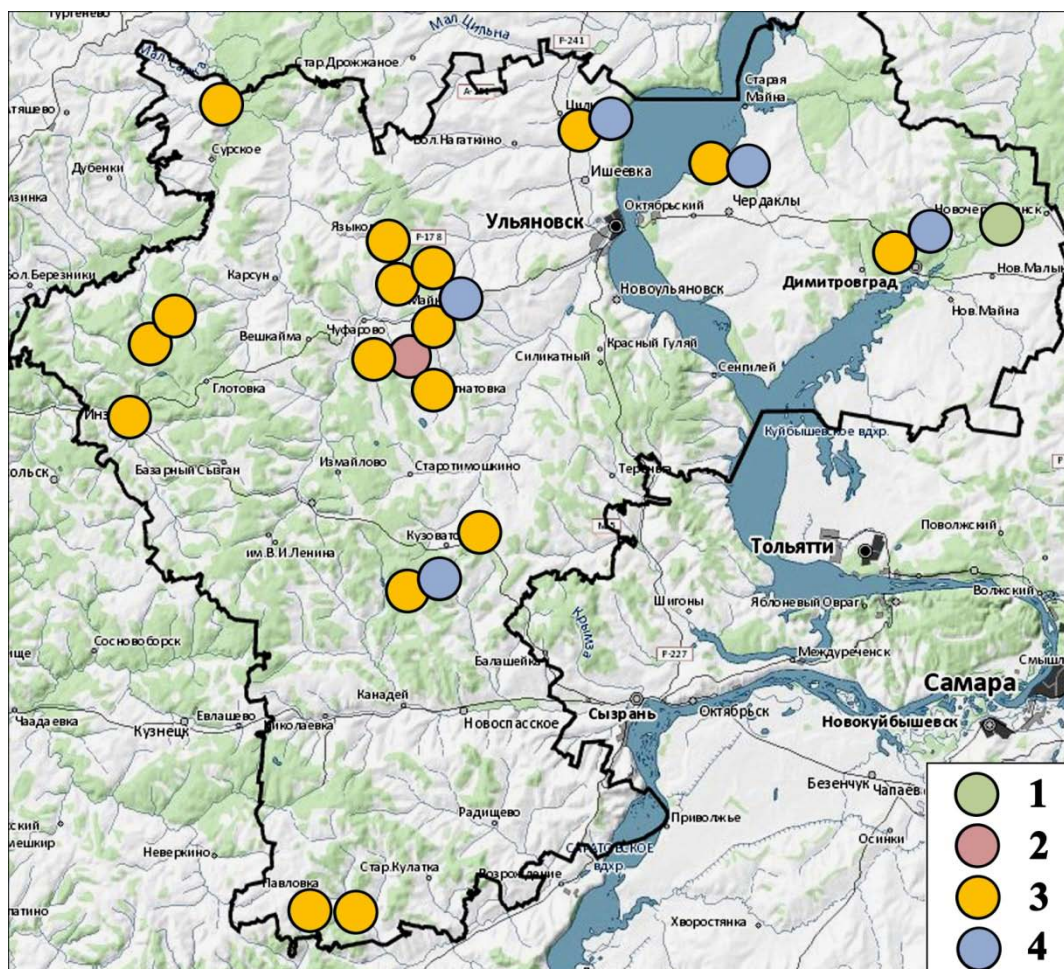


Рис. 8. Распространение домовых мышей (1), мыши-малютки (2), обыкновенной бурозубки (3) и малой бурозубки (4) на территории Ульяновской области по данным учетов за 2013–2015 гг.

Обыкновенная бурозубка встречается в отловах в Чердаклинском, Мелекесском, Кузоватовском, Павловском, Майнском, Ульяновском, Инзенском и Сурском районах, а малая бурозубка регистрируется в отловах в Майнском, Мелекесском, Ульяновском, Кузоватовском и Чердаклинском районах. Всего было добыто 114 особей землероек в 17 точках отлова (38%).

Белобрюхая белозубка (*Crocidura leucodon* Hermann, 1780) за время работы была отмечена в отловах только один раз – 30.10.2014 г. в Сурском районе, в окрестностях с. Барышская Слобода, на кладбище.

3.4. Биотопические предпочтения мелких млекопитающих на территории Ульяновской области

Изучение биотопической приуроченности обнаруженных на территории Ульяновской области видов мелких млекопитающих выявил, как региональные, так и видовые ее особенности (табл. 5).

По широте биотопических предпочтений в Ульяновской области эврибиотным видом мелких млекопитающих оказалась малая лесная мышь. Этот вид был обнаружен во всех 9 выделенных биотопах. Стенобиотными видами оказались мышь-малютка, в меньшей степени желтогорлая и домовая мыши. Первая была отмечена только в одном биотопе – в Лесополосе, тогда как вторая и третья в трех – в Смешанном лесу, Кустарнике, Рудеральной станции близ населенных пунктов и в Смешанном лесу, Кустарнике, на Рудеральной луговина пастбищ соответственно.

Региональная особенность распространения изученных видов мелких млекопитающих, связанная, на наш взгляд, с интразональной природой ландшафтов региона и высоким уровнем их освоения человеком, проявляется в выявленном видовом богатстве биотопа Смешанный лес, в

Таблица 5. Видовой состав мелких млекопитающих в различных биотопах Ульяновской области

БИОТОП	Рыжая полевка	Обыкновенная полевка	Малая лесная мышь	Полевая мышь	Желтогорлая мышь	Домовая мышь	Мышь-малютка	Бурозубка обыкновенная	Бурозубка малая	Соня лесная	Белобрюхая белозубка
Смешанный лес	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	
Лесополоса	+	+	+	-	-	-	+	+	+	-	
Кустарник	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	
Рудеральный биотоп близь населенных пунктов	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	+
Рудеральный биотоп на бывших сельскохозяйственных угодьях	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	
Рудеральный биотоп с редколесьем	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	
Рудеральная луговина пастбищ	-	+	+	+	-	+	-	+	-	-	
Сурская пойма	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	
Свияжская пойма	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	

котором были отмечены 7 из 8 фиксируемых видов (88%). Далее по видовому богатству идут Рудеральный биотоп близь населенных пунктов (6 из 8, 75%) и Лесополоса, Рудеральный биотоп с редколесьем, Рудеральная луговина пастбищ (5 из 8, 63%).

ГЛАВА 4 ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПНОГО ПОВОЛЖЬЯ

При изучении популяций и сообществ мелких млекопитающих на территории Ульяновской области особое внимание мы уделили исследованиям динамики численности популяций видов и исследования структуры, видового богатства и уровня доминирования в локальных сообществах. При этом анализу были подвергнуты данные по фоновым видам мелких млекопитающих – *A. agrarius*, *A. flavicollis*, *A. uralensis*, *M. glareolus*.

4.1. Динамика численности популяций и определяющие ее факторы

В ходе изучения встречаемости видом мелких млекопитающих на территории Ульяновской области были заметны некоторые различия правобережных и левобережных районов региона. Несомненно, р. Волга является значимой преградой для расселения видов фауны мелких млекопитающих. Поэтому анализ динамики численности мелких млекопитающих первоначально был проведен между этими разобщенными районами Ульяновской области.

Многолетняя динамика численности фоновых видов мелких млекопитающих Левобережья Ульяновской области имеет ряд особенностей (рис. 9 А). Рыжая полевка на территории Левобережья является наиболее массовым видом, что так же справедливо и для всей территории Ульяновской области. Максимальной численности рыжей полевки отмечается в 2008 г. – 31.25%. Минимальная численность была зарегистрирована в 1998 г. – 1.11%. В целом численность рыжей полевки характеризуется циклическими колебаниями численности с периодом в 3–5 лет (Березовская и др., 2016).

Для рыжей полевки Левобережья зафиксированы следующие годы подъема численности: 1991, 1994, 1997, 2000, 2003, 2006, 2008, 2012, 2015.

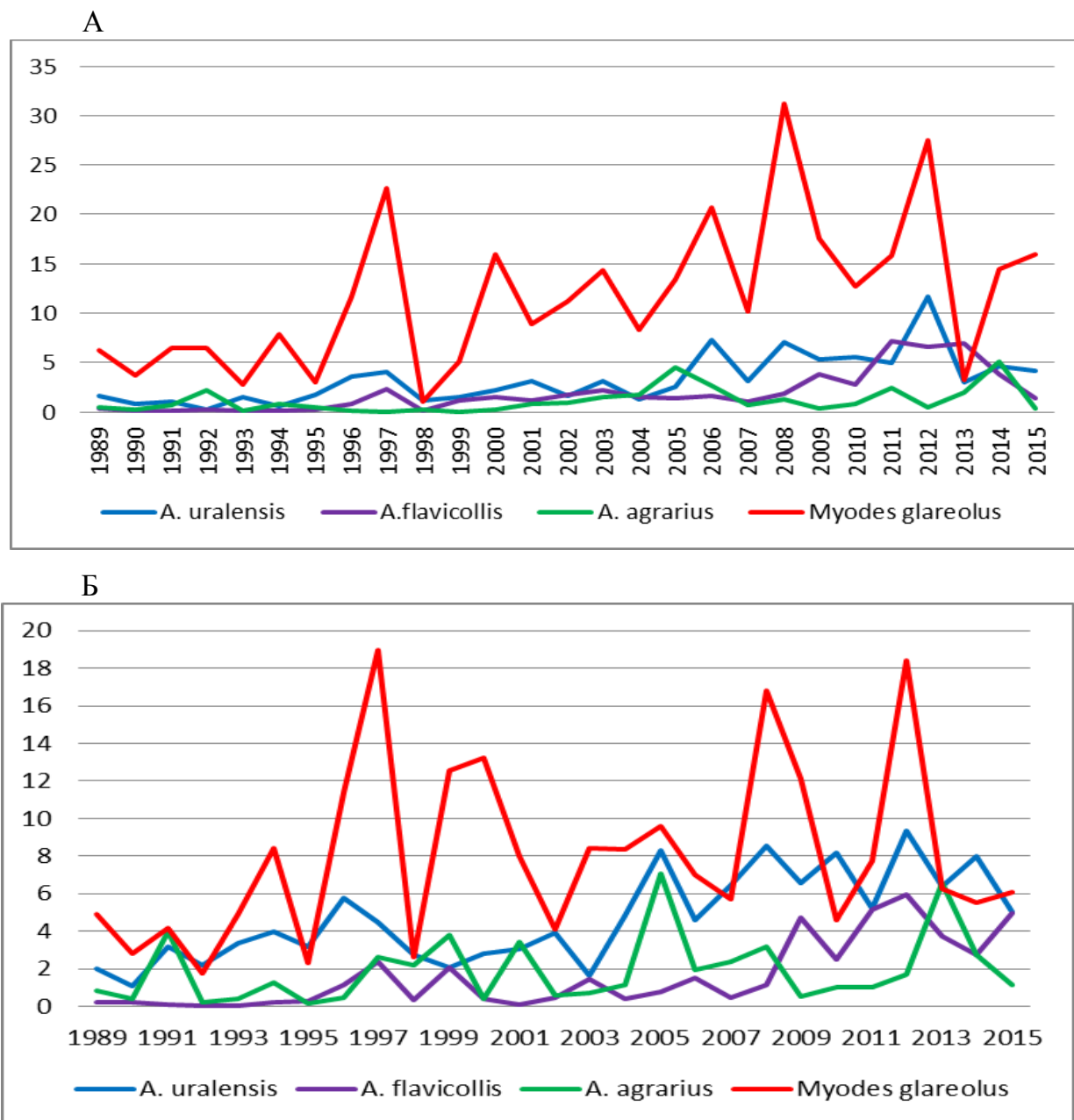


Рис. 9. Динамика численности фоновых видов мелких млекопитающих (*Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis*, *Apodemus uralensis*, *Myodes glareolus*) в левобережных (А) и правобережных (Б) районах Ульяновской области.

Малая лесная мышь является вторым по численности видом на территории Ульяновской области, как правило, занимает в отловах содоминирующее с рыжей полевкой положение. Максимальная численность лесной мыши в Левобережье отмечалась в 2012 г. – 11.7%. Годами пиковых

подъемом численности для этого вида были отмечены 1997, 2001, 2003, 2006, 2008, 2012 год.

Полевая мышь является малочисленным видом для Левобережья Ульяновской области. Максимальная численность для полевой мыши отмечалась в 2014 г. – 5.1%, и в 2005 г. – 4.5%.

Для желтогорлой мыши, как показали результаты анализа данных по динамике ее численности, совершенно не характерна краткосрочная цикличность, что отмечалось ранее (Шемятихина и др., 2010). Подъем численности желтогорлой мыши в левобережных районах отмечался в 1997, 2009, 2013 годах. Максимальная численность была зарегистрирована в 2013 г. – 7%, минимальная – в 1993 и 1998 гг. – 0,11%.

Многолетняя динамика численности фоновых видов мелких млекопитающих Правобережья Ульяновской области показана на рис. 9 Б. Колебания численности рыжей полевки в правобережных районах в целом сходны с таковыми для Левобережья Ульяновской области. Характерные циклическими колебаниями численности периодичностью в 3–5 лет ярко проявляются в динамики численности этого вида Правобережье. Для рыжей полевки 1991, 1994, 1997, 2000, 2003, 2005, 2008, 2012 годы являются годами подъема численности. Резкое снижение численности рыжей полевки были отмечены в 1992, 1995, 1998, 2002, 2007, 2010, 2014 годах. Таким образом, для рыжей полевки Правобережья отмечается 8 подъемов и 7 спадов численности. Максимальная численность рыжей полевки отмечается в 1996 г. – 18.9% и 2012 г. – 18.3%. Минимальная численность была зафиксирована в 1992 г. – 1.7%.

Численность малой лесной мыши в правобережных районах Ульяновской области колеблется от 1.1% до 9.3%. Максимальная численность отмечается в 2012 г. – 9.3%, а минимальная в 1990 г – 1.1%. Полевая мышь встречается в отловах в Правобережье чаще, чем в левобережных районах. В целом, показатели численности полевой мыши

колеблются от 0.2% до 7%. Максимальная численность для этого вида была отмечена в 2005 г. – 7.04%, а минимальная в 1995 г. – 0.18%.

Численность желтогорлой мыши в Правобережье Ульяновской области колеблется от 0.03% до 6%. Максимальная численность отмечалась в 2012 г. – 5.9 %, минимальная – в 1993г. – 0.03%. Значительные подъемы численности желтогорлой мыши в правобережных районах отмечались в 1997, 1999, 2009, 2012 годах.

Таким образом, анализ численности 4 фоновых видов фауны мелких млекопитающих Ульяновской области выявил сходную ее многолетнюю динамику в право- и левобережных популяциях. При этом для правобережных популяций отмечается больший, по сравнению с левобережными популяциями, размах колебаний численности. Этот вывод подтверждается проведенным сравнением показателей Индекса доминирования (D_i) в период с 1989 года по 2015 год ($n = 27$) по четырем доминирующим видам грызунов на левом и правом берегу Волги. Для *M. glareolus*, *A. uralensis*, *A. agrarius* и *A. flavicollis* были получены следующие в порядке убывания среднегодовые индексы: 57.5 ± 2.2 и 41.5 ± 2 , 17.0 ± 1.6 и 25.2 ± 1.6 , 6.1 ± 1.0 и 9.5 ± 1.4 , 8.8 ± 1.70 и 7.2 ± 1.3 соответственно. Сравнение годовой динамики этого показателя на разных берегах Волги выявил их достоверные отличия – Chi-Square = 335,3698 df = 26 p = 0,000000; Chi-Square = 148,1867 df = 26 p = 0,000000; Chi-Square = 171,3460 df = 26 p = 0,000000; Chi-Square = 247,1996 df = 26 p = 0,000000.

Полученные результаты, вероятно, объясняются большей устойчивостью одновидовых популяций мелких млекопитающих на Правобережье Волги, связанной с большим разнообразием биотопических условий среды обитания.

Анализ динамики численности в группировках подразделенных популяций фоновых видов мелких млекопитающих Ульяновской области (рис. 5) выявил следующие особенности.

В отловах в Южной группировке популяций мелких млекопитающих регистрируются все фоновые виды, характерные для Ульяновской области (рис. 10). В 2011–2013 гг. учетные работы в данной группировке популяций не проводились. Максимальная численность рыжей полевки отмечалась в 2008 г. – 16%. Для малой лесной мыши максимальная численность была зарегистрирована в 2014 г.– 22%. Максимум численности полевая мышь отмечался в 2010 г. – 2.4%. Для желтогорлой мыши максимальная численность была зарегистрирована в 2008 г – 4%.

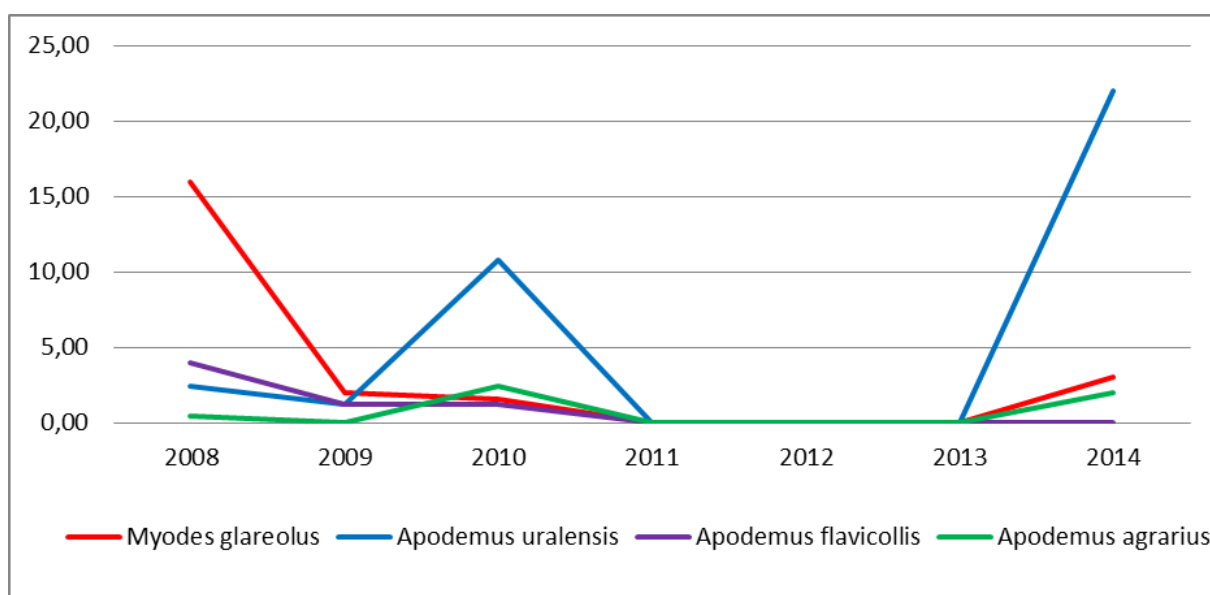


Рис. 10. Динамика численности фоновых видов мелких млекопитающих (*Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis*, *Apodemus uralensis*, *Myodes glareolus*) в Южной группировке популяций Ульяновской области.

Динамика численности фоновых видов Центральной группировки популяций мелких млекопитающих отражена на рис. 11. В 2012 году учетные работы в ней не проводились. Средняя численность мелких млекопитающих изменялась от 33% до 14%. Доминирующий вид – рыжая полевка – имел максимальную численность (20%) в 2008 году. Для содоминантного вида – малой лесной мыши – была выявлена сходная динамика численности. Максимум численности был отмечен так же в 2008 году (9%). Для полевой и желтогорлой мыши максимальные значения численности были отмечены в 2014 году – 4.5 и 3.5 % соответственно.

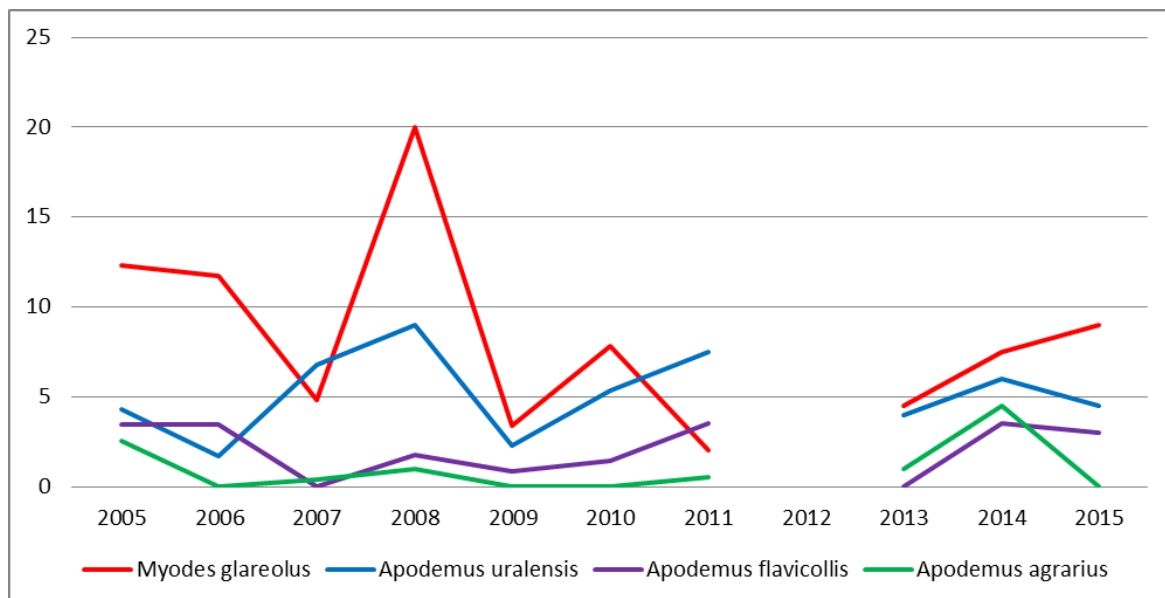


Рис. 11. Динамика численности фоновых видов мелких млекопитающих (*Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis*, *Apodemus uralensis*, *Myodes glareolus*) в Центральной группировке популяций Ульяновской области.

Динамика численности 4 фоновых видов мелких млекопитающих Поволжской группировки популяций была проанализирована только за период 2012–2015 гг. (рис. 12). Максимальное значение численности рыжей полевки было отмечено в 2012 г. – 35%. Для малой лесной и полевой мышей максимум численности приходится на 2014 год (9.3 и 12% соответственно). Пик численности желтогорлой мыши отмечен в 2015 году и составлял 12%.

В Майнско-Ульяновской группировке популяций мелких млекопитающих подъемы численности рыжей полевки и малой лесной мыши отмечались в 2008 и 2012 годах (рис. 13). Максимальную численность рыжая полевка имела в 2008 году – 20.8%, а малая лесная мышь в 2012 году – 11.4%. Численность полевой мыши изменялась с 6.6% до 0.9%. Максимальная численность желтогорлая мышь была зарегистрирована в 2009 году – 3.8%.

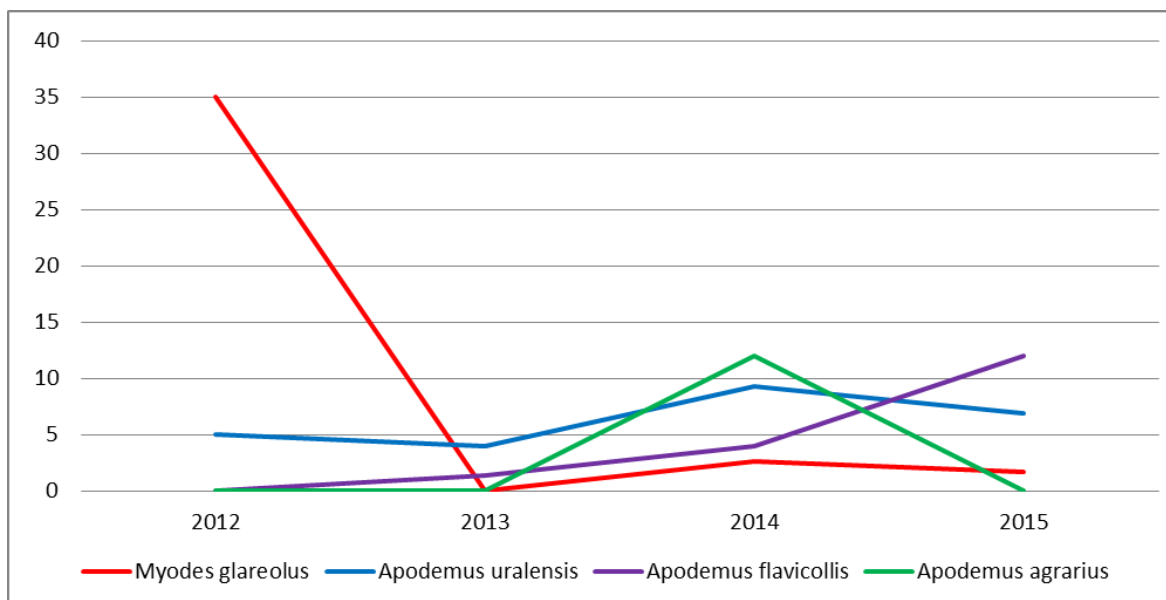


Рис. 12. Динамика численности фоновых видов мелких млекопитающих (*Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis*, *Apodemus uralensis*, *Myodes glareolus*) в Поволжской группировке популяций Ульяновской области.

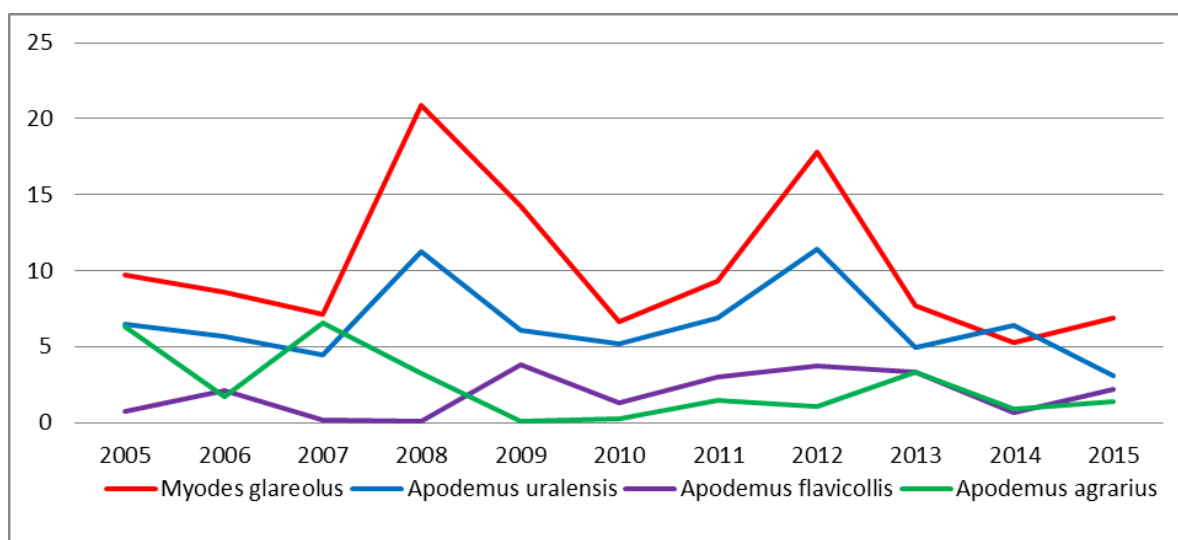


Рис. 13. Динамика численности фоновых видов мелких млекопитающих (*Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis*, *Apodemus uralensis*, *Myodes glareolus*) в Майнско-Ульяновской группировке популяций Ульяновской области.

Для Присурской группировки популяций характерны высокие средние значения численности для всех фоновых видов, которые изменяются от 12.5% до 45% (рис. 14). Пики подъема численности рыжей полевки, отмеченные в 2009 и 2013 годах, по сравнению с таковыми в Майнско-Ульяновской группировке популяций, смещены на 1 год. Максимальная

(15%) численность рыжей полевки была отмечена в 2013 году. Максимальное значение численности малой лесной мыши было зарегистрировано в 2010 г. – 10.9%. Полевая мышь достигает максимума своей численности в 2013г. – 15%, а для желтогорлой мыши максимальное значение численности были зарегистрированы в 2012 г. – 10.5%.

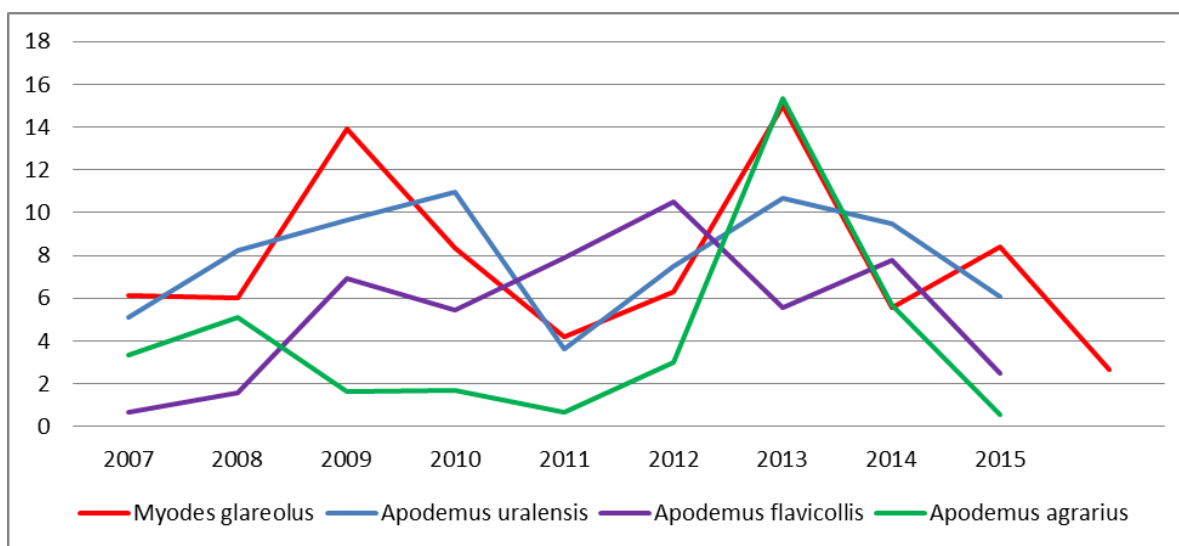


Рис. 14. Динамика численности фоновых видов мелких млекопитающих (*Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis*, *Apodemus uralensis*, *Myodes glareolus*) в Присурской группировке популяций Ульяновской области.

Для Заволжской группировки популяций характерны высокая численность рыжей полевки, в сравнении с остальными фоновыми видами (рис. 15). Ее численность за период с 2005 по 2015 год изменялась от 31% до 3.5%. Выявлены 4 подъема численности этого вида – в 2006, 2008, 2012, 2015 годах. Максимальная численность рыжей полевки отмечена в 2008 г. – 31.3%. Для малой лесной мыши максимум численности был зарегистрирован в 2012 г. – 11.7%. Численность полевой мыши Заволжской группировки популяций изменяется от 5% до 0.3%. Динамика численности желтогорлой мыши находится в пределах от 1 до 7%.

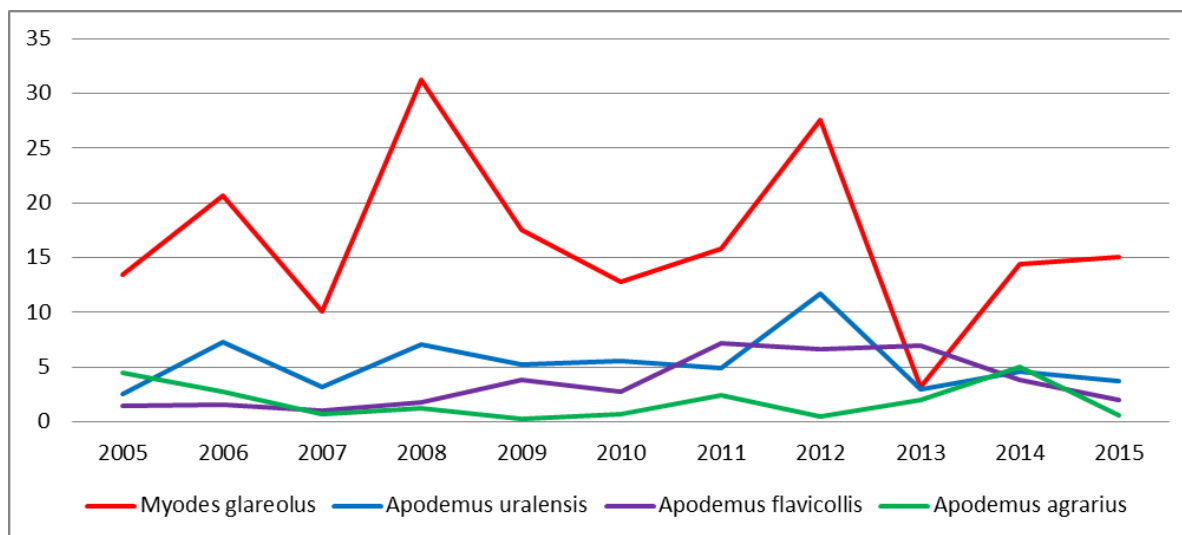


Рис. 15. Динамика численности фоновых видов мелких млекопитающих (*Apodemus agrarius*, *Apodemus flavicollis*, *Apodemus uralensis*, *Myodes glareolus*) в Заволжской группировке популяций Ульяновской области.

Таким образом, анализ численности фоновых видов мелких млекопитающих (*M. glareolus*, *A. uralensis*, *A. agrarius* и *A. flavicollis*) в выделенных разобщенных группировках популяций на территории Ульяновской области выявил сходную ее динамику вне зависимости от географической их удаленности, что свидетельствует об общей однородности условий обитания. Выявленные различия динамики численности в группировках популяций мелких млекопитающих связаны либо с сильным доминированием одного из фоновых видов или разнонаправленной динамикой недоминантных видов, либо с незначительным смещением пиков максимума численности, связанным с экологическими особенностями локалитета самих группировок популяций (ксерофитизация растительности, пойменная растительность, агроценотические особенности местообитаний).

Анализ численности четырех фоновых видов фауны мелких млекопитающих Ульяновской области (*M. glareolus*, *A. uralensis*, *A. agrarius* и *A. flavicollis*) выявил сходную ее многолетнюю динамику и для 3 эколого-ландшафтных районов Ульяновской области (рис. 3).

Средняя численность мелких млекопитающих Присурского лесного района за период с 2012 по 2015 гг. колеблется от 17.9% до 38% (рис. 16). Доминирующим видом здесь является рыжая полевка, численность которой достигла максимального значения 17.2% в 2012 году. Второй по численности вид – малая лесная мышь. Численность колеблется от 6.5 % (минимальное значение в 2015г.) до 8.5% (максимальное значение в 2014г.). Численность желтогорлой мыши колеблется в пределах 4%, однако в 2012 г. регистрируется максимальное значение численности для Присурского ландшафтного района – 9%. В год снижения численности характерный для трех ранее описанных видов (2013 г.), наблюдается рост численности полевой мыши, которая имела максимальное свои значения – 8.6%.

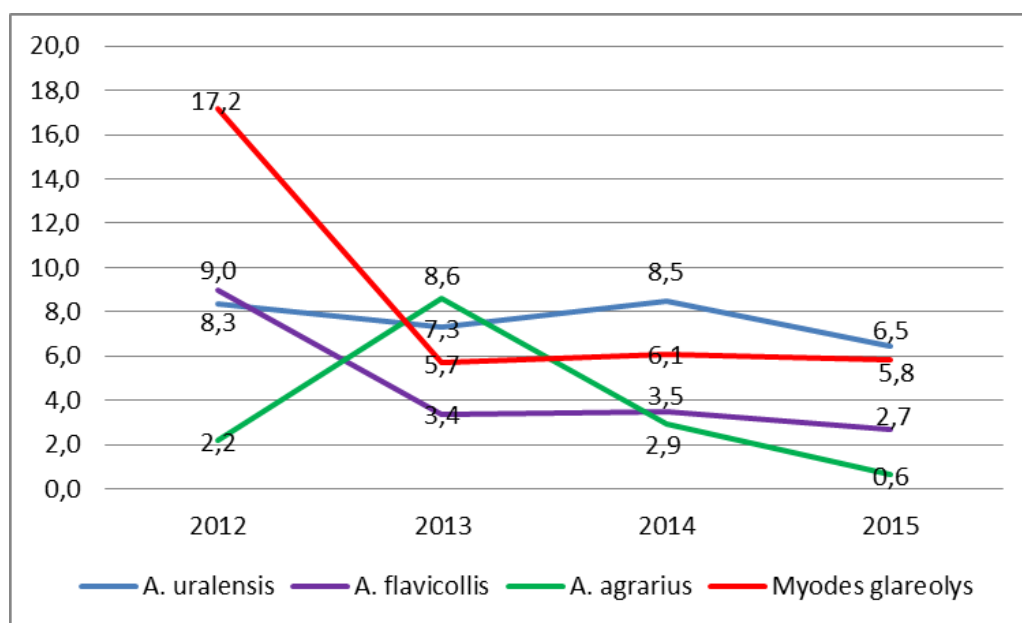


Рис. 16. Численность мелких млекопитающих в Присурском лесном ландшафтном районе

Средняя численность мышевидных грызунов для Свяжского лесостепного района за этот же период изменялась в пределах от 15 до 33% (рис. 17). Доминирующее положение, как и в Присурском лесном ландшафтном районе, занимает рыжая полевка. Максимальные значения ее численности были отмечены в 2012 году (14.5%), а минимальные – в 2014 году (5.7%). Содоминантный вид малая лесная мышь достигает максимума

своей численности, как и рыжая полевка, в 2012 году (11.7%). Минимальные значения ее численности были отмечены в 2015 году (3.8%). Желтогорлая мышь в Свяжском лесостепном ландшафтном районе максимальную численность имела в 2015 году – 6.1%, в отличие от Присурского лесного ландшафтного района, где максимум численности приходился на 2012 год. Численность полевой мыши в Свяжском лесостепном ландшафтном районе колеблется от 0.6% (2013 г.) до 4.3% (2014 г.).

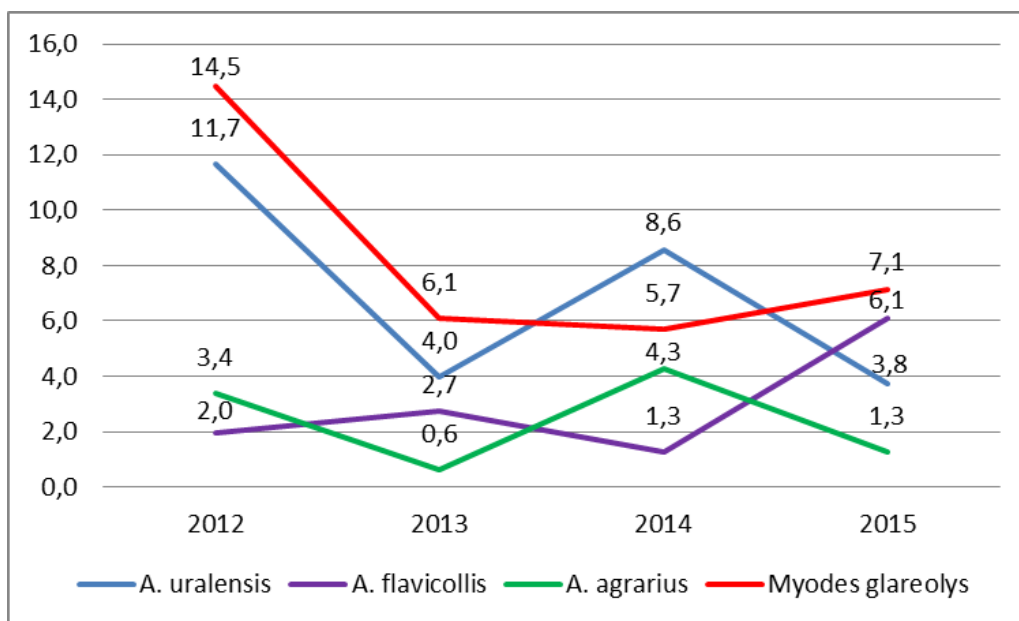


Рис. 17. Численность мелких млекопитающих в Свяжском лесостепном ландшафтном районе.

Средние значения численности грызунов в Мелекесско-Ставропольском лесостепном ландшафтном районе в 2012–2015 годах изменялись в пределах от 15.5 до 49% (рис. 18). Также как и в первых двух районах доминирующим видом здесь является рыжая полевка. Максимальные значения ее численности были отмечены в 2012 году – 27.6%, минимальные – в 2013 году – 3.3%. Малая лесная мышь максимальных значений численности достигает в 2012 году – 11.7%, минимальных – в 2013 году (3%). В целом численность желтогорлой мыши в Мелекесско-Ставропольском лесостепном ландшафтном районе оказалась выше чем в Присурском лесном и Свяжском лесостепном ландшафтных районах и

изменяется по годам от 1.4 до 7%. Для полевой мыши максимальная численность была отмечена в 2014 году и составила 5.1%. Минимальная численность для этого вида была зарегистрирована в 2015г (0.3%).

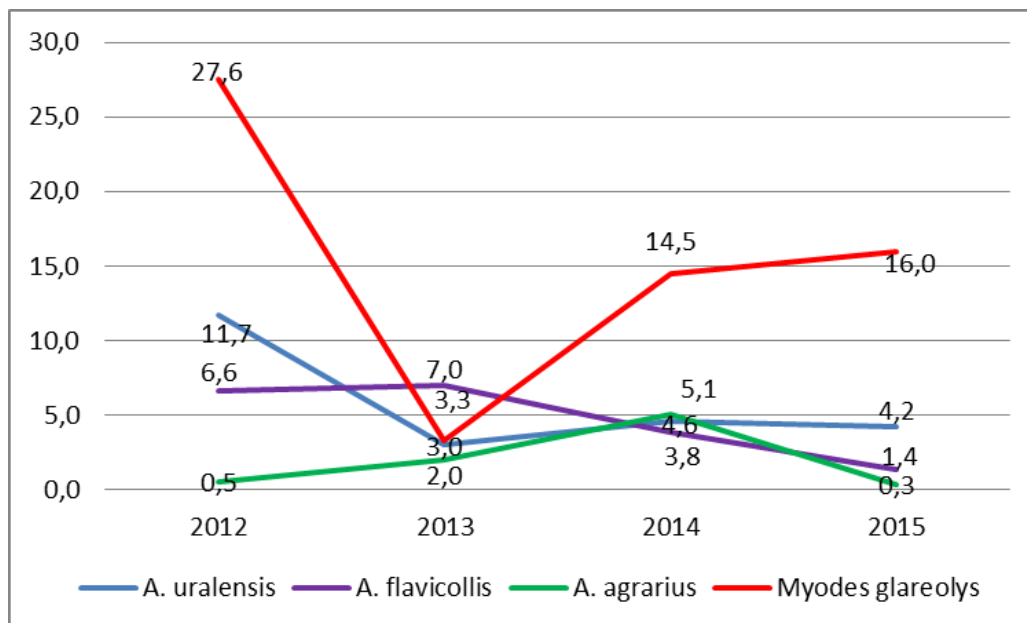


Рис. 18. Численность мелких млекопитающих в Мелекесско-Ставропольском лесостепном ландшафтном районе

В целом, полученные данные по динамике численности фоновых видов мелких млекопитающих в различных эколого-ландшафтных районах не выявил значительных различий ни в ее размахе, ни в ее направленности. При этом для доминирующих видов (рыжей полевки и малой лесной мыши) отмечается максимальная синхронность динамики численности. Выявленные небольшие различия районов связаны, прежде всего, с разнонаправленной динамики численности видов, имеющих низкую численность. Эта особенность не отражает своеобразие ландшафтных районов, а в большей степени указывает на низкую устойчивость депрессивных популяций этих видов.

4.2. Экологические особенности и структура сообществ

Для более детального изучения видовой структуры сообществ микромаммалий был проведен анализ по биотопам, в которых они были зарегистрированы. В лесных районах были выделены биотопы – смешанный лес, лесополосы и кустарники; в открытых ландшафтах – рудеральный биотоп близь населенных пунктов, рудеральный биотоп на бывших сельскохозяйственных угодьях, рудеральный биотоп с редколесьем, рудеральная луговина пастбищ; а в пойменных участках – биотопы в Свяжской и Сурской поймах (Хайсарова и др., 2016, 2016а; Хайсарова и др., 2017).

В целом в отловах преобладает рыжая полевка (*M. glareolus*) (D_i – 35%, численность составила 8.2%). Содоминантным видом в сообществах выступает малая лесная мышь (*A. uralensis*) (D_i – 25%, доля в отловах 5.8%), которая регистрируется во всех анализируемых биотопах.

Проведенные исследования показали, что наибольшее видовое разнообразие отмечается в биотопе смешанный лес (7 из 8 регистрируемых видов в отловах), а наименьшее – на пойменных участках (по 2 вида в каждой станции) (Корепов, Столярова, 2009). В биотопе смешанный лес доминируют рыжая полевка и лесные мыши – желтогорлая и малая лесная (рис. 19).

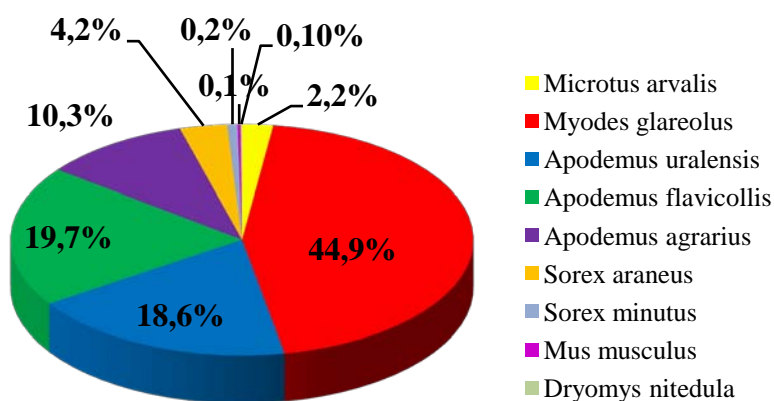


Рис. 19. Видовой состав и индексы доминирования мелких млекопитающих в биотопе смешанный лес

В отловах в биотопе кустарник (рис. 20) отмечены представители четырех видов мелких млекопитающих. Доминируют малая лесная и полевая мыши (Березовская, Хайсарова, 2014). В отловах в биотопе лесополоса доминирующим видом является обыкновенная полевка, а вторыми по встречаемости – малая лесная мышь (рис. 21). Здесь также стоит отметить достаточно высокую долю землероек в отловах (12.5%) – обыкновенной (11.5%) и малой (1.0%) бурозубок.

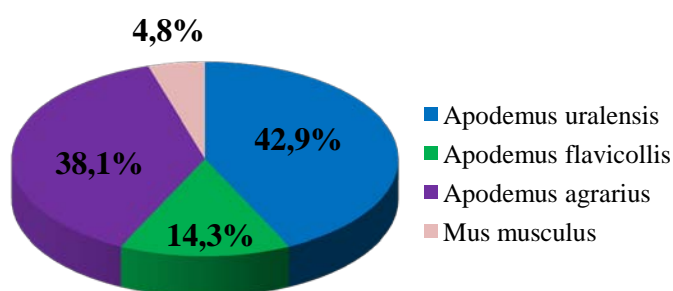


Рис. 20. Видовой состав и индексы доминирования мелких млекопитающих в биотопе кустарник

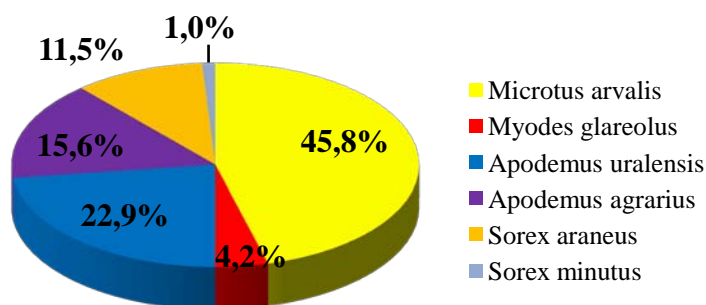


Рис. 21. Видовой состав и индексы доминирования мелких млекопитающих в биотопе лесополоса

В открытых ландшафтах Ульяновской области наибольшее видовое разнообразие было выявлено в рудеральных биотопах близ населенных пунктов. В них было зафиксированы обитание 8 из 10 изученных видов мелких млекопитающих Ульяновской области (80%) (рис. 22).

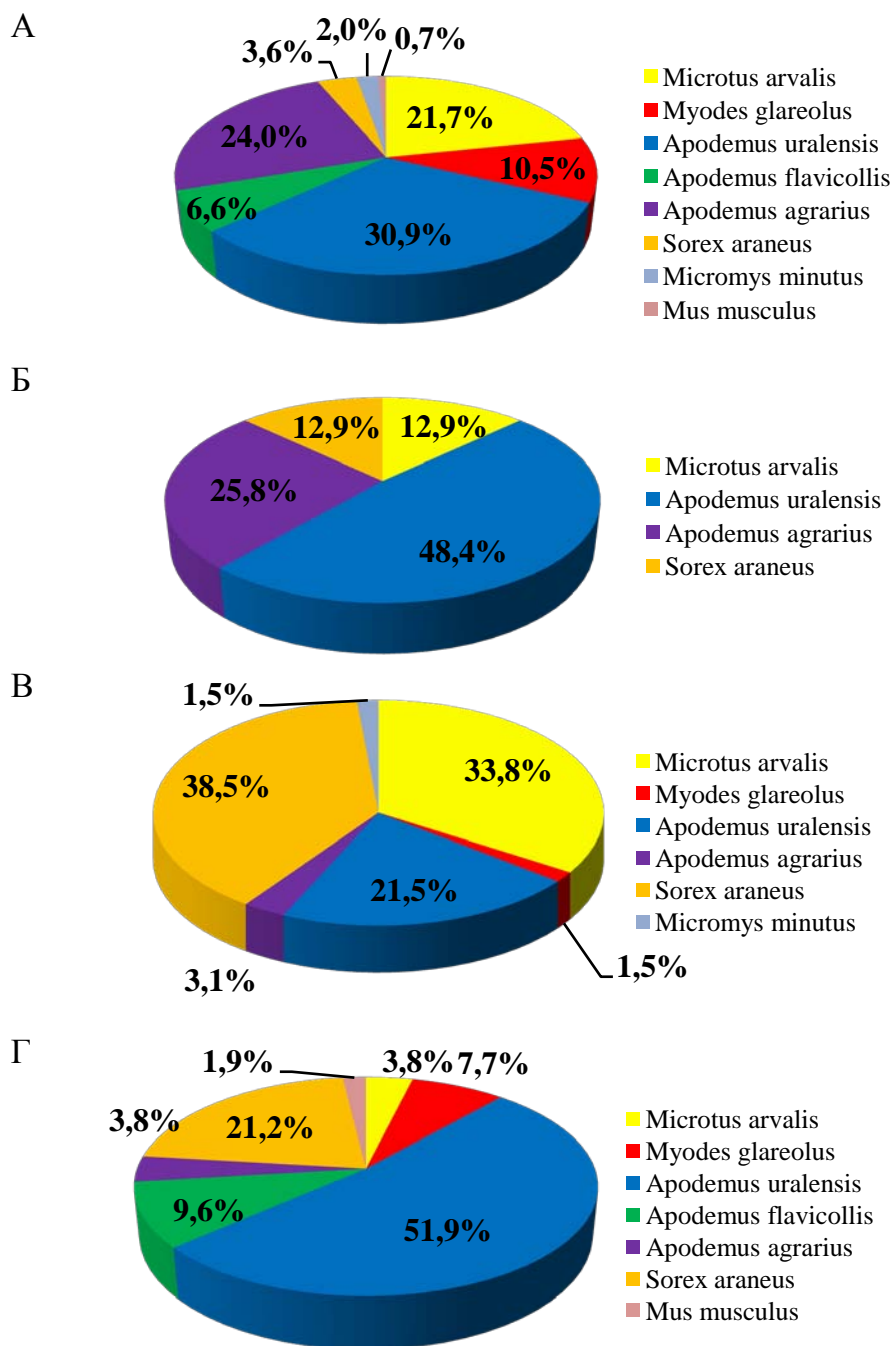


Рис. 22. Структура сообществ мелких млекопитающих в биотопах открытых ландшафтов: А – рудеральный биотоп близ населенных пунктов, Б – рудеральный биотоп на бывших сельскохозяйственных угодьях, В – рудеральный биотоп с редколесьем, Г – рудеральная луговина пастбищ

Малая лесная мышь занимает доминирующее положение в рудеральных биотопах близ населенных пунктов, рудеральных биотопах на бывших сельскохозяйственных угодьях и на рудеральной луговине пастбищ (30.9%, 48.4% и 51.9% соответственно). В отловах в рудеральных биотопах с

редколесьем доминирует обыкновенная бурозубка (38.5%). Полевая мышь наиболее представлена в сообществах на биотопах, связанных с населенными пунктами или сельскохозяйственными угодьями (24.0% и 25.8% соответственно). Рыжая полевка встречается единично в отловах во всех четырех типах рудеральных биотопов (от 1.5 до 10.5%).

В станции с наибольшей антропогенной нагрузкой (маргинальные биотопы) отмечается и большее разнообразие мелких млекопитающих – видовой состав таких сообществ был представлен 8 из 10 изученных видов мелких млекопитающих (80%). (Хайсарова и др., 2016б).

В биотопах околородных ландшафтов было выявлено сравнительно небольшое видовое разнообразие (рис. 23). Так, в биотопах Сурской поймы видовой состав был представлен 5 видами, среди которых доминируют рыжая полевка (D_i – 60.8%) и малая лесная мышь (D_i – 29,4%), . В биотопах Свияжской поймы были выявлены только два вида – малая лесная (D_i – 80%) и полевая (D_i – 20%) мыши.

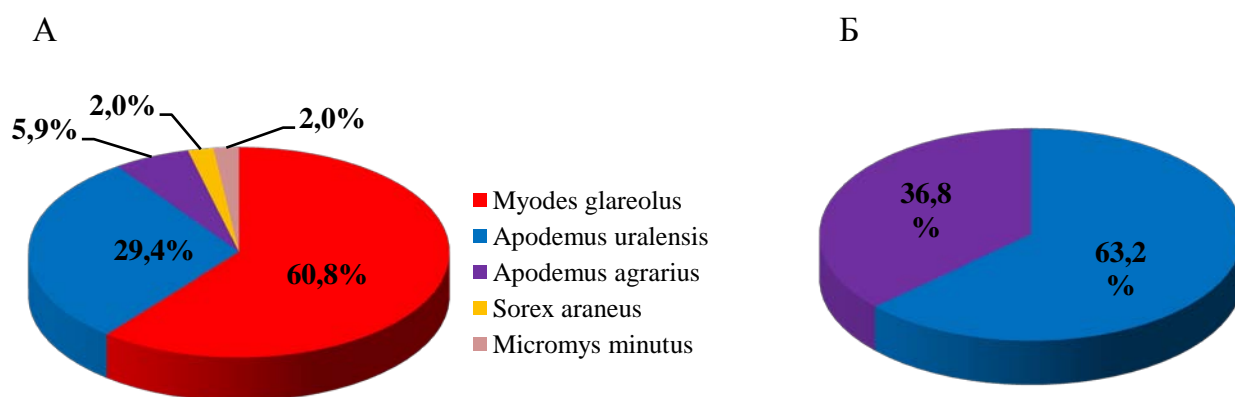


Рис. 23. Структура сообществ мелких млекопитающих в пойменных биотопах: А – Сурская пойма, Б – Свияжская пойма

В целом все выделенные в связи с характером местообитания сообщества мелких млекопитающих хорошо дифференцированы друг от друга (χ^2 – 6.56 ÷ 1300.92, df – 1 ÷ 5, p – 0.0104 ÷ 0.0000) (Хайсарова и др., 2017) (табл. 6).

Для уточнения особенностей видового богатства и меры доминирования видов в сообществах для них были рассчитаны индексы разнообразия Маргалефа и Шеннона-Винера, а также индекс доминирования Симпсона (табл. 7).

Таблица 6. Результаты сравнения (χ^2 -тест) видовой долеговой структуры выделенных сообществ.

	Биотоп	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Смещанный лес		>.0000	>.0000	>.0000	>.0000	>.0000	>.0000	>.0000	=.0061
2	Кустарник	40,42 df = 3		>.0000	>.0000	=.0000	>.0000	>.0000	= ,0104	>.0000
3	Лесополоса	447,22 df = 5	49,66 df = 1		>.0000	>.0000	>.0000	>.0000	>.0000	>.0000
4	Рудеральный близь населенных пунктов	164,48 df = 6	23,59 df = 3	54,41 df = 4		= ,0009	>.0000	>.0000	>.0000	>.0000
5	Рудеральный на бывших с/х угодьях	43,73 df = 3	23,59 df = 3	101,94 df = 3	16,53 df = 3		>.0000	>.0000	= ,0093	>.0000
6	Рудеральный с редколесьем	1300,92 df = 4	419,64 df = 1	80,44 df = 4	248,30 df = 5	231,31 df = 3		>.0000	>.0000	>.0000
7	Рудеральная луговина пастбищ	240,13 df = 6	308,83 df = 2	517,70 df = 4	205,73 df = 6	150,17 df = 3	271,01 df = 4		>.0000	>.0000
8	Свияжская пойма	50,568 df = 1	6,56 df = 1	37,85 df = 1	19,80 df = 1	6,76 df = 1	58,37 df = 1	31,54 df = 1		>.0000
9	Сурской пойма	12,41 df = 3	182,55 df = 1	106,77 df = 3	103,63 df = 4	140,79 df = 2	740,75 df = 4	252,17 df = 3	201,66 df = 1	

Таблица 7. Индексы разнообразия и доминирования выделенных в различных биотопах¹ сообществ мелких млекопитающих Ульяновской области.

	СмЛ	Куст	ЛП	РудНП	РудС/Х	РудРед	РудЛуг	СвП	СуП
Число видов	9	4	6	8	4	6	7	2	5
N	969	42	96	297	31	65	52	19	51
Индекс разнообразия Шеннона (H')	1,478	1,154	1,401	1,674	1,229	1,300	1,418	0,658	0,983
Индекс разнообразия Маргалефа (D _{Mg})	1.163	0,803	1,095	1,229	0,874	1,198	1,519	0,340	1,017
Индекс доминирования Симпсона (D)	0,713	0,649	0,700	0,781	0,666	0,690	0,667	0,465	0,540

¹СмЛ – смешанный лес; Куст – кустарник; ЛП – лесополоса; РудНП – рудеральный биотоп близь населенных пунктов; РудС/Х – рудеральный биотоп на бывших с/х угодьях; РудРед – рудеральный биотоп с редколесьем; РудЛуг – рудеральный луговина пастбищ; СвП – Свияжская пойма; СуП – Сурская пойма.

Максимальные значения индексов были получены для станций смешанного леса, а минимальные для станций Свяжской поймы. Проведенный кластерный анализ позволил объединить выделенные по станциям обитания сообщества в группы (рис. 24).

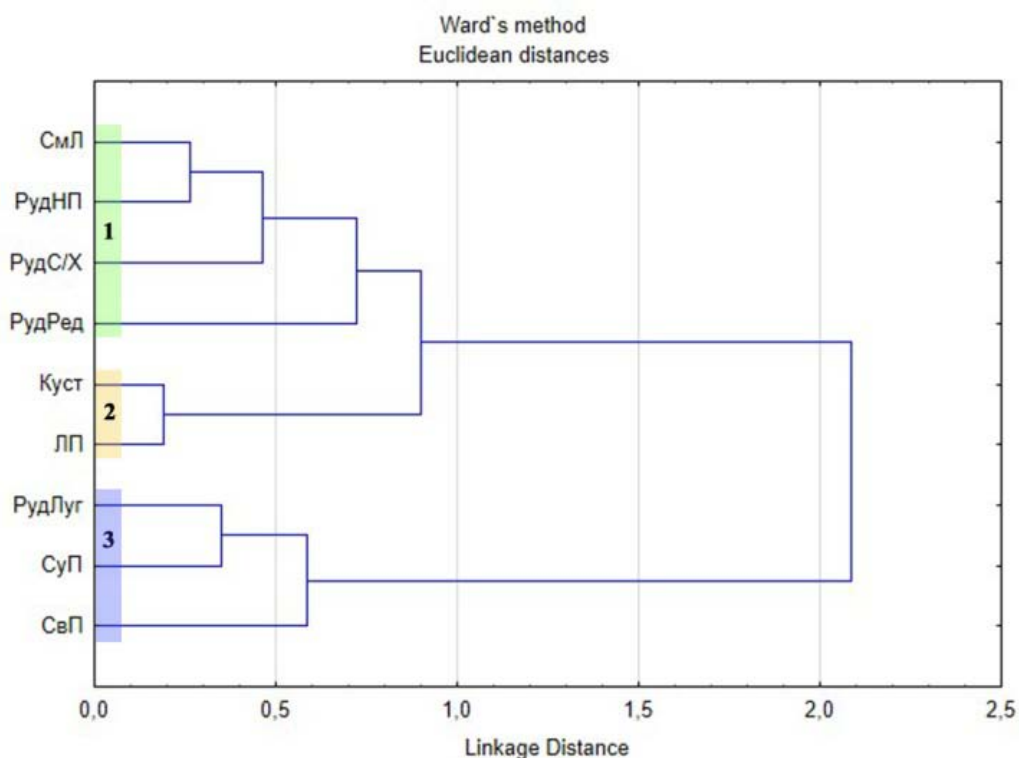


Рис. 24. Результаты кластерного анализа (метод Варда) индексов разнообразия и доминирования сообществ мышевидных грызунов, сгруппированных по биотопам. Обозначение биотопов такое же, как в табл. 7.

При этом хорошо выделяются три группы сообществ, объединенных в кластер по сходству станций обитания. Первый кластер объединяет наиболее богато структурированные сообщества, приуроченные к станциям, имеющим максимальное разнообразие элементной среды (древесная растительность, рудеральные биотопы у населенных пунктов и на с/х угодьях). Второй кластер включает сообщества, связанные с биотопами, имеющими небогатую древесную растительности (лесополосы и кустарники). Третий кластер

объединяет наименее структурированные сообщества, приуроченные к увлажненным биотопам.

Таким образом, полученные результаты анализа сообществ мелких млекопитающих Ульяновской области выявили их структурные особенности, связанные с элементным разнообразием среды обитания (фрагментарностью) и степенью увлажненности биотопов.

ГЛАВА 5

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПНОГО ПОВОЛЖЬЯ

Анализ генетической структуры популяций мелких млекопитающих в условиях лесостепного Поволжья, по причине необходимости формирования репрезентативной выборки, проводили на популяциях фоновых видов мышевидных грызунов, обнаруженных в различных биотопах Ульяновской области.

5.1. Генетический полиморфизм популяций мышей рода *Arodemus* по данным анализа митохондриальной ДНК

ML-анализ последовательностей фрагментов D-loop малой лесной мыши из Ульяновской области проводили с использованием эволюционной модели HKY+G+I (модель Хасегава-Кишино-Яно; с дискретным гамма-распределением (+G) – 0.05; значение эволюционной нейтральности сайтов (+I) – 0.207; максимальный логарифм правдоподобия: -1279.35) (GeneBank NCBI – MN852447–MN852469). Выбор эволюционной модели в ML-анализа определяется результатами модель-теста (MEGA 7.0.21), по которым для модели HKY+G+I были получены минимальные значения Байесового информационного критерия (BIC) – 3251.87.

Уровень изменчивости митохондриальных фрагментов D-loop *A. uralensis* (число нуклеотидных замен) оказался достаточно высоким варьировал от 0.0 до 2.5% и в среднем составил 0.8 ± 0.2 %. При этом соотношение транзиций и трансверсий (Ts/Tv) составило 2.75 (R), а нуклеотидные частот составили для A = 29.9%, T = 31.9%, C = 25.3%, и G = 13.2%. Проведенный ML-анализ нуклеотидных последовательностей позволил построить дендрограмму и объединить последовательности в

группы, характеризующие близкие гаплотипы (митотипы) малой лесной мыши из Ульяновской области (рис. 25).

Анализ выборки секвенсов по выделенным пространственным группировкам популяций (рис. 5) не выявил ожидаемую генетическую дифференциацию. Максимальная изменчивость (количество нуклеотидных замен) была отмечена в Поволжской (Gr 3), Майнско-Ульяновской (Gr 4) и Присурской (Gr 5) группировках (0.9 ± 0.2 %). При этом максимальные дистанции были выявлены для Майнско-Ульяновской (Gr 4) группировки при сравнении ее с Присурской (Gr 5) и Заволжской (Gr 6) группировками – 0.9 ± 0.2 %, а минимальные дистанции были зафиксированы при сравнении Южной (Gr 1) и Поволжской (Gr 3) группировок – 0.6 ± 0.2 %.

Анализ гаплотипического и нуклеотидного разнообразия популяций малой лесной мыши по D-loop проводили в программе DnaPS 5.0. Было проанализировано 33 секвенса. Число сегрегирующих сайтов составило 38, число мутаций – 41. Было выделено 23 гаплотипа (h), гаплотипическое разнообразие (Hd) составило 0.966, нуклеотидное разнообразие (π) – 0.00791, среднее число нуклеотидных различий (k) – 5.481 (табл. 8).

Анализ распределение выделенных митотипов по группировкам популяций не выявил какой-либо закономерности (табл. 8). В выборках присутствуют митотипы, обнаруженные только в одной из группировок, и по этой причине являются специфическими. Такой же отрицательный результат был получен и при анализе распределения выявленных митотипов по флористическому районированию Ульяновской области (рис. 4). Распределение выявленных митотипов (n=23) по ландшафтно-экологическим районам (рис. 3) имеет ряд особенностей. Максимальное число митотипов было зафиксировано в Присурском лесном районе (17.74%), в то время как в лесостепных районах этот показатель имеет значительно меньшие значения,

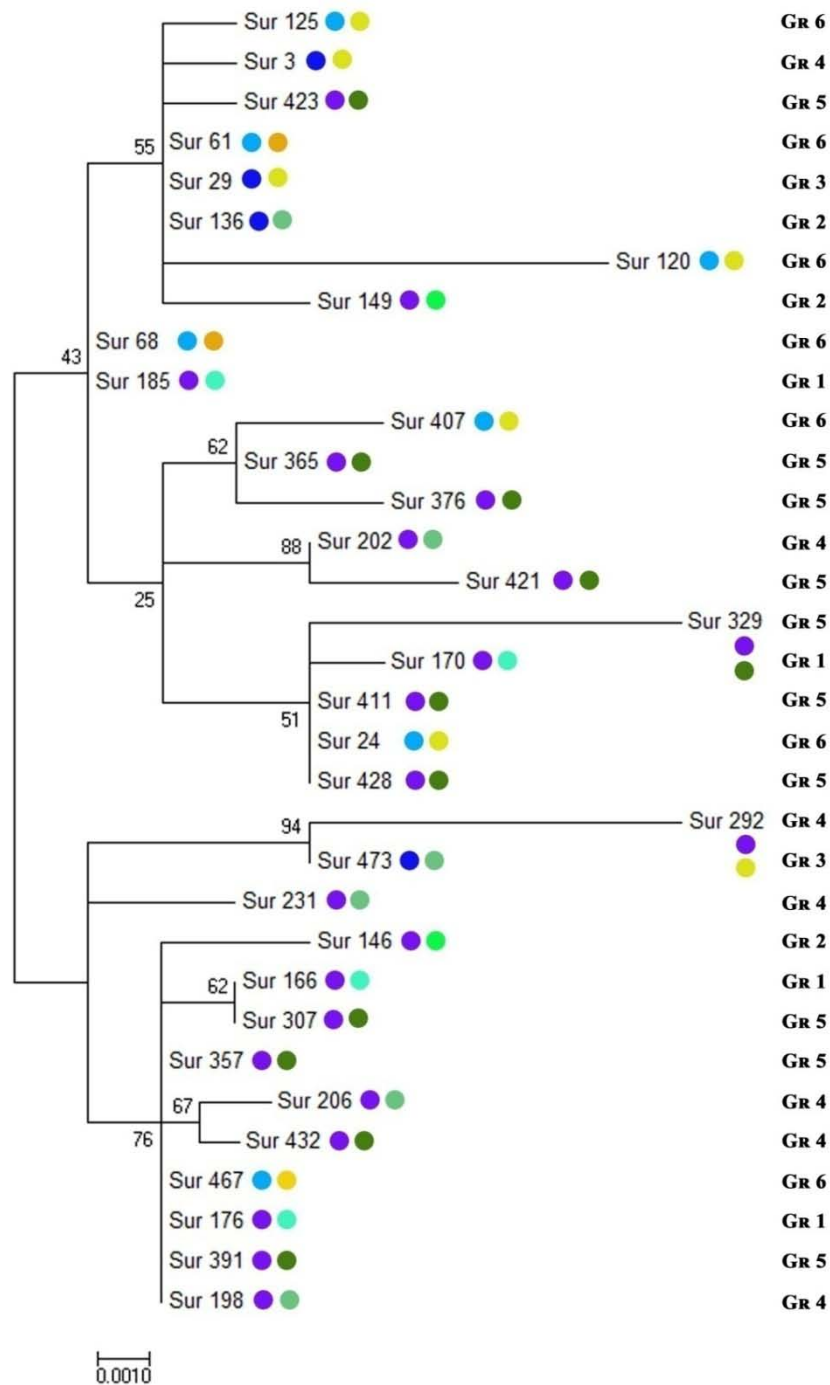


Рис. 25. Результаты генетического ML-анализа (модель НКУ+G+I) нуклеотидных последовательностей (n=33) участка мтДНК (D-loop, 699 пн), показывающие филогенетических отношений между митотипами, характеризующими различные генетические формы малой лесной мыши. В узлах – результаты бутстреп-анализа (1000 реплик), шкала – генетические дистанции между митотипами. Группировки популяций (Gr): Gr 1 – Южная, Gr 2 – Центральная, Gr 3 – Поволжская, Gr 4 – Майнско-Ульяновская, Gr 5 – Присурская, Gr 6 – Заволжская (см. рис. 5). Цветными точками указана принадлежность митотипа тому или иному ландшафтно-географическому или флористическому району (см.: районирование территории Ульяновской области на рис. 3 и 4).

популяций и населения после прохождения состояния «бутылочного горлышка» в период депрессии численности. На именно такую демографическую экспансию указывают и высокие отрицательные и достоверные ($p < 0.05$) показатели F_u и $Li's D^*$ и F_u и $Li's F^*$: -2.893 и -2.935.

С целью проведения более точной кластеризации митотипов (гаплотипов) малых лесных мышей из Ульяновской области была построена медианная сеть (PopART) по алгоритму Median Joining (объединение средних) (рис. 26). Нуклеотидное разнообразие (π) составило 0.1476, число сегрегирующих сайтов – 38, число информационных сайтов – 12, а значение показателя теста Таджимы ($T's D$) – -1.473 ($p=0.934$).

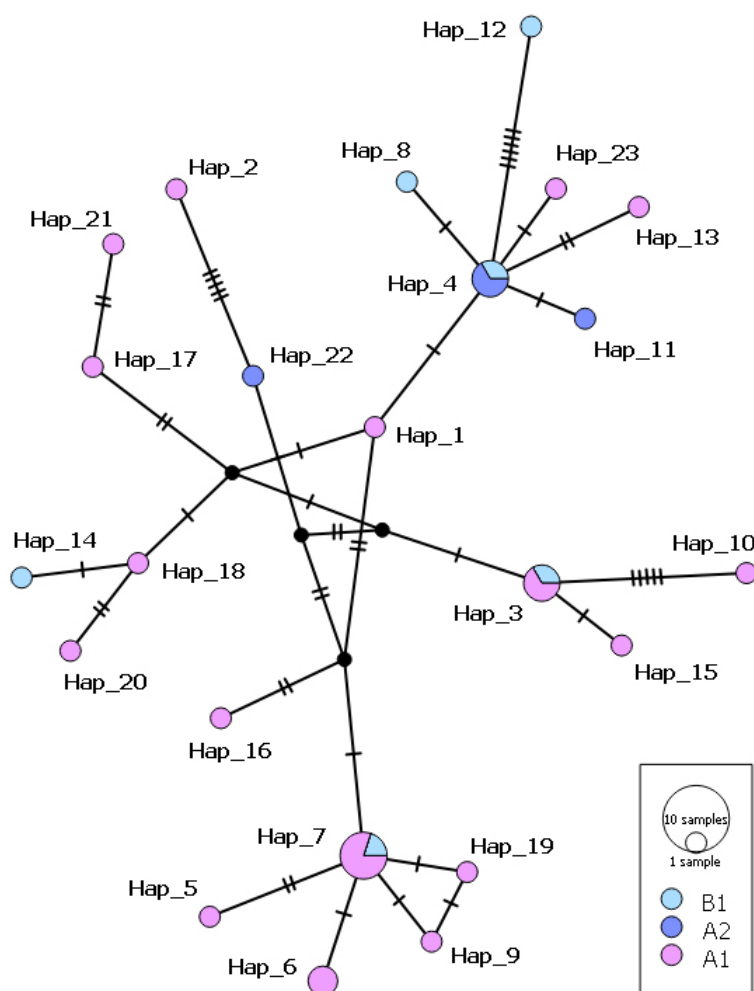


Рис. 26. Результаты генетического анализа нуклеотидных последовательностей ($n=33$) гена D-loop (699 пн) – медианная сеть гаплотипов (Hap) малых лесных мышей из Ульяновской области. Количество мутационных шагов указано штрихами. Ландшафтно-географические районы: A1 – Присурский лесной; A2 – Свяжский лесостепной; B1 – Мелекесско-Ставропольский лесостепной.

Вследствие довольно широкой изменчивости митотипов сеть гаплотипов имеет сильно разветвленный вид с хорошо выделенными двумя кластерами. Первый кластер гаплотипа Нар_7, представлен 7 гаплотипами из Присурского лесного ландшафтно-экологического района и одним – из Мелекесско-Ставропольского лесостепного района. Второй кластер гаплотипа Нар_4 сформирован двумя гаплотипами из Присурского лесного ландшафтно-экологического района, двумя гаплотипами из Мелекесско-Ставропольского лесостепного района и одним гаплотипом из Свяжского лесостепного района. В целом, особенностью построенной медиальной сети гаплотипом мтДНК малых лесных мышей с территории Ульяновской области является участие во всех формирующихся кластерах и ветвях гаплотипов из Присурского лесного ландшафтно-экологического района.

Анализ (ML) последовательностей фрагментов мтДНК (D-loop) полевых мышей из Ульяновской области, как и в случае с малой лесной мышью, проводили с использованием эволюционной модели НКУ+G (с (+G) – 0.05 и максимальным логарифмом правдоподобия: -1019.47) (GeneBank NCBI – MN840573–MN84058189). Выбор эволюционной модели в ML-анализа определяется результатами модель-теста, по которым для модели НКУ+G были получены минимальные значения Байесового информационного критерия (BIC) – 2302.07.

Уровень изменчивости митохондриальных фрагментов D-loop *A. agrarius* оказался достаточно высоким и варьировал от 0.0 до 2.7%, в среднем составлял $0.7 \pm 0.2\%$. При этом соотношение транзиций и трансверсий (Ts/Tv) составило 1.62 (R), а частот нуклеотидов составили для A = 29.2%, T = 30.6%, C = 26.0%, и G = 14.2%.

Построенная дендрограмма позволила объединить последовательности митохондриальных фрагментов D-loop *A. agrarius* в группы, характеризующие близкие митотипы полевой мыши (рис. 27).

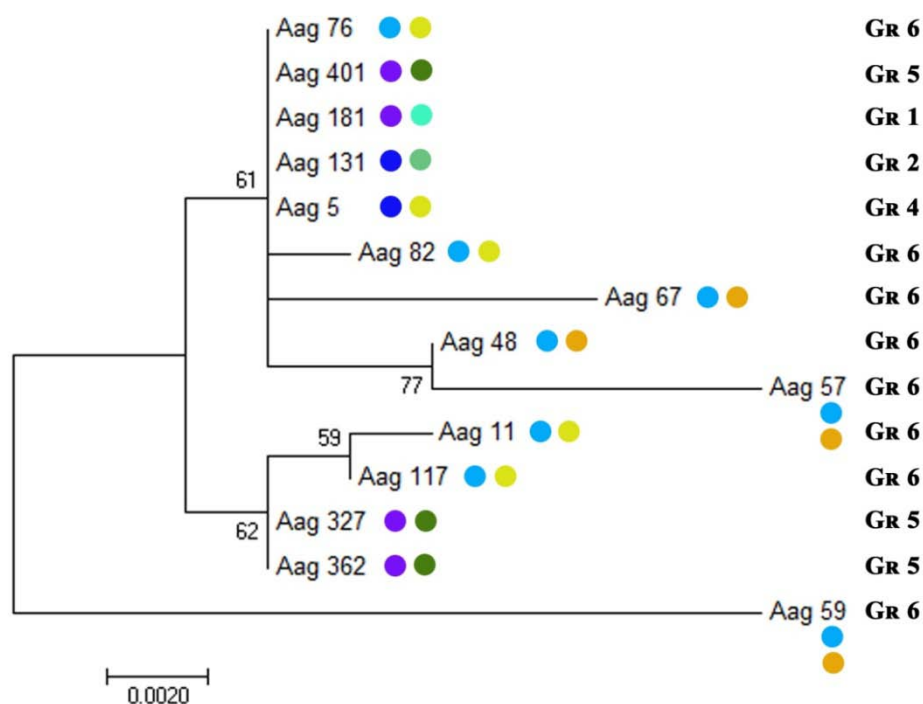


Рис. 27. Результаты генетического ML-анализа (модель НКУ+G+I) нуклеотидных последовательностей (n=14) участка мтДНК (D-loop, 623 пн), показывающие филогенетических отношений между митотипами, характеризующими различные генетические формы полевой мыши. В узлах – результаты будстреп-анализа (1000 реплик), шкала – генетические дистанции между митотипами. Группировки популяций (Gr): Gr 1 – Южная, Gr 2 – Центральная, Gr 3 – Поволжская, Gr 4 – Майнско-Ульяновская, Gr 5 – Присурская, Gr 6 – Заволжская (см. рис. 5). Цветными точками указана принадлежность митотипа тому или иному ландшафтно-географическому или флористическому району (см.: районирование территории Ульяновской области на рис. 3 и 4).

Анализ выборки секвенсов по выделенным группировкам популяций, также как и в случае с малой лесной мышью, не выявил соответствующую генетическую дифференциацию. Максимальная изменчивость (количество нуклеотидных замен) была отмечена в Заволжской (Gr 6) группировке ($1.2 \pm 0.2\%$). При этом в большинстве парных сравнений группировок популяций генетические дистанции между ними были равны 0. Более или менее значимые различия были выявлены только для Присурской (Gr 5) группировки. При ее сравнении с Южной (Gr 1), Центральной (Gr 2) и

Поволжской (Gr 3) группировками были выявлены минимальные генетические различия – $0.1 \pm 0.1\%$.

Гаплотипическое и нуклеотидное разнообразия фрагментов D-loop в популяциях полевой мыши проанализировано по 14 секвенсам. Число сегрегирующих сайтов составило 24, число мутаций – 25. Было выделено 9 гаплотипов (h), гаплотипическое разнообразие (Hd) составило 0.879, нуклеотидное разнообразие (π) – 0.00737, среднее число нуклеотидных различий (k) – 4.571 (табл. 9).

Таблица 9. Митотипы (гаплотипы) мтДНК (D-loop) полевой мыши из Ульяновской области. Во второй колонке указаны характерные нуклеотидные замены и номер их позиций в последовательности, цифрой со звездочкой обозначены специфические для Группировок популяций митотипы. Цветом выделены ландшафтно-экологические районы мест обнаружения митотипов (см. рис. 3).

	1334444445		
	12222233333690775556664		Номера
	191345901789223893463692		секвенсов
Нар_1	СТТГТААСАСАГТАТАТГТААСТС	5, 76, 131, 181, 401	
Нар_2	.АСАССТТТАГТ.....Т	59 - 6*	
Нар_3	Т.....С.С.....Т	11 - 6*	
Нар_4G.ACG....	67 - 6*	
Нар_5	Т.....С.....Т	117 - 6*	
Нар_6ТС.	48 - 3*	
Нар_7А.С.....GGC.	57 - 6*	
Нар_8С.....Т	327, 362 - 5*	
Нар_9Т.....	82 - 6*	

Анализ распределение выделенных митотипов по группировкам популяций не выявил какой-либо закономерности. В выборках присутствуют митотипы, обнаруженные только в одной из группировок, и по этой причине являющиеся специфическими. Такие же результаты были получены и при анализе распределения выявленных митотипов по флористическим районам Ульяновской области. Распределение выявленных митотипов (n=9) по ландшафтно-экологическим районам имеет ряд особенностей. Максимальное число митотипов было зафиксировано в Мелекесско-Ставропольском

лесостепном ландшафтно-экологическом районе (8.89%), в то время как в Присурском лесном районе было обнаружено только два митотипа (22%), а в Свияжском лесостепном районе только один – 11%. При этом один митотип (Нар 1) был обнаружен во всех трех ландшафтно-экологических районах. В целом полученные результаты хорошо соотносятся с особенностями видовых экологических требований полевой мыши, предпочитающей биотопы открытых пространств.

Проведенный тест Таджимы (T's D) выявил особенность популяционной структуры области распространения полевой мыши в Ульяновской области. Близкое к достоверному ($0.10 > p > 0.05$) отрицательные значения показателя T's D (-1.777) свидетельствуют о низком числе выявленных митотипов по сравнению с числом сегрегирующих сайтов. Также как и в случае с малой лесной мышью, низкие частоты редких митотипов указывает на возможный рост числа популяций и населения после прохождения состояния «бутылочного горлышка» в период депрессии численности. На такую демографическую экспансию указывают высокие отрицательные и также близкие к достоверным ($0.10 > p > 0.05$) показатели F_u и L_i 's D^* и F_u и L_i 's F^* : -2.161 и -2.359.

С целью проведения более точной кластеризации митотипов (гаплотипов) полевых мышей из Ульяновской области была построена медианная сеть (PopART) (рис. 28). Нуклеотидное разнообразие (π) составило 0.198, число сегрегирующих сайтов – 24, число информационных сайтов – 5, а значение показателя теста Таджимы (T's D) – -1.667 ($p=0.963$).

Полученная медиальная сеть гаплотипов полевой мыши свидетельствует о невыраженной их дифференциации, а также о существовании только одного кластера гаплотипа Нар_1, имеющего центральное положение. Он объединяет по два гаплотипа из Свияжского лесостепного и Присурского лесного районов и три гаплотипа из Мелекесско-Ставропольского лесостепного ландшафтно-географического

района. Гаплотипы мтДНК из последнего ландшафтно-географического района формируют также и все ветви полученной медиальной сети. В целом, особенностью построенной медиальной сети митотипов мтДНК полевых мышей с территории Ульяновской области является участие во всех формирующихся ветвях и кластере гаплотипов из Мелекесско-Ставропольского лесостепного ландшафтно-экологического района.

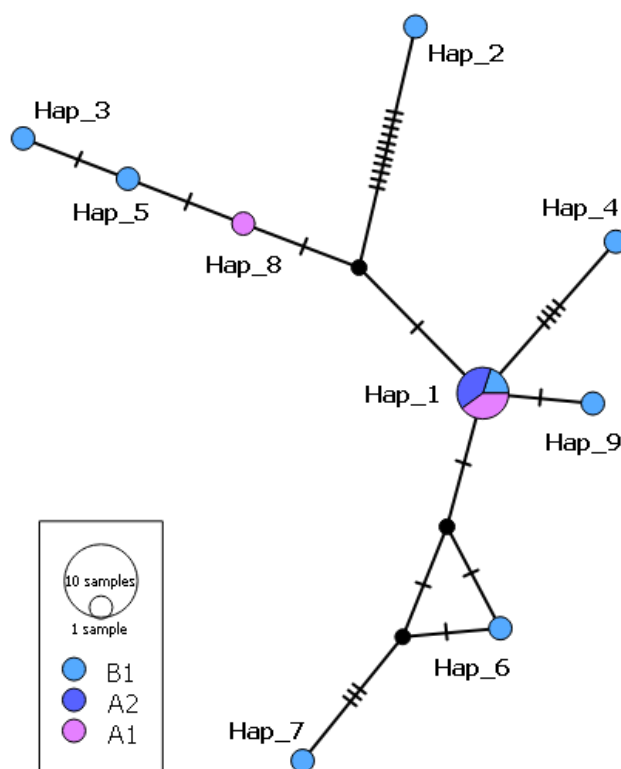


Рис. 28. Результаты генетического анализа нуклеотидных последовательностей ($n=14$) участка мтДНК (D-loop, 623 пн) – медианная сеть гаплотипов (Hap) полевых мышей из Ульяновской области. Количество мутационных шагов указано штрихами. Ландшафтно-географические районы: A1 – Присурский лесной; A2 – Свяжский лесостепной; B1 – Мелекесско-Ставропольский лесостепной.

Полиморфизм митохондриальной ДНК желтогорлых мышей из Ульяновской области изучали при использовании ML-анализа последовательностей фрагмента D-loop (эволюционной модель НКУ+G+I, +G – 0.05, +I – 0.440, максимальный логарифм правдоподобия – -1269.51) (GeneBank NCBI – MN840582–MN840589). Выбор эволюционной модели в

ML-анализа определяется результатами модель-теста, по которым для модели HKY+G+I были получены минимальные значения Байесового информационного критерия (BIC) – 2722.65.

Уровень изменчивости митохондриальных фрагментов D-loop *A. flavicollis* (число нуклеотидных замен) оказался самым высоким среди изученных видов мышевидных грызунов. Он варьировал от 0.0 до 6.5% и в среднем составил 2.4 ± 0.3 %. При этом соотношение транзиций и трансверсий (Ts/Tv) составило 2.84 (R), а частот нуклеотидов составили для A = 30.0%, T = 33.8%, C = 22.6%, и G = 13.6%.

Построенная дендрограмма с использованием модели HKY+G+I позволила объединить нуклеотидных последовательности фрагментов D-loop *A. flavicollis* в группы, характеризующие близкие митотипы желтогорлой мыши (рис. 29).

Анализ выборки секвенсов по выделенным пространственным группировкам популяций желтогорлой мыши, также как и в случае с малой лесной и полевой мышами, не выявил соответствующую генетическую дифференциацию. Максимальная изменчивость (количество нуклеотидных замен) была обнаружена в Поволжской (Gr 3) и Заволжской (Gr 6) группировках ($1.4 \pm 0.4\%$ и $0.6 \pm 0.2\%$, соответственно). При этом максимальные дистанции были выявлены для Майнско-Ульяновской (Gr 4) группировки при сравнении ее с Южной (Gr 1) и Центральной (Gr 3) – $6.1 \pm 0.8\%$, а также с Заволжской (Gr 6) группировкой – $6.4 \pm 0.9\%$.

Анализ гаплотипического и нуклеотидного разнообразия популяций желтогорлой мыши по D-loop проводили в программе DnaSP 5.0. Было проанализировано 9 секвенсов. Число сегрегирующих сайтов составило 51, число мутаций – 54. Было выделено 8 гаплотипов (h), гаплотипическое разнообразие (Hd) составило 0.972, нуклеотидное разнообразие (π) – 0.02022, среднее число нуклеотидных различий (k) – 13.972 (табл. 10).

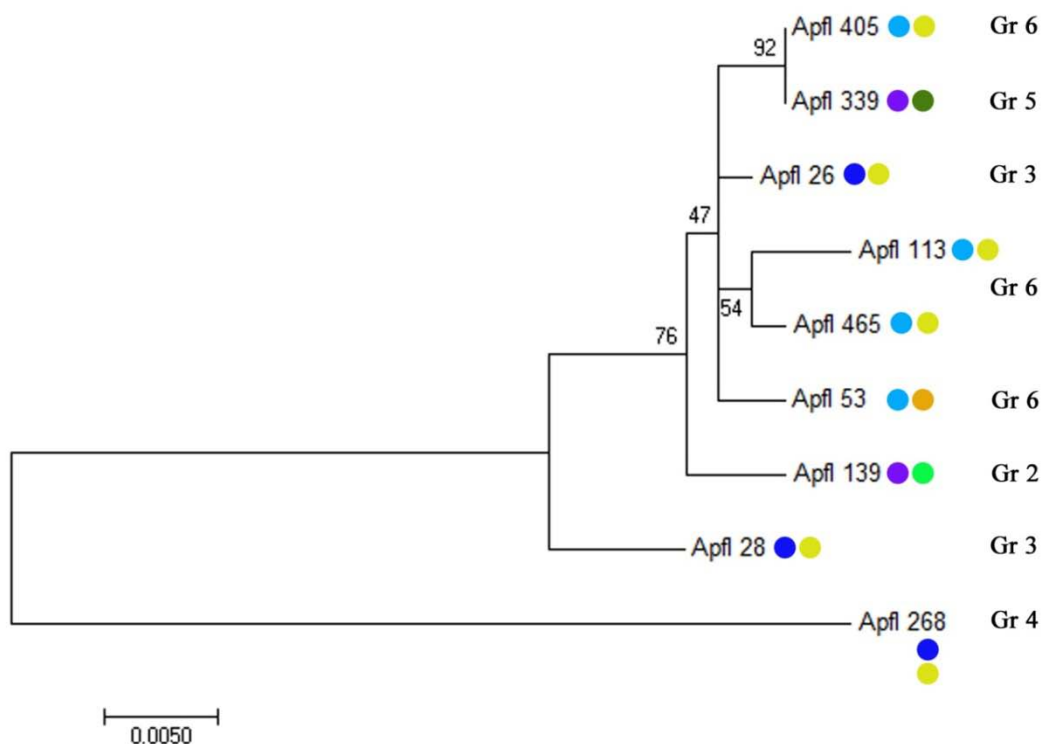


Рис. 29. Результаты генетического ML-анализа (модель НКУ+G+I) нуклеотидных последовательностей (n=9) участка мтДНК (D-loop, 700 пн), показывающие филогенетических отношений между митотипами, характеризующими различные генетические формы желтогорлой мыши. В узлах – результаты бутстреп-анализа (1000 реплик), шкала – генетические дистанции между митотипами. Группировки популяций (Gr): Gr 1 – Южная, Gr 2 – Центральная, Gr 3 – Поволжская, Gr 4 – Майнско-Ульяновская, Gr 5 – Присурская, Gr 6 – Заволжская (см. рис. 5). Цветными точками указана принадлежность митотипа тому или иному ландшафтно-географическому или флористическому району (см.: районирование территории Ульяновской области на рис. 3 и 4).

Анализ распределение выделенных митотипов в группировках популяций желтогорлой мыши не выявил какой-либо закономерности. В выборках присутствуют митотипы, обнаруженные только в одной из группировок, и по этой причине являющимися специфическими. Такие же результаты были получены и при анализе распределения выявленных митотипов по флористическим районам Ульяновской области. Распределение выявленных митотипов (n=8) по ландшафтно-экологическим районам имеет

экспансию указывают высокие отрицательные и близкие к достоверным ($p > 0.10$) показатели F_u и L_i 's D^* и F_u и L_i 's F^* : -1.511 и -1.698.

С целью проведения более точной кластеризации митотипов (гаплотипов) желтогорлых мышей из Ульяновской области была построена медианная сеть (PopART) (рис. 30). Нуклеотидное разнообразие (π) составило 0.274, число сегрегирующих сайтов – 51, число информационных сайтов – 10, а значение показателя теста Таджимы (T 's D) – -1.303 ($p=0.899$).

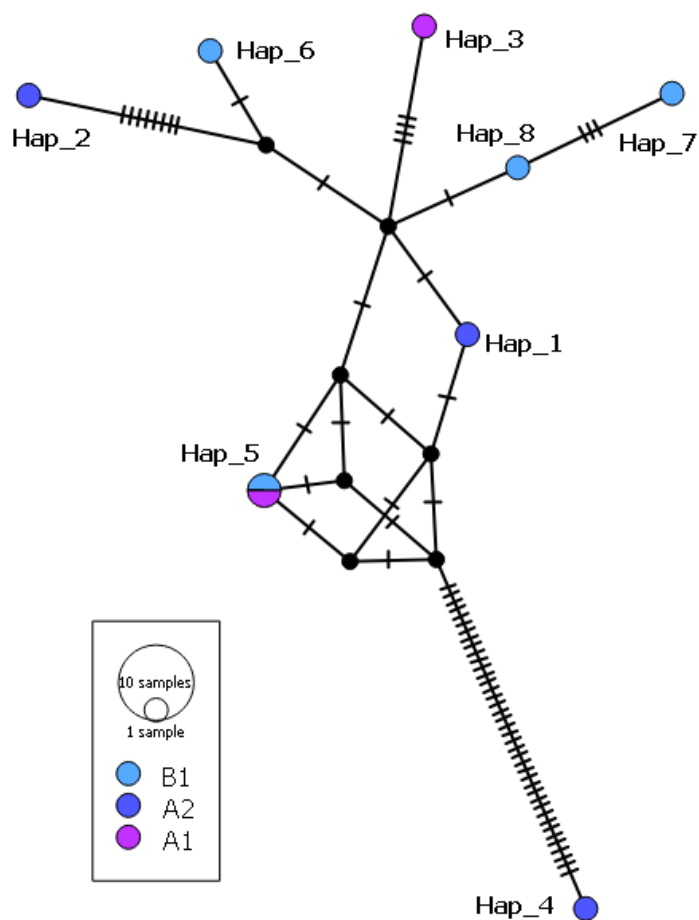


Рис. 30. Результаты генетического анализа нуклеотидных последовательностей ($n=9$) участка мтДНК (D-loop, 700 пн) – медианная сеть митотипов (гаплотипов) желтогорлых мышей из Ульяновской области. Количество мутационных шагов указано штрихами. Ландшафтно-географические районы: A1 – Присурский лесной; A2 – Свяжский лесостепной; B1 – Мелекесско-Ставропольский лесостепной.

Медиальная сеть митотипов желтогорлой мыши свидетельствует о невыраженной дифференциации и об отсутствии какой-либо кластеризации изученных гаплотипов. При этом выделяется некоторая обособленность всех гаплотипов, а кластеризация затрагивает только гаплотип Har_5, который объединяет 2 митотипа желтогорлых мышей из Присурского лесного и Мелекесско-Ставропольского лесостепного ландшафтно-географических районов. В целом, особенностью построенной медиальной сети митотипов мтДНК желтогорлых мышей с территории Ульяновской области является отсутствия доминирования во всех формирующихся ветвях гаплотипов из какого-либо ландшафтно-экологического района.

Таким образом, полученные результаты по изучению генетического полиморфизма популяций мышей рода *Arodemus* свидетельствуют о хорошей разрешающей способности маркеров мтДНК (D-loop) для группировки их географически разобщенных популяций. Разработанные праймерные системы для амплификации фрагментов D-loop мтДНК для трех видов мышевидных грызунов показали хорошую работоспособность, так как получаемые фрагменты хорошо секвенируются и имеют длину, удовлетворяющую условиям программной статистической обработки (600-700 пн).

Изучение распределения выявленных митотипов всех трех видов мышей по флористическим районам Ульяновской области не выявило какой-либо связи флористической специфичности территорий и распространения этих грызунов в регионе. Вероятно, это связано, прежде всего, с тем, что критерии флористического районирования не соответствуют особенностям биотопических предпочтений изученных видов. Распределение выявленных митотипов по ландшафтно-экологическим районам напротив хорошо соотносится с экологическими требованиями трех видов мышей рода *Arodemus*.

Уровень изменчивости митохондриальных фрагментов D-петли малых лесных мышей из Ульяновской области оказался достаточно высоким (0.8 ± 0.2 %), что проявляется в большом числе выделенных гаплотипов мтДНК ($n=23$). Уровень изменчивости митохондриальных фрагментов D-петли полевой мыши также оказался достаточно высоким и сопоставим с таковым для лесной мыши ($0.7 \pm 0.2\%$). Однако было выделено только 9 гаплотипов мтДНК полевых мышей из Ульяновской области. При этом проведенный D Tajima-тест для обоих видов указывает на возможный рост числа популяций и населения этого вида после прохождения состояния «бутылочного горлышка» в период депрессии численности. Несмотря на высокое гаплотипическое разнообразие населения лесной мыши, анализ выборок секвенсов по выделенным группировкам популяций не выявил ожидаемую генетическую дифференциацию популяций этих видов.

Уровень изменчивости митохондриальных фрагментов D-петли желтогорлой мыши оказался самым высоким среди изученных видов мышевидных грызунов и в среднем составил 2.4 ± 0.3 %. Несмотря на это, было выделено только 8 гаплотипов мтДНК. При этом проведенный D Tajima-тест указывает на тот же вариант демографической экспансии, что и в случае с лесной и полевой мышами. Эта синхронность демографических процессов в популяциях трех видов мышевидных грызунов, возможно, связана с сильной фрагментацией среды обитания, наблюдающейся в Ульяновской области, и высокой степенью подразделенности локальных популяций грызунов.

5.2. Генетический полиморфизм популяций рыжей полевки по данным анализ микросателлитной ДНК

Для изучения влияния антропогенного фактора на состояние популяций мелких млекопитающих был проведен анализ микросателлитной

ДНК для 5 географически разобщенных популяций рыжей полевки (*M. glareolus*), расположенных во всех трех ландшафтно-экологических районах – Присурском лесном (популяции «Инза» и «Сурское»), Свияжском лесостепном (популяции «Заречное» и «Бестужевка») и Мелекесско-Ставропольском лесостепном (популяция «Майна»).

В ходе анализа изменчивости микросателлитной ДНК (рис. 2) рыжей полевки с территории Ульяновской области были получены результаты (табл. 11), показывающие несоответствие почти во всех проанализированных популяциях (4 из 5) значений наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности, в среднем по всем популяциям 0.437 к 0.733. При этом во всех обследованных популяциях был выявлен высокий индекс аллельных «потерь» на локус (средний индекс Гарза-Вильямсон (G-W) – 0.789), а также достоверно зафиксированные ($p=0.052$) большие генетические дистанции (D^2) между популяциями (4.815÷11.372).

Таблица 11. Внутрипопуляционные характеристики показателей генетической структуры популяций рыжей полевки в Ульяновской области, полученные в ходе анализа трех микросателлитных локусов (EU285408Mm D/R (GGAA-повтор), EU285402Mm D/R (CAT-повтор), EU285407Mm D/R (CAG-повтор)).

Популяция	N	N_a	H_{obs}	H_{exp}	R	G-W индекс	θ_H	Индекс Шенона	Разнообразие
Заречное	13	7.00	0.436	0.806	9.000	0.710	2.700	0,314	0,214
Инза	8	5.33	0.750	0.794	6.333	0.738	2.562	0,293	0,201
Бестужевка	4	2.00	0.250	0.429	1.500	0.833	1.950	-	-
Сурское	8	6.00	0.375	0.819	6.000	0.852	2.880	0,173	0,113
Майна	8	5.67	0.375	0.817	6.000	0.813	2.840	0,324	0,219
Среднее		5.20	0.437	0.733	6.925	0.789	2.586	0,276	0,187

N – размер выборки; N_a – среднее число аллелей на локус; G-W индекс – средний индекс аллельных «потерь» Garza-Williams на локус; H_{exp} – ожидаемая гетерозиготность; H_{obs} – наблюдаемая гетерозиготность, R (allelic range) – диапазон (разброс) аллелей, θ_H – ожидаемая гомозиготность. Синим цветом выделены показатели, указывающие на происходящие в популяциях деструктивные процессы; красным – указывающие на благополучное состояние.

Наиболее стабильную генетическую структуру имеет популяция рыжей полевки «Инза», в которой отмечается почти полное соответствие ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности и высокое аллельное разнообразие микросателлитных маркеров. Наименее стабильными оказались популяции «Сурское» и «Майна», в которых отмечается наибольшие значения индекса потери аллель (G-W) и гомозиготности.

Полученные данные микросателлитного анализа свидетельствует об устойчивой изоляции пространственно подразделенных популяций рыжей полевки на территории Ульяновской области (высокие показатели $\delta\mu^2$), а также о нестабильном их состоянии в результате естественной фрагментации среды обитания в условиях лесостепного Поволжья и действия на них сильного антропогенного пресса (в 4 из 5 популяций).

5.3. Особенности генетического статуса и полиморфизм популяций обыкновенной полевки в Ульяновской области

Обыкновенная полевка (*M. arvalis*) является широко распространенным видом полевок, ведущим семейно-колониальный образ жизни и тяготеющий к открытым биотопам (Огнев, 1950; Громов, Поляков, 1977; Мейер и др., 1997).

В разные периоды времени выделяли от 20 до 30 слабо дифференцированных подвидов и форм (Огнев, 1950; Громов, 1963; Малыгин, 1983). В конце 60-х – начале 70-х гг., применение методов хромосомного анализа, позволили по-новому рассмотреть вопрос о систематике *Microtus arvalis* s. l. В настоящий момент описано около 10 хромосомных форм и выявлены виды-двойники: восточноевропейская (*M. rossiaemeridionalis* Ognev 1924; $2n= 54$) и обыкновенная (*M. arvalis* Pallas 1779; $2n = 46$) полевки (Мейер и др., 1969), а также обнаружены две кариоморфы 46-хромосомной обыкновенной полевки (*M. arvalis* форма

obscurus, и *M. arvalis* форма *arvalis*) (Орлов, Малыгин, 1969). До сих пор вопрос о таксономическом статусе 46-хромосомных форм *M. arvalis* s. l. остается открытым (Баскевич и др., 2016). Некоторые исследователи оценивают их как номинативный и алтайский подвиды *M. arvalis* s. str. (Малыгин, 1983), другие рассматривают в качестве полувидов (Лавренченко и др., 2009) или же придают им видовой статус (Загороднюк, 1991). Сравнительно недавно стало известно, что обыкновенная полевка представлена не одним политипическим видом, а пятью аллопатрическими и симпатрическими видами формами (Рутовская, 2015).

На территории России встречаются две географические кариоформы (Баскевич и др., 2015). «Arvalis» или «северная» форма, встречается в Центральной Европе повсеместно, на юге – на границе от Пиренеев до Черного моря (Козловский, 1998; Миронова, 2011). На юго-востоке распространена еще одна хромосомная форма «obscurus» или «южная». Данная хромосомная форма встречается на центральной территории России, Западной Сибири, Урале, Кавказе, Северном Казахстане (Ковальская, 1994; Потапов и др., 2007, 2007а).

Уточнению особенностей распространения 46-хромосомных форм *M. arvalis* s. l. посвящено не мало работ (Булатова и др., 2010; Баскевич и др., 2008, 2009, 2012; Ковальская и др., 2007). Изначально было доказано, что ареалы 46-хромосомных форм *M. arvalis* s. l. не перекрываются: для формы «arvalis» характерно европейское, а форма «obscurus» – евроазиатское распространение (Малыгин, 1983; Мейер и др., 1996). В результате последующих исследований были уточнены границ распространения 46-хромосомных форм *M. arvalis* s. l. в Восточной Европе и обнаружены контакты и гибридизация между ними. В зоне контакта, обнаруженной на Русской равнине, две формы сходятся с образованием парапатрической гибридной зоны (Булатова и др., 2010). Так гибридная популяция, обнаруженная в Нижегородской области, удалена от изученной ранее зоны

контакта и гибридизации между 46-хромосомными формами *M. arvalis* s. l. в Верхнем Поволжье (окрестности г. Ковров, Владимирская обл.) более чем на 200 км, а от таковых в Центральном Черноземье (Липецкая, Курская обл.) на расстояние, превышающее 800 км. Полученные данные расширили географию парapatрической зоны контакта и гибридизации между 46-хромосомными формами *M. arvalis* s. l. в Восточной Европе от Центрального Черноземья (Баскевич и др., 2012) и Владимирской обл. (Golenischev et al., 2001) до Нижегородской обл. на территории Верхнего Поволжья (Баскевич, 2016). В связи с этим, остается открытым вопрос о границах зоны контакта и гибридизации между 46-хромосомными формами *M. arvalis* s. l. и изучение региональных популяций заслуживают более пристального внимания.

Для изучения ареалов видов-двойников и кариоформ *M. arvalis* s. l. применяются хромосомные маркеры (Малыгин, 1983; Мейер и др., 1997; Баскевич и др., 2009; Окулова и др., 2010). Так при исследовании в зоне контакта у всех кариотипированных особей, несмотря на выявленное разнообразие кариотипов, определялся митотип, характерный только для формы «arvalis» (MAR). У некаротипированных особей из гибридной зоны преимущественно встречается этот же митотип, и только для двух особей показано присутствие митохондриального генома формы «obscurus» (MOB) (Булатова и др., 2010).

Кариотипирование двух обыкновенных полевков из Ульяновской области было проведено в конце 90-х годов прошлого века. Были выявлены оба вида-двойника – *M. rossiaemeridionalis* (Кузоватовский р-н, с. Смышляевка) и *M. arvalis* (Николаевский р-н, пос. Клин). При этом последний был представлен формой «obscurus». Форма «arvalis» в пределах Ульяновской области не была фиксирована, а по итогам исследований границей двух этих форм на западе Поволжья была признана Окско-Донская низменность, а на севере – возвышенность Вятский увал (Быстракова, 2000).

Проведенный анализ современного состояния ареала 46-хромосомных видов-двойников обыкновенной полевки (*M. arvalis s.l.*) выявил низкую степень изученности территории Ульяновской области по распространению двух форм *M. arvalis s.l.* – «obscurus» и «arvalis» (рис. 31) (Малыгин и др., 2019), что подчеркивает актуальность таких исследований.

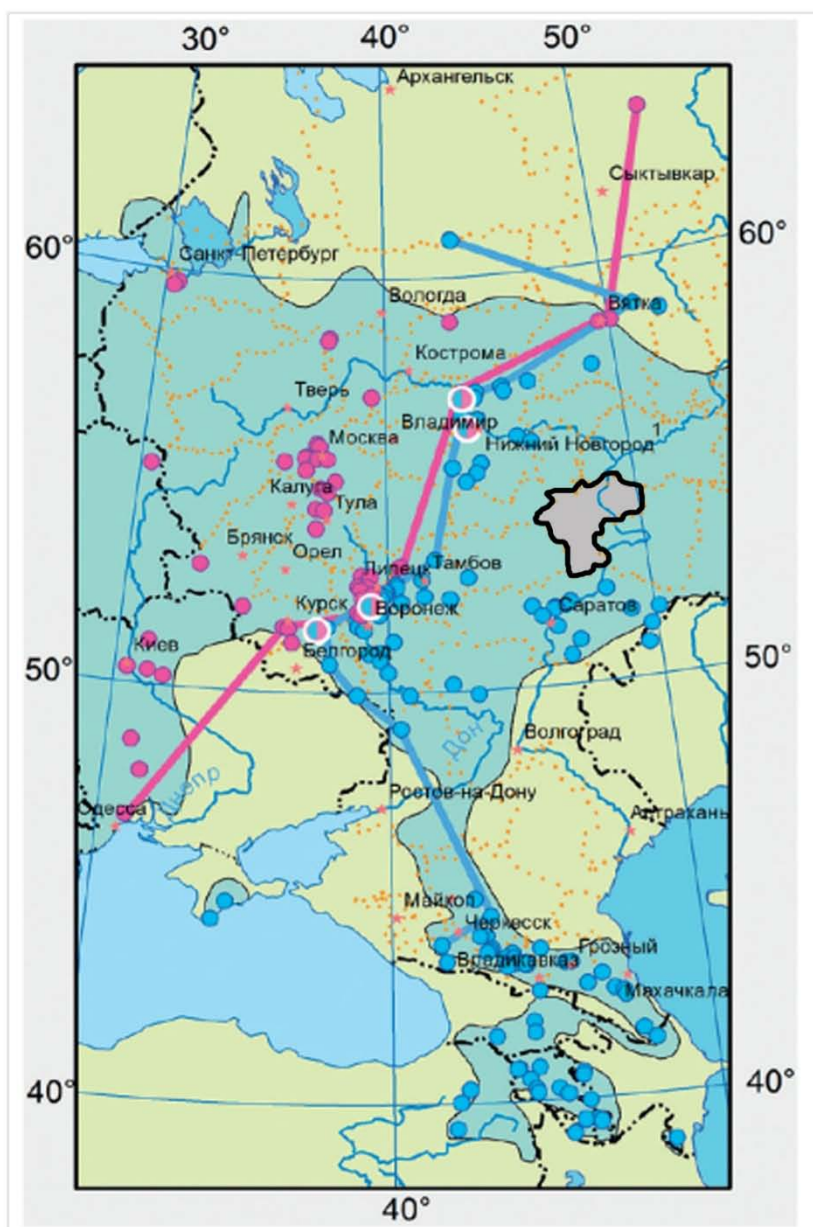


Рис. 31. Точки регистрации особей *Microtus arvalis* и *M. obscurus* в зоне парапатрии. *M. arvalis* – красные круги, *M. obscurus* – синие, гибридных особей (*M. arvalis* × *M. obscurus*) – двуцветные. Бирюзовым цветом показан ареал 46-хромосомных видов-двойников (*M. arvalis s.l.*). (по Малыгин и др., 2019). Серым цветом выделена территория Ульяновской области.

При описании стационального распределения обыкновенных полевков, отмечается большая пластичность и способность данного вида, заселять различные несходные между собой биотопы (Гараев, Батхиев, 2013). Для

трех форм полевков группы *Microtus arvalis* s.l. характерны различия по численности, месту в сообществе зверьков, биотопическому размещению, размножению и питанию (Окулова, 2008).

Численность форм группы обыкновенных полевков характеризуется двух-трехлетней цикличностью, при синхронности наступления фаз динамики численности (Окулова, 2008).

Биотопическое предпочтение обыкновенной полевки зависит в первую очередь от природно-климатических факторов. Так, на северных окраинах своего ареала в зоне таежных лесов формы «*obscurus*» тяготеет к полевым и луговым ценозам. В более южной части своего ареала занимает более влажные биотопы: пойменные луга, понижения, балки, поливные сады и огороды (Обыкновенная полевка, 1994). Но так же в этой части ареала обычна и в ксерофильных ценозах: сухие степи, закрепленные пески за пределами зоны пустынь (Никитина и др., 1972; Тихонов и др., 1997; Тихонова и др., 1998).

Похожее с формой «*obscurus*» биотопическое распределение характерно и для *M. arvalis* формы «*arvalis*». На самом севере ареала и в лесной зоне, тяготея к ценозам лугового типа и сельскохозяйственным землям (Тихонов и др., 1992; Карасева и др., 1994). В зоне широколиственных лесов и лесостепи нередко встречается в разреженных лесных биотопах, по долинам рек, балкам, лесополосам (Гароев, Батхиев, 2013).

По мнению ряда авторов в местах совместного обитания оба вида-двойника полевков группы обитают совместно во всех биотопах, но соотношение видов меняется (Окулова, 2008). Так в Тверской и Московской областях на полях и лугах преобладает обыкновенная полевка *M. arvalis arvalis* (МАО) или *M. arvalis obscurus* (МАО) (Карасева и др. 1994, Тихонов и др., 2005). Так для различных биотопов Черноземья МАО и МАО достигают максимум численности на полях, меньше на залежах. Численность полевков

МАО обитающих на залежах, соответствует их численности на лугах и остепненных биотопах, тогда как МАА встречается там реже. По соотношению долей в отловах, доля МАО максимальна на полях, а доля МАА – на залежах (Окулова, 2008).

Проведение ПЦР-типирования особей обыкновенной полевки, входящих в состав аналитической выборки из Ульяновской области, показало хорошую диагностическую способность только у мультиплексной системы cbMA842F, cbMO604F, cbMR469F/ H15915-SP по митохондриальному маркеру (фрагмент гена Cyt b). Она позволила получить результаты достоверного типирования видов-двойников – *M. rossiaemeridionalis* и *M. arvalis obscurus* (рис. 32).

Диагностическая система праймеров по фрагменту гена р53 дала результаты, которые позволяет диагностировать только обыкновенных полевок формы «obscurus», не выявляя при этом наглядно вида-двойника *M. rossiaemeridionalis* (рис. 33). По этой причине для типирования обыкновенных полевок аналитической выборки эту систему мы в дальнейшем не использовали.

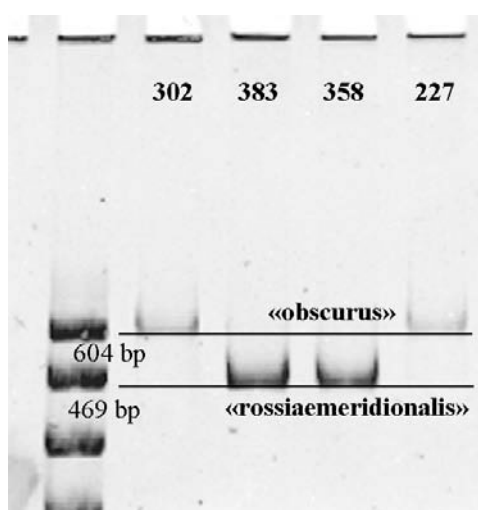


Рис. 32. Результаты генотипирования обыкновенных полевок из Ульяновской области мультиплексной ПЦР по митохондриальному маркеру (фрагмент гена Cyt b) – cbMA842F, cbMO604F, cbMR469F/ H15915-SP

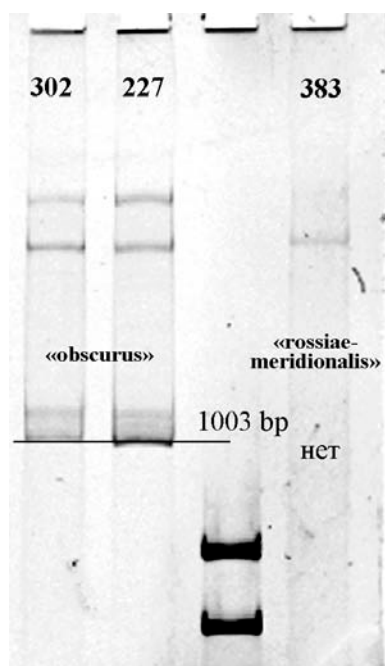


Рис. 33. Результаты типирования обыкновенных полевков из Ульяновской области по ядерному маркеру фрагмента гена p53 – система праймеров p53C/p53D.

Результаты ПЦР-типирования обыкновенных полевков (n=49) аналитической выборки из Ульяновской области приведены в таблице 12. Отмечается численное преобладание вида-двойника *M. arvalis*, а именно хромосомной формы «obscurus» (92%). На долю *M. rossiaemeridionalis* приходится только 8% (n=5). При этом были обнаружены две смешанные популяции обыкновенных полевков – «*arvalis obscurus/rossiaemeridionalis*» – в Инзенском и Сурском районах Ульяновской области. Соотношение видов-двойников в этих популяциях составило 3 к 1 (n=4) и 7 к 3 (n=10) соответственно.

Анализ распространения типированных форм обыкновенных полевков показал, что все выявленные особи обыкновенных полевков *M. rossiaemeridionalis* приурочены к северо-западным районам Ульяновской области (рис. 34). При этом наличие этого вида-двойника обыкновенной полевки отмечается в Присурской, а по литературным данным и в Майнско-Ульяновской (Быстракова, 2000), группировках популяций.

Таблица 12. Результаты ПЦР-типирования обыкновенных полевков аналитической выборки из Ульяновской области мультиплексной ПЦР по митохондриальному маркеру (фрагмент гена Cyt b) – cbMA842F. cbMO604F. cbMR469F/ H15915-SP. ОВ – *M. arvalis obscurus*, RO – *M. rossiaemeridionalis*, прочерк – проба не типирована.

№ п/п	№ пробы	Митотип	Место отлова	
3.	80	ОВ	Мелекесский р-н, ДОЛ «Факел.	
4.	81	–		
5.	194	ОВ	Павловский р-н, с. Шаховское.	
6.	207	ОВ		
7.	208	ОВ	Майнский р-н, с. К.Репьевка.	
8.	209	ОВ		
9.	210	ОВ		
10.	211	ОВ		
11.	212	ОВ		
12.	213	ОВ		
13.	214	ОВ		
14.	215	ОВ		
15.	221	ОВ		Майнский р-н, с. Жеребятниково.
16.	224	ОВ		Майнский р-н, с. Жеребятниково.
17.	225	ОВ		
18.	226	ОВ		
19.	227	ОВ		
20.	228	ОВ		
21.	229	ОВ		
22.	265	ОВ		
23.	288	ОВ	Ульяновский р-н, ДОЛ.	
24.	289	–	Инзенский р-н, с. Чамзинка.	
25.	302	ОВ		
26.	303	ОВ		
27.	304	ОВ		
28.	305	ОВ		
29.	311	ОВ	Инзенский р-н, с. Проломиха.	
30.	312	ОВ		
31.	313	ОВ		
32.	410	RO		
33.	353	ОВ	Сурский р-н, с. Барышская Слобода.	
34.	354	RO		
35.	378	ОВ	Сурский р-н, с. Белый ключ.	
36.	358	RO		
37.	359	ОВ		
38.	382	–		
39.	383	RO		
40.	384	ОВ		
41.	385	ОВ		
42.	386	ОВ		
43.	387	RO		
44.	388	ОВ		
45.	389	ОВ		
46.	390	ОВ	Инзенский р-н, с. Валгусы.	
47.	425	ОВ		
48.	470	ОВ	Старомайнский р-н, биостанция УЛПИУ.	
49.	471	ОВ		
50.	480	ОВ		
51.	481	ОВ		
52.	477	ОВ	Тереньгульский р-н, с. Федькино.	
53.	478	ОВ		
54.	479	ОВ		

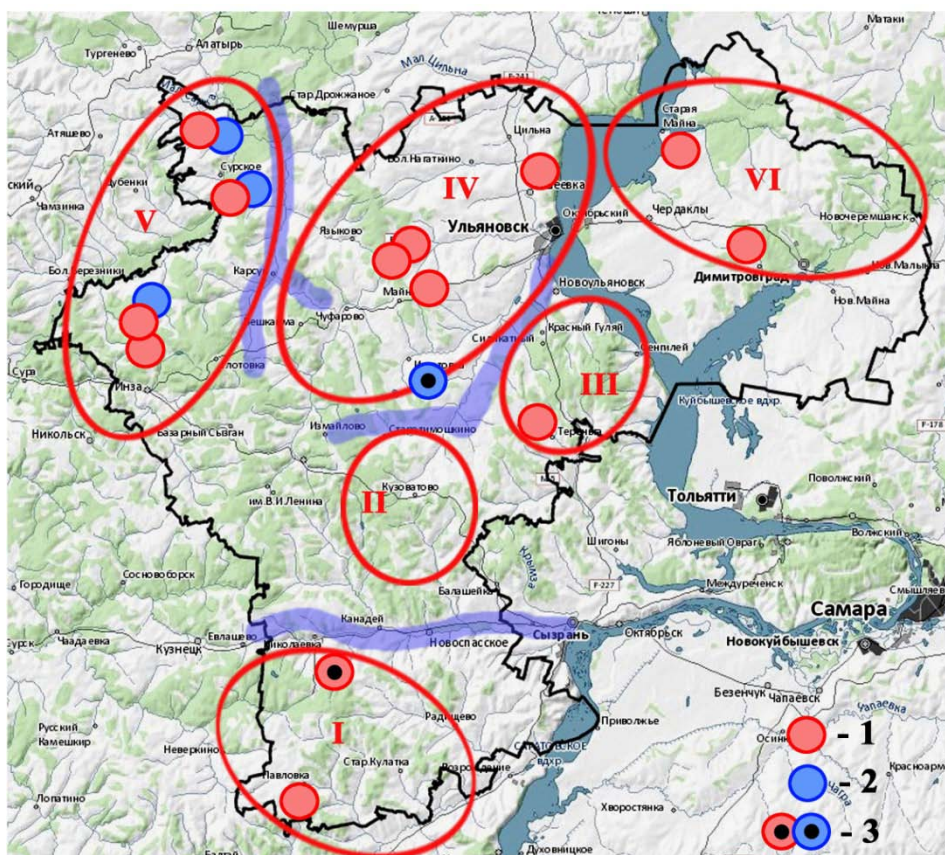


Рис. 34. Распространение видов-двойников обыкновенной полевки в Ульяновской области. 1 – *M. arvalis obscurus*, 2 – *M. rossiaemerdionalis*, 3 – литературные данные (Быстракова, 2000). Группировки популяций мелких млекопитающих: I – Южная, II – Центральная, III – Поволжская, IV – Майнско-Ульяновская, V – Присурская, VI – Заволжская (по Хайсаровой, 2018).

Таким образом, проведенные генетические исследования обыкновенных полевков на территории Ульяновской области подтвердили биотопическое тяготение карิโอформы *M. arvalis obscurus* к полевым и луговым ценозам. Максимальный индекс доминирования для этого вида мелких млекопитающих был отмечен в биотопах лесополос (45.8%) и в рудеральных биотопах (до 33.8%). При этом во влажных биотопах пойм рек Свияги и Суры обыкновенная полевка формы «obscurus» не была обнаружена.

ВЫВОДЫ

1. В фауне мелких млекопитающих Ульяновской области было выявлено 10 фоновых видов насекомоядных и грызунов. Семейство Землеройковые (*Soricidae*) было представлено 2 видами: обыкновенной (*S. araneus*) и малой (*S. minutus*) бурозубками; семейство Хомяковые (*Cricetidae*) – 2 видами: рыжей (*M. glareolus*) и обыкновенной (*M. arvalis*) полевками; семейство Мышиные (*Muridae*) – 5 видами: малой лесной (*A. uralensis*), желтогорлой (*A. flavicollis*), полевой (*A. agrarius*), домовой (*M. musculus*) мышами и мышью-малюткой (*M. minutus*); семейство Соневые (*Gliridae*) – лесной соней (*D. nitedula*).

2. В отловах преобладает рыжая полевка (*M. glareolus*) (D_i – 35%, численность – 8.2%). Содоминантным видом в сообществах является малая лесная мышь (*A. uralensis*) (D_i – 25%, доля в отловах 5.8%). В условиях лесостепного Поволжья наибольшее распространение имеют виды мелких млекопитающих, связанные с древесной растительностью (смешанный лес, кустарник, лесополоса) и со стациями, с обогащенной средой обитания (рудеральная растительность).

3. По широте биотопических предпочтений эврибиотным видом мелких млекопитающих в Ульяновской области является малая лесная мышь, обнаруженная во всех 9 выделенных биотопах, а стенобиотными – мышью-малютка, желтогорлая и домовая мыши. Особенностью распространения мелких млекопитающих в лесостепном Поволжье является высокое видовое богатство биотопа Смешанный лес, в котором были отмечены 7 из 8 фиксируемых видов (88%).

4. Данные по динамике численности фоновых видов мелких млекопитающих в различных эколого-ландшафтных районах не выявил значительных различий ни в ее размахе, ни в ее направленности. При этом для доминантного вида отмечается максимальная синхронность динамики численности. Выявленные небольшие различия районов выражаются в

разнонаправленной динамики численности недоминантных видов, либо с незначительным смещением пиков максимума численности, связанным с экологическими особенностями локалитета самих группировок популяций мелких млекопитающих (ксерофитизация растительности, пойменная растительность, агроценотические особенности местообитаний). Эта особенность отражает в большей степени низкую устойчивость депрессивных популяций, а не экологическое своеобразие ландшафтных районов.

5. Сообществ мелких млекопитающих Ульяновской области хорошо дифференцированы и объединяются по сходству стадий обитания в три кластера: 1) группу наиболее богато структурированных сообществ, приуроченных к биотопам с максимальным разнообразием элементной среды (древесная растительность, рудеральные стадии у населенных пунктов и на с/х угодьях); 2) группу сообществ, связанных с биотопами с небогатой древесной растительностью (лесополосы и кустарники) и группу наименее структурированных сообществ, приуроченных к увлажненным биотопам. Выявленные структурные особенности сообществ, связанные с элементарным разнообразием среды обитания (фрагментарностью) и степенью увлажненности.

6. Генотипирование (PCR) обыкновенных полевков ($n=49$) из Ульяновской области выявило численное преобладание вида-двойника *M. arvalis*, а именно хромосомной формы «*obscurus*» (92%). На долю *M. rossiaemeridionalis* приходится только 8%. Этот вид был обнаружен только в смешанных популяциях «*arvalis obscurus / rossiaemeridionalis*» в северо-западных районах области при соотношении видов-двойников 3 к 1.

7. Изучение распределения выявленных митотипов (анализ мтДНК) видов мышевидных грызунов по флористическим районам Ульяновской области не выявило очевидной связи флористической специфичности территорий и распространения этих грызунов в регионе. Распределение выявленных митотипов по ландшафтно-экологическим районам напротив

хорошо соотносится с экологическими требованиями трех видов мышевидных грызунов. Выявленная синхронность демографических процессов в популяциях фоновых видов мышевидных грызунов, возможно, связана с сильной фрагментацией среды обитания, наблюдающейся в Ульяновской области, и высокой степенью подразделенности локальных популяций этих видов грызунов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абрамсон Н.И., 2007. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестник ВОГиС. Т. 11. №2. С.307-331.
2. Абрахина И.Б., 1993. Позвоночные животные Ульяновской области / И.Б. Абрахина, В.Б. Осипов, Г. Н. Царев – Ульяновск: Симбирская книга. 246 с.
3. Адамович М. К., Корепов М.В., Артемьева Е.А., Миронов П.В., 2016. Видовой состав и численность мелких грызунов на территории Ульяновской области // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. № 1 (17). URL: <http://www.vestospu.ru>
4. Алтухов Ю.П., 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ "Академкнига", 431 с.
5. Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г., 1970. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость // Журн. общ. биологии. Т. 31. С. 507-526.
6. Антонец Н.В., Балалаев А.К., Шумкова М.С., 2013. Прогнозирование численности мелких млекопитающих и солнечная активность // Экосистемы, их оптимизация и охрана. Вып. 8. С. 106–113.
7. Баскевич М.И., Опарин М.Л., Соколенко О.В., Авилова Е.А., 2008. Новые данные по хромосомной изменчивости и распространению видов-двойников *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) в Нижнем Поволжье // Зоологический журнал. Т. 87. Вып. 11. С. 1382–1390.
8. Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г., Миронова Т.А., Сапельников С.Ф., 2012. Новые данные о распространении видов-двойников и гибридизации 46-хромосомных форм *Microtus arvalis* sensu lato (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье // Зоологический журнал. Т. 91. Вып. 8. С. 994–1005.

9. Баскевич М.И., Миронова Т. А., Черепанова Е. В., Кривоногов Д. М., 2016. Новые данные по хромосомной изменчивости, распространению видов-двойников и гибридизации 46-хромосомных форм *Microtus arvalis sensu lato* (Rodentia, Arvicolinae) в Верхнем Поволжье // Зоологический журнал. Т.95, №9. С. 1096-1107.
10. Баскевич М.И., Потапов С.Г., Миронова Т.А., 2015. Криптические виды грызунов Кавказа как модели в изучении проблем вида и видообразования // Журнал общей биологии. Т. 76. № 4. с. 319–335.
11. Баскевич М. И., Потапов С.Г., Окулова Н.М., Сапельников С.Ф., Власов А.А., 2009. К распространению и изменчивости видов-двойников *Microtus arvalis* s.l. (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье по хромосомным и молекулярно-генетическим данным // Зоологический журнал. Т. 88. Вып. 4. С. 473–487.
12. Башенина Н. М., 1977. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука. 354 с.
13. Башенина Н.В., 1968. Материалы по динамике численности грызунов лесной зоны // Бюл. Моск. Об-ва испыт. Природы. Отд. Биол. Т. 56. Вып. 2. С. 4-13.
14. Безель В.С., Мухачева С.В., 1995. Характер репродуктивных потерь в популяциях рыжей полевки при токсическом загрязнении среды обитания // Докл. РАН. Т. 345. № 1. С.135-137.
15. Бердюгин К.И., 2000. К проблеме влияния антропогенных факторов на млекопитающих приполярного Урала // Экология. № 5. С. 393–395.
16. Березовская Г.Б., Вовкотеч П.Г., Нафеев А.А., Салина Г.В., 2017. Связь численности грызунов лесокустарниковых биотопов Ульяновской области с изменением солнечной активности // Современные аспекты здравоохранения: достижения и перспективы: материалы 52-й межрегиональной научно-практической медицинской конференции. Ульяновск: Изд-во «Артишок». С. 78–79.

17. Березовская Г. Б., 2016. Связь численности рыжей полевки (*Myodes glareolus* (rodentia)) в лесокустарниковых биотопах Ульяновской области с изменением солнечной активности // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всерос. (с междунар. участием) науч. шк.-конф., посвящ. 115-летию со дня рождения А. А. Уранова (г. Пенза, 10–14 мая 2016 г.) Пенза: Изд-во ПГУ. С. 502.
18. Березовская Г.Б., Хайсарова А.Н., 2014. Особенности многолетней динамики численности мышевидных грызунов лесокустарниковых биотопов Ульяновской области // Любичевские чтения – 2014. Современные проблемы эволюции и экологии. Сборник материалов международной конференции (Ульяновск, 7-9 апреля 2014г.). С. 269-273.
19. Березовская Г.Б., Коробейникова А.С., Хайсарова А.Н., 2016. Некоторые аспекты многолетней динамики численности фоновых видов грызунов и изменения солнечной активности на примере лесокустарниковых биотопов ульяновской области. Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. №3(15). Изд: ПГУ(Пенза). С. 14–24. DOI: 10.21685/2307-9150-2016-3-2
20. Бобрецов А.В., 2009. Динамика численности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) в Северном Предуралье за полувековой период // Зоологический журнал. Т. 88. №9. С. 1115–1126.
21. Богданов М.Н., 1871. Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины средней и нижней Волги. Труды общ-ва естествоиспытателей при Казанском университете. т.1.
22. Большаков В.Н., Бердюгин К.И., 2005. Млекопитающие Уральских гор вестественных и антропогенных условиях // Сб. Млекопитающие горных территорий (мат-лы междунар. конф., 4-9 сентября 2005). М.: КМК. С. 27–31.
23. Булатова Н.Ш., Потапов С.Г., Лавренченко Л.А., 2010. Геномная и хромосомная политипия в исследовании маркеров митохондриальной и

- ядерной ДНК у обыкновенных полевков (группа *Microtus arvalis*) // Генетика. Т. 46. №5. С. 668–676.
24. Быстракова Н.В., 2000. Таксономическое и генетическое разнообразие мелких млекопитающих Среднего Поволжья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 24 с.
25. Быстракова Н.В., Ермаков О.А., Титов С.В., 2008. Определитель мышевидных млекопитающих (отряды Насекомоядные, Грызуны) Среднего Поволжья: Методическое пособие – Пенза: изд-во ПГПУ. 54с.
26. Гайниев С.С., Наумов Р.В., Благовещенская Н.Н., 1963. Животные лесов // Природа Ульяновской области. Казань : изд-во Казанского ун-та. С. 347–380.
27. Гайниев С.С., Благовещенская Н.Н., 1963. Животные степей и полей // Природа Ульяновской области. Казань : изд-во Казанского ун-та. С. 380–390.
28. Гайниев С.С., 1959. Позвоночные животные Ульяновской области. Ульяновск: УлГПУ. 75 с.
29. Гаракоев И.У., Батхиев А.М., 2013. Состояние изученности Обыкновенной полевки (*M. arvalis* L.) как вида, по литературным источникам // Рефлексия. Назрань: Научно-исследовательский клуб «Парадигма». №2. С. 10–27.
30. Громов И.М., 1963. Млекопитающие фауны СССР. Часть 1. М-Л.: Издательство АН. 360 с.
31. Громов И.М. Поляков И.Я, 1977. Полевки (*Microtinae*). Фауна СССР. Млекопитающие. М.: Наука. Т. 3. № 8. 504 с.
32. Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И.М. Громов,– СПб.: Наука. 641 с.
33. Дедков, А.П., 1978. Ландшафтные районы. Предволжье / А.П. Дедков // Природные условия Ульяновской области. Казань: Издательство Казанского университета. 328 с.

34. Дубинин Н.П., 1931. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции // Журн. эксперим. биологии. Сер. А. Т.7. С.163–179.
35. Дубинин Н.П., Ромашев Д.Д., 1932. Генетическое строение вида и его эволюция. 1. Генетико-автоматические процессы и проблема экогенотипов // Биол. журн. Т.1. С. 52–95.
36. Дуванова И.А., Хицова Л.Н., Недосекин В.Ю., Дроздова В.Ф., 2010. Факторы изменения численности малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* pall.) в условиях известнякового севера среднерусской возвышенности // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Вып. 3(1). С. 112–116.
37. Животный мир среднего Поволжья (полезные и вредные животные) / под ред. П.А. Положенцева, Я.Х. Вебера. Куйбышев: Куйбышевское издательство. 1937. 224 с.
38. Жигальский О.А., 1989. Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих // Автореф. дис. ... докт.биол. наук. Свердловск. 49 с.
39. Жигальский О.А., 1994. Оценка влияния эндо- и экзогенных факторов на численность и структуру промысловых популяций ондатры // Экология. № 5. С. 383–390.
40. Жигальский О.А., Берштейн Д., 1986. Оценка факторов, влияющих на динамику рыжей полевки в северной лесостепи // Экология. №1. С. 13–28.
41. Жигальский О.А., 2012. Сезонная динамика популяции рыжей полевки в Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Вып. 4. С. 64–70.
42. Жигальский, О.А., 2012. Сезонная динамика популяции рыжей полевки в Удмуртии // Вестник Удмуртского Университета. Вып. 4. С. 64–70.
43. Загороднюк И.В., 1991. Кариотипическая изменчивость 46-хромосомных форм полевков группы *Microtus arvalis* (Rodentia): Таксономическая оценка // Вестник зоологии. №1. С. 26-45.
44. Ивантер Э.В., Жигальский О.А., 2000. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys*

- glareolus) на северном ареале // Зоологический журнал. Т. 79. №8. С. 976–989.
- 45.Ивантер Э.В., 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 246 с.
- 46.Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Жигальский О.А., 1991. Закономерности и факторы динамики популяции рыжей полевки (по наблюдениям в северовосточном Приладожье) // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск. С. 86–116.
- 47.Калабухов Н.И., 1935. Закономерности массового размножения мышевидных грызунов // Зоологический журнал. Т. 14, вып. 2. С. 1222–1232.
- 48.Карасева Е.В., Степанова Н.В., Телицына А.Ю., Мерзликин И.Р., Посельская О.И., 1994. Экологические различия двух близких видов - обыкновенной и восточно-европейской полёвок // Синантропия грызунов. М. С. 60–76.
- 49.Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А., 2008. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М. : Издательство ЛКИ. 416 с.
- 50.Ковальская Ю.М., 1994. К вопросу о распространении серых полевков группы *arvalis* (Rodentia, Mammalia) в Казахстане // Зоологический журнал. Т.73. С. 120–125.
- 51.Ковальская Ю.М., Богомолов П.Л., Лебедев В.С., Савинецкая Л.Е., Суров А.В., 2007. Новые кариологические находки полевков группы *arvalis* и уточнение границы между кариоморфами “*arvalis*” и “*obscurus*” Тамбовской области (Rodentia, *Microtus*) // Материалы междунар. совещ. “Териофауна России и сопредельных территорий” (VIII Съезд териол.общества. М., 31 января – 2 февраля 2007) М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 204.
- 52.Козловский А.И., 1988. Двойной эффект инверсии в кариотипе обыкновенной полевки // ДАН СССР. Т. 298. № 4. С. 994–997.

- 53.Корепова Д.А., 2017. Кадастровая оценка ресурсов неохотничьих видов птиц: теоретическое обоснование и практическая реализация (на примере Ульяновской области). Авторе. дисс.канд.наук. М.: РГОУ – МСХА им. К. А. Тимирязева. 23 с.
- 54.Корепова Д.А., Артемьева Е.А., 2018. К современному ландшафтно-экологическому состоянию Ульяновской области как региона Среднего Поволжья // Проблемы региональной экологии. №1. С. 80–87.
- 55.Корольков М. А., Артемьева Е. А., 2004. Географический анализ биоты как основа предварительного биогеографического районирования Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья. Сб. науч. тр. – Вып. 5. Ульяновск: Корпорация технологий продвижения. С. 155–165.
- 56.Кошкина Т. В., 1970. О факторах динамики численности леммингов // Фауна и экология грызунов. Вып.9. С. 11–61.
- 57.Кучерук В.В., 1975. Антропогенная трансформация окружающей среды и грызуны // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 81. Вып. 2. С. 5–19.
- 58.Кучерук В.В., Тупикова Н.В., Евсеева В.С., Заклинская В.А., 1963. Опыт критического анализа методики количественного учёта грызунов и насекомоядных при помощи ловушко-линий / Организация и методы учёта птиц и вредных грызунов. Москва: Изд-во Академии Наук СССР. С. 218–28.
- 59.Левых А.А., 2001. Морфогенетическая структура популяций разных видов мелких млекопитающих на юге Тюменской области и биотопические особенности ее формирования : автореферат дис. ... кандидата биологических наук. Тюмень: Тюменский гос. ун-т. 23 с.
- 60.Лавренченко Л.А., Потапов С.Г., Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н., 2009. Изучение естественной гибридизации двух форм обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) молекулярно-генетическими и цитогенетическими методами // Доклады Академии Наук. Т.426. №1.С. 135–138.
- 61.Лукашова Е.Н., 2005. Поволжье. М. 113 с.

- 62.Максимов А.А., 1984. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука. 250 с.
- 63.Максимов А.А., 1984. Пространственно-временная динамика животного населения. Птицы и мелкие млекопитающие. Новосибирск: Наука. 211 с.
- 64.Малыгин В.М., 1983. Систематика обыкновенных полевков. М.: Наука,. С. 192.
- 65.Малыгин В.М., Баскевич М.И., Хляп Л.А., 2019. Инвазии видов-двойников обыкновенной полёвки // Российский Журнал Биологических Инвазий № 4. С. 71–93.
- 66.Миронова Т.А., 2011. Краниологическая дифференциация геномных форм серых полевков: автореф. дис. ... канд. биолог. наук. Москва. 26 с.
- 67.Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схоль Е.Д., 1969. Использование данных кариологического, физиологического и цитофизиологического анализов для выделения нового вида у грызунов (Rodentia, Mammalia) // ДАН СССР. Т. 118. Вып. 6. С. 1411–1414.
- 68.Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Булатова Н.Ш., Артоболевский Г.В., 1997. Материалы к распространению двух хромосомных форм обыкновенной полевки (Arvicolinae, Microtus) в Европейской России // Зоологический журнал. Т.96. С. 487 –493.
- 69.Межжерин В. А. Динамика численности животных и построение прогнозов / В. А. Межжерин //Экология. – 1979. – Т. 3. – С. 3–11.
- 70.МУ 3.1.1029-01. Методические указания "Отлов, учет и прогноз численности мелких млекопитающих и птиц в природных очагах инфекций". Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека (Роспотребнадзор). 2001.
- 71.Мильков, Ф.Н., 1953. Среднее Поволжье: физико-географическое описание. М.: Изд-во Академии наук СССР. 263 с.
- 72.Мэгарран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 184 с.

73. Никитина Н.А., Карулин Б.Е., Зенкевич Н.С., 1972. Суточная активность обыкновенной полевки и ее территория // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. бил. №5. С. 55–64.
74. Новиков Г.А., 1949. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. Москва : Совет. Наука. 602 с.
75. Обыкновенная полевка: виды-двойники. /Под ред. В.Е. Соколова и Н.В. Башениной. М.: Наука. 1994. 432 с.
76. Огнев С.И., 1950. Звери СССР и прилегающих стран. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 7. 706 с.
77. Окулова Н. М., 1986. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах. М.: Наука. 248 с.
78. Окулова Н.М., Куприянова И.Ф., Сивков А.В., 2004. Динамика численности мелких млекопитающих Пинежского заповедника. Сообщение 2. Лесные полевки // Терриологические исследования. Вып. 5. С. 33–47.
79. Окулова Н. М., 2009. Опыт изучения многолетней динамики численности мелких млекопитающих // Поволжский экологический журнал. №2. С. 125–136.
80. Окулова Н.М., Сапельников С.Ф., Баскевич М.И., Власова О.П., Майорова А.Д., Егоров С.В., Миронова Т.А., Сарычев В.П., 2008. Сравнительная экология трех форм обыкновенных полевок *Microtus arvalis sensu lato* в Центральном Черноземье // Научные Ведомости БелГУ. №3(43). 2008. С.128–139.
81. Окулова Н.М., Баскевич М.И., Сапельников С.Ф., Миронова Т.А., Майорова А.Д., Опарин М.Л., Варшавский А.А., Калинкина Е.В., 2010. Новые данные о распространении видов и внутривидовых форм обыкновенной полевки *Microtus arvalis sensu lato* (Rodentia, Arvicolinae) в Центральном Черноземье // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологическое. Т. 115, вып. 2. С. 3–8.

- 82.Омаров К.З., 2008. Организация популяций и сообществ микромаммалия в условиях антропогенной трансформации среды: автореферат дис. ... доктора биологических наук : 03.00.16. Махачкала. 48 с.
- 83.Опарин М.Л., 2007. Антропогенная трансформация и естественное восстановление биоты сельскохозяйственных ландшафтов Нижнего Поволжья и Закавказья: Дис. ... д-ра биол. наук. М. 340 с.
- 84.Орлов В.Н., Малыгин В.М., 1969. Две формы 46-хромосомной обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pall. // Материалы Второго всес. совещ. по млекопитающим (Новосибирск, 1969). Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 139–140.
- 85.Поляков И.Я., 1985. Биологические основы борьбы с грызунами – вредителями полевых культур и пастбищ // Труды ВИЗР. Вып. 12. С. 3–17.
- 86.Попов В.А., 1960. Млекопитающие Волжско-Камского края (насекомоядные, рукокрылые, грызуны). Казань: изд. КФАН СССР. 134 с.
- 87.Потапов С.Г., Окулова Н.М, Баскевич М.И., 2007. Молекулярно-генетические исследования (RAPD-анализ) *Microtus arvalis sensu lato* (Rodentia, Arvicolinae) на Русской равнине // Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики. М.: КМК. С. 213–220.
- 88.Потапов С.Г., Булатова Н.Ш, Павлова С.В., 2007а. Пилотное исследование границы двух хромосомных форм обыкновенной полевки в России с использованием анализа мтДНК // Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики. М.: КМК. С. 205 –212.
- 89.Рутовская М.В., 2015. Изменчивость и формирование звуковой коммуникации полевок подсемейства Arvicolinae. Дисс.. на соиск. ... докт. биол. наук. Москва. 32 с.

90. Свириденко П. А., 1940. Питание мышевидных грызунов и их значение в проблеме возобновления леса // Зоологический журнал. Т. 19. Вып. 4. С. 680–702.
91. Селюнина З.В., 2003. Многолетний мониторинг численности мышевидных грызунов Черноморского заповедника // Vestnik zoologii. Т. 37. №2. С. 23–30.
92. Сенатор С.А., 2016. Флористическое богатство физико-географических районов и схема флористического районирования Среднего Поволжья // Поволжский экологический журнал. №1. С. 94–105.
93. Соколов В.Е., Большаков В.Н., Шилов И.А., Чернова О.Ф., 1986. Современные тенденции экологии млекопитающих // Экология. № 1. С. 22–30.
94. Соколов Л.В., 2010. Климат в жизни растений и животных. СПб.: изд-во «ТЕССА». 344 с.
95. Ступишин А.В., 1978. Ландшафтные районы. Заволжье. / Природные условия Ульяновской области. Казань: Издательство Казанского университета. С. 305–308.
96. Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. 1997. Разнообразие и перспективы выживания полевок р. *Microtus* на урбанизированных территориях // Мат-лы совещ. Динамика биоразнообразия животного мира. Москва. С. 107 – 111.
97. Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Полякова Л.В., 1998. Виды-двойники *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) на северо-востоке Московской области // Зоол. журн. Т. 77. Вып. 1. С. 95–100.
98. Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Карасева Е.В. 1992. Мелкие млекопитающие сельских населенных пунктов средней полосы России факторов // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: РАН. С. 333–354.
99. Физико-географическое районирование Среднего Поволжья / Под ред. А.В. Ступишина. Казань. 1963. 115 с.

100. Формозов А.Н., 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930-1940 гг. / Фауна и экология грызунов. М. Вып. 3. С. 3–110.
101. Формозов А.Н., 1990. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. 2-е изд. М.: Из-во МГУ. 287 с.
102. Формозов А.Н., 1959. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц / География населения наземных животных и методы его изучения. М. С 172–196.
103. Хайсарова А.Н., Болотин А.Ю., Титов С.В., 2016. Видовая структура сообществ мелких млекопитающих в условиях лесостепного Поволжья // Мат. междунар. совещ. «Териофауна России и сопредельных территорий» (X съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 440.
104. Хайсарова А.Н., Болотин А.Ю., Титов С. В., 2016а. Особенности структуры сообществ мелких млекопитающих в лесостепном Поволжье // Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных: материалы Всерос. науч. конф., посвящ. 70-летию кафедры «Зоология и экология» Пенз. гос. ун-та и памяти проф. В. П. Денисова (г. Пенза, 15–18 ноября 2016 г.). Пенза: ПГУ. С. 103.
105. Хайсарова А.Н., Березовская Г.Б., Киселев В.С., 2016б. Мышевидные грызуны открытых луго-полевых станций – как эпидемиологическая опасность в сельском хозяйстве. / Материалы VI Всероссийской (XIV Межрегиональной) конференции историков-огарников Среднего Поволжья: «Российская деревня: социально-экономическая история и современность», Ульяновск: УлГПУ имени И.Н. Ульянова. С. 350–354.
106. Хайсарова А. Н., Болотин А. Ю., Титов С. В., 2017. Видовая структура сообществ мелких млекопитающих Ульяновской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 3 (19). С. 30–39. DOI: 10.21685/2307-9150-2017-3-3.
107. Хендрик Ф., 2003. Генетика популяций. М.: Техносфера. С. 326–340.

108. Чернявский Ф. Б., Лазуткин А.Н., 2004. Циклы леммингов и полевков на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН. 150 с.
109. Шварц С.С., 1969. Эволюционная экология животных. Свердловск. 198 с.
110. Шварц С.С., 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 227 с.
111. Шемятихина Г.Б., 2009. Территориальное распределение численности мелких мышевидных млекопитающих в Ульяновской области // Современные проблемы гуманитарных и технических наук. Т. 1. С. 49–53.
112. Шемятихина, Г.Б., 2010. Некоторые особенности сообществ мышевидных грызунов парковой зоны города Ульяновска // Экология и медицина: современное состояние, проблемы и перспективы: сборник трудов международной конференции. М. С. 51–52.
113. Шемятихина, Г.Б., 2011. Изучение территориального распределения численности рыжей полевки (*Myodes glareolus* (Rodentia)) в Ульяновской области и его эпидемиологическое значение // Татищевские чтения. - Тольятти. С. 102–105.
114. Шемятихина Г.Б., 2011а. Биотопическая характеристика основных видов мышевидных грызунов на территории Ульяновской области // Современные направления теоретических и прикладных исследований 2011 года: сборник научных трудов по материалам международной научно-практической конференции. Том 31. Биология, География, Геология. Одесса. С. 37–39.
115. Шемятихина Г.Б., 2011б. Применение ГИС-технологий для изучения территориального распределения численности мышевидных грызунов Ульяновской области // Ломоносов: материалы международной научно-практической конференции молодых ученых и студентов. М. С. 314–315.
116. Шемятихина Г.Б., 2012. Мышевидные грызуны на территории Ульяновской области (динамика численности, соотношение видов в

- сообществе, роль в передаче природно-очаговых инфекций) : автореф. дис. ... канд. биол. Наук. Ульяновск. 21 с.
117. Шемятихина Г.Б., Коробейникова А.С., 2009. Данные по распространению некоторых видов мышевидных грызунов на территории Ульяновской области // Природа Симбирского Поволжья : сборник научных трудов. Ульяновск: Корпорация технологий продвижения. Вып. 10. С. 238–245.
118. Шемятихина Г.Б., Нафеев А.А. , 2009. Особенности видовой структуры сообществ мелких млекопитающих на территории Ульяновской области в годы депрессий численности // Медико-физиологические проблемы экологии человека: материалы III Всероссийской конференции с международным участием. Ульяновск. С. 332–333.
119. Шемятихина Г.Б., Нафеев, В.А., Кривошеев А.А., 2009. Видовой состав и биотопическая приуроченность мелких млекопитающих из отрядов насекомоядные и грызуны на территории Ульяновской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 11. №1. С. 184–187.
120. Шемятихина Г.Б., Коробейникова А.С., Нафеев А.А., 2010. Некоторые экологические особенности популяции желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*, Muridae) на территории Ульяновской области // Вестник Мордовского университета. Серия биологические науки. Саранск. №1. С. 188–193.
121. Шемятихина Г.Б., Нафеев А.А., Салина Г.В., 2010а. Сравнительная характеристика заселенности парков г. Ульяновска мышевидными грызунами и их значение в создании условий риска инфицирования населения инфекциями, передающимися грызунами // Природа Симбирского Поволжья. Сборник научных трудов. Ульяновск: Корпорация технологий продвижения. Вып. 11. С. 193–199.
122. Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М: МГУ. 262 с.

123. Шилов И.А., 1997. Физиологическая экология животных. Учебн. пособие для студентов биол. спец. вузов. М.: Высш. школа. 328 с.
124. Шилова С.А., 1999. Популяционная организация млекопитающих в условиях антропогенного воздействия //Успехи современной биологии. Т119. №5. С.487–503.
125. Шилова С.А., Орленев Д.П., 2004. Некоторые особенности поведения мелких млекопитающих при нарушении социальной среды // Известия РАН. Серия биологическая. №4. С.436–446.
126. Arrigi F.E., Bergendahl G., Mandel M., 1968. Isolation and characterization of DNA from fixed cells and tissues // Exp. Cell. Res. № 50. P. 47–53.
127. Ayala F.J. Biological selection: natural selection or random walk? // Amer. Sci. 1974. V.62. №6. P.692-701.
128. Bürger R., 2008. Multilocus selection in subdivided populations II. Maintenance of polymorphism for weak or strong migration // Journal of Mathematical Biology. Vol. 58(6). P. 979–97.
129. Deitloff J., Falcy M.R., Krenz J.D., McMillan B.R., 2010. Correlating small mammal abundance to climatic variation over twenty years // Journal of Mammalogy. V. 91. № 1. P. 193–199.
130. Edgar R. C., 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // Nucleic acids research. V. 32. №. 5. P. 1792-1797.
131. Elton C. S. 1924. Fluctuations in the numbers of animals: their cases and effects // Br. J. Exp. Biol. №2. P.119–163.
132. Excoffier L., Laval G., Schneider S., 2005. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis // Evolutionary Bioinformatics Online. Vol. 1. P. 47–50.
133. Frankham R. 1998. Inbreeding and extinction: Island populations // Conservation Biology. V. 12. № 3. P. 665-675.

134. Fremstad E., Stenseth N.C., Bjoerassad O.N., Falck W., 1997. Limit cycles in Norwegian lemmings Tensions between phase-dependence and density-dependence // *Proc. Roy. Soc. London*. V. 264. №1378. P. 31–38.
135. Golenishev F.N., Meyer M.N., Bulatova N.Sh., 2001. The hybride zone between two karyomorphs of *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolidae) // *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*. V. 289. P. 89–94.
136. Hanski I., 1999. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes // *Oikos*. P. 209-219.
137. Hanski I., 2005. The shrinking world: ecological consequences of habitat loss // *Excellence in Ecology. Book 14 / Ed. Kinne O. Oldendorf. Luhe: Internat. Ecol. Inst., 2005. 307 p.*
138. Hanski I., 2011. Habitat Loss, the Dynamics of Biodiversity, and a Perspective on Conservation // *AMBIO*. Vol. 40. P. 248–255.
139. Hansson L., 1984. Competition between rodents in successional stages of taiga forests: *Microtus agrestis* vs. *Clethrionomys glareolus* // *Oikos*. V. 40. № 2. P. 258–266.
140. Hansson L., Henttonen H., 1985. Gradient in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // *Ecologia*. V.67. №3. P. 394–402.
141. Hansson L., Henttonen H., 1989. Rodents, predation and wildlife cycles // *Finish Game Res*. V. 46. P. 26–33.
142. Henttonen H., Tast J., Kaikusalo A., 1984. Ecology of cyclic rodents in northern Finland // *Memoranda Soc. Fauna a. Flora Fennica*. V. 25. P. 61–77.
143. Krebs C.J., 1996. Population cycles revisited // *J. Mammal*. V. 77. №1. P. 8–24.
144. Krebs C.J., 2013. *Population Fluctuations in Rodents*. Univ. Chicago: Chicago Press., 306 p.

145. Kumar S., Stecher G., Tamura K., 2016. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets // *Molecular biology and evolution*. V. 33. №. 7. P. 1870-1874.
146. Leigh J., Bryant D., Steel M., 2015. PopART (Population Analysis with Reticulate Trees) [Электронный ресурс]. Режим доступа <http://popart.otago.ac.nz>.
147. Levins R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // *Bull. Entomol. Soc. Am.* Vol.15. P. 237-240.
148. Librado P., Rozas J., 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics*. Vol. 25. P. 1451–1452.
149. Lidicker W. Z. J., 1973. Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem in community dynamics // *Ecol. Monogr.* V. 43. № 3. P. 271–302.
150. Lidicker W. Z. J., 1978. Regulation of numbers in small mammals populations - historical reflections and a synthesis // *Populations of small mammals under natural conditions - Spec. Publ. Ser. Pymatuning Lab. Ecol. Univ. Pittsburgh.* V. 5. P. 122–141.
151. López-Cortegano E, Pouso R, Labrador A, Pérez-Figueroa A, Fernández J and Caballero A., 2019. Optimal Management of Genetic Diversity in Subdivided Populations // *Frontiers Genetics*. Vol. 10:843. Doi: 10.3389/fgene.2019.00843.
152. Nishino, Tajima, 2005. Effect of population structure on the amount of polymorphism and the fixation probability under overdominant selection // *Genes & Genetic Systems*. Vol. 80 (4). P. 287-295.
153. Ravigné V., Olivieri I., Dieckmann U., 2004. Implications of habitat choice for protected polymorphisms // *Evolutionary Ecology Research*. Vol. 6. P. 125–145.
154. Ross-Ibarra J., Wright SI., Foxe JP., Kawabe A., DeRose-Wilson L. et al., 2008. Patterns of Polymorphism and Demographic History in Natural

- Populations of *Arabidopsis lyrata* // PLoS ONE 3(6): e2411.
doi:10.1371/journal.pone.0002411.
155. Rikalainen K., Grapputo A., Knott K., Koskela E., Mappes T., 2008. A large panel of novel microsatellite markers for the bank vole (*Myodes glareolus*) // Molecular ecology resources. Vol. 8. P. 1164–1168.
156. Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. 1989. Molecular cloning: A Laboratory Manual. Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press. 509 p.
157. Stenseth N.C., 1985. Models of bank vole and wood mouse populations // The ecology of woodland rodents - Symp. Zool. Soc. London. V. 55. P. 339–376.
158. Tajima F., 1989. DNA polymorphism in a subdivided population: the expected number of segregating sites in the two-subpopulation model // Genetics Society of America.
159. Weir B.S., Hill W.G., 2002. Estimating F-statistics // Annu Rev Genet. Vol. 36. P. 721-750.
160. Wright S., 1978. Variability Within and Among Natural Populations. // Evolution and the Genetics of Populations. Chicago: Univ. of Chicago Press. 590 p.
161. Wilson D.E., Reeder D.M., 2005. Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference (3rd ed.) (<http://www.bucknell.edu/msw3/>).

ПРИЛОЖЕНИЕ

Утверждаю:

Главный врач ФБУЗ «Центр
гигиены и эпидемиологии
в Ульяновской области»

Е.Ю. Жукова

2019г.

**АКТ**

от 19.12.2019

Внедрения основных результатов диссертационной работы Хайсаровой Анны Николаевны «Экологические особенности и генетическая характеристика популяций и сообществ мелких млекопитающих в условиях лесостепного Поволжья (на примере Ульяновской области)» в ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Ульяновской области»

Наименование: Экологические особенности и генетическая характеристика популяций и сообществ мелких млекопитающих в условиях лесостепного Поволжья (на примере Ульяновской области).

Область применения: Эпидемиология. Профилактика природно-очаговых инфекций

Ответственный исполнитель: зоолог отделения обеспечения надзора особо опасных инфекций, природно-очаговых инфекций и профилактики туберкулеза Хайсарова А.Н.

Наименование структурного подразделения: отдел обеспечения эпидемиологического надзора

План организационно-технических мероприятий по внедрению выполнен.

Внедрение в работу основных результатов диссертационной работы «Экологические особенности и генетическая характеристика популяций и сообществ мелких млекопитающих в условиях лесостепного Поволжья (на примере Ульяновской области)» позволит: оптимизировать учет численности мелких млекопитающих на территории Ульяновской области. Профилактика природно-очаговых инфекций.

Исполнитель

/ А.Н. Хайсарова/

Зав. отдела обеспечения
эпидемиологического надзора

/Г.В. Салина/

УТВЕРЖДАЮ
Ректор ФГБОУ ВО
«Пензенский государственный университет»



А.Д. Гуляков

09 2020 г.

АКТ

комиссии о реализации основных результатов
диссертационной работы Хайсаровой Анны Николаевны
«Экологические особенности и генетическая структура популяций и сообществ
мелких млекопитающих в условиях лесостепного Поволжья (на примере
Ульяновской области)», представленной
на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Комиссия в составе председателя – проректора по учебной работе Механова В.Б. и членов: декана факультета физико-математических и естественных наук, заведующего кафедрой «Зоология и экология» Титова С.В., профессора кафедры «Зоология и экология» Смирнова Д.Г., составила настоящий акт о том, что результаты диссертационной работы Хайсаровой Анны Николаевны «Экологические особенности и генетическая структура популяций и сообществ мелких млекопитающих в условиях лесостепного Поволжья (на примере Ульяновской области)» в части изучения биологического разнообразия и выявления экологических особенностей популяций мелких млекопитающих и их сообществ, приуроченных к различным лесостепным биотопам, прошли апробацию и используются в учебном процессе кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета при подготовке бакалавров по направлению 06.03.01 Биология (профиль «Биоэкология») по дисциплинам «Зоология», «Экология популяций и сообществ», «Экология животных», «Экологический мониторинг», а также при подготовке магистров по направлению 06.04.01 «Биология» (магистерская программа «Экология») по дисциплинам «Популяционная экология», «Экология сообществ и экосистем», «Молекулярная экология».


Председатель комиссии:
Проректор по учебной работе

 В.Б. Механов

Члены комиссии:
Декан факультета физико-математических
и естественных наук,
зав. кафедрой «Зоология и экология»

 С.В. Титов

Профессор кафедры «Зоология и экология»

 Д.Г. Смирнов