

УДК 599.323.43:[56:574]

ПОЛЕВКИ (ARVICOLINAE, RODENTIA) КАК ОБЪЕКТ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ: КЛАССИФИКАЦИЯ ВИДОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ ПО ЭКОЛОГИЧЕСКИМ ПРЕДПОЧТЕНИЯМ СОВРЕМЕННЫХ ФОРМ

© 2017 г. Е. А. Маркова^{1, *}, Т. В. Струкова¹, А. В. Бородин^{1, 2}

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144, Россия

² Уральский федеральный университет, Екатеринбург 620002, Россия

*e-mail: e.markova@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 27.05.2016 г.

С целью выделения единых критериев для классификации полевок как палеоэкологических маркеров при исследовании динамики природной среды в позднем плейстоцене и голоцене обобщены литературные данные по распространению и экологическим предпочтениям современных представителей Arvicolinae центральной части Северной Евразии. Для каждого из 17 видов Arvicolinae современной фауны рассмотрены: 1) параметры термонейтральной зоны и температурные предпочтения взрослых особей; 2) биотопическая приуроченность (разнообразие абиотических и биотических характеристик станций питания, размножения, расселения и переживания); 3) трофические предпочтения. Показано, что для любого из рассматриваемых видов в пределах современного ареала к наиболее устойчивым и консервативным экологическим предпочтениям могут быть отнесены требования к почвенно-растительным характеристикам станций размножения и (или) переживания, а также трофическая специализация. С учетом факторов, лимитирующих современное распространение и численность рассматриваемых видов, предложена классификация полевок центральной части Северной Евразии по их экологическим предпочтениям. Классификация уточняет параметры, которые могут быть реконструированы на основании видового состава полевок в субфоссильных комплексах мелких млекопитающих во временных рамках существования современных таксонов (поздний плейстоцен – современность). Подход к выделению экологических групп, основанный на учете трофической специализации и характеристик станций размножения и переживания, универсален для всех представителей подсемейства и может служить основой для классификации видов Arvicolinae любого региона Северного полушария.

Ключевые слова: палеоэкология, полевки, экологические предпочтения, биотопическая приуроченность

DOI: 10.7868/S0044513417080104

Полевки (Arvicolinae, Cricetidae, Rodentia) – подсемейство грызунов, адаптивная радиация которого происходила на протяжении четвертичного периода на фоне становления современных экосистем Северного полушария. Ввиду быстрой эволюции, богатой ископаемой летописи и широкого географического распространения полевки представляют собой традиционный объект биостратиграфических и биохронологических исследований (Агаджанян, 1979; Вангенгейм и др., 2001; Тесаков, 2004; Maul, Markova, 2007). Наличие видов с определенной экологической спецификой позволяет использовать представителей подсемейства в качестве палеосредовых и палеоэкологических маркеров, несущих информацию разного уровня – от основных типов растительности на региональном и континентальном уровне до ло-

кальных биотопических характеристик (Громов, Поляков, 1977; Агаджанян, 1979; Малеева, 1989; Смирнов, 1990; 2001; Бородин, 1992; 2012; Kolf-schoten, 1995; Эволюция экосистем..., 2008). В то же время, несмотря на уже ставшее традиционным использование полевок при проведении палеоэкологических реконструкций, в настоящее время отсутствуют единые критерии для классификации видов современной фауны по их экологическим предпочтениям. Результаты исследований современных фаунистических комплексов свидетельствуют о том, что одни и те же виды могут входить в состав сообществ разных типов (например, Громов, Поляков, 1977). При этом биотопическая приуроченность вида может меняться в соответствии с принципом смены станций в разных природных зонах (например, Малеева, 1983).

В пределах одной популяции спектр используемых видов местообитаний также непостоянен, и может меняться в связи с циклическими изменениями популяционной численности и плотности (например, Sokolova et al., 2014), а также в зависимости от погодных условий разных лет или сезонов (например, Литвинов, Панов, 1998). Сложность выделения наиболее существенных средовых параметров, определяющих присутствие и численность вида в какой-либо точке географического пространства, обуславливает необходимость критического отношения к формализации видовых экологических предпочтений. Это становится особенно важным при экстраполяции экологических требований современных видов на особенности существования конспецифичных вымерших форм.

Современные таксоны Arvicolinae могут быть использованы для решения палеоэкологических задач во временных рамках от позднего плейстоцена до современности (последние 126 тыс. лет). На протяжении позднего плейстоцена и голоцена в мировой фауне подсемейства представлены практически все современные виды. Реконструкция природной среды этого времени, как периода становления современных экосистем, относится к задачам исторической экологии (Савинецкий и др., 2005; Smirnov, 2006).

Цель работы – на примере полевок современной фауны центральной части Северной Евразии (включая виды, представленные на данной территории в позднем плейстоцене и голоцене) определить экологические характеристики, устойчиво проявляющиеся на протяжении современных видовых ареалов, и классифицировать виды по наиболее устойчивым экологическим предпочтениям.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на примере представителей подсемейства Arvicolinae центральной части Северной Евразии, в частности Урала. Этот регион является биогеографическим перекрестком, где встречаются виды Европейского и Азиатского секторов Палеарктики (Borodin et al., 2013). В анализ включены следующие представители подсемейства: *Ellobius talpinus* (Pall. 1770), *Clethrionomys rufocanus* (Sundev. 1846), *Clethrionomys glareolus* (Schreb. 1780), *Clethrionomys rutilus* (Pall. 1779), *Lagurus lagurus* (Pall. 1773), *Eolagurus luteus* (Eversmann 1840), *Myopus schisticolor* (Lill. 1844), *Lemmus sibiricus* (Kerr 1792), *Dicrostonyx torquatus* (Pall. 1778), *Ondatra zibethicus* (L. 1766), *Arvicola terrestris* (L. 1758), *Microtus oeconomus* (Pall. 1776), *M. middendorffi* (Poljak. 1881), *M. gregalis* (Pall. 1779), *M. agrestis* (L. 1761), *M. arvalis* (Pall. 1778), *M. rossiaemeridionalis* (Ognev 1924). Эти виды (кроме ондатры, интродуцированной в 20 веке, и восточноевропейской полевки, присутствие которой в позд-

нечетвертичных фаунах региона на данный момент требует уточнения) представлены в фауне центральной части Северной Евразии, по крайней мере, с позднего плейстоцена (Бородин, 2012). Включение ондатры в классификацию экологических предпочтений полевок региона исследований необходимо в связи с возможностью обнаружения субфоссильных остатков этого интродуцированного вида в поверхностных отложениях местонахождений четвертичных фаун мелких млекопитающих.

Работа представляет собой критический синтез подходов к классификации экологических характеристик полевок, используемых в палеоэкологии и исторической экологии (например, Jánossy, Kordos, 1976; Громов, Поляков, 1977; Галкина, 1980; Semken, 1980; Малеева, 1983; 1989; Смирнов, 1990; Бородин, 1992; 2012; Kolfshoten, 1995; Дупал, 2005 и др.). Из многообразия формулировок экологических требований, используемых в палеоэкологических работах, для каждого из рассматриваемых видов отбирали только те, которые соответствовали предпочтениям, устойчиво проявляющимся в возможно большем разнообразии условий обитания вида на протяжении современной области распространения. Для видов, имеющих спорное положение в существующих классификациях, предлагали формулировки экологических предпочтений, основанные исключительно на неонтологических данных.

Для характеристики температурных предпочтений современных видов использовали параметры термонейтральной зоны и значения критических высоких температур для взрослых особей (Башенина, 1960; 1977; Aalto et al., 1993; McDevitt, Speakman, 1994; Peterson, Wunder, 1997; Wang, Wang, 2000; Сафронов, 2009 и др.), а также интервалы предпочитаемых температур (например, Калабухов, 1970). Из-за отсутствия доступной информации о температурных предпочтениях для некоторых видов использовали данные по наиболее экологически близким представителям того же рода (табл. 1).

Биотопические характеристики и трофические предпочтения рассматривали на основании литературных данных (Исмагилов, Бекенов, 1969; Кривошеев, 1963; Калабухов, 1970; Faber, Ma, 1986; Batzli, Lesieutre, 1991; Пантелеев, 2001; Соколова, 2004; Цветкова и др., 2005; Eskelinen, 2004; и др.). Учитывали разнообразие и биотопическую приуроченность стадий питания, размножения, расселения и переживания в масштабах ареалов. Для широко распространенных полизонных видов включение особенностей местообитания в классификацию считали обоснованным в тех случаях, когда связь с каким-либо типом почвенно-растительных условий могла быть прослежена не только на локальном уровне, но и

Таблица 1. Температурные предпочтения полевков

Вид	Значения температуры среды (°C)	Источник
<i>Ellobius talpinus</i>	ТН 26	Moshkin et al., 2001
<i>Eolagurus luteus</i>	ТН 23–27, П 17.9–37, в среднем 24–26	Калабухов, 1970
<i>Lagurus lagurus</i>	КВ 27–35, в среднем 30; ТН 20–30 [1]; П 22.9–30.8, в среднем 27.2–28.0 [2]; П 14.6–42.5, в среднем 27.0–28.9 [3]	1 – Башенина, 1960; 2 – Ливчак, 1960; 3 – Калабухов, 1970
<i>Microtus gregalis</i>	П 15.2–38.1, в среднем 23.6–26.0 [1]; П 24–27 [2]	1 – Ливчак, 1960; 2 – Сафронов, 2009
<i>Microtus arvalis</i> s. l.	ТН 20–30, КВ 27–33 (в среднем 30)	Башенина, 1960
<i>Microtus agrestis</i>	КВ 32 [1]; ТН до 25 [2]–30.9 [3]	1 – Gebczynski, 1989; 2 – McDevitt, Speakman, 1994; 3 – Слоним, 1961
<i>Microtus middendorffi</i>	П 12.2–22.6, в среднем 16.6	Ливчак, 1960
<i>Arvicola terrestris</i>	ТН до 28–30 [1]; П 26–28.1 [2]	1 – Vincent, 1974; 2 – Пантелеев, 2001
<i>Microtus oeconomus</i>	ТН, Якутия: 20–24 в мае и 17–20 в декабре [1], Тибет 28–32.5 [2]	1 – Сафронов, 2009; 2 – Wang, Wang, 2000
Род <i>Dicrostonyx</i> (<i>D. groenlandicus</i>)	ТН 15–20 [1], 21–23 [2]	1 – Peterson, Wunder, 1997; 2 – Powell et al., 2002
<i>Lemmus sibiricus</i>	П <i>L. sibiricus</i> 12.9–19.0 [1]; КВ <i>L. lemmus</i> 28 [2]	1 – Ливчак, 1960; 2 – Hissa, 1970
<i>Myopus schisticolor</i>	ТН 20–24	Saarela, Hissa, 1993
<i>Clethrionomys glareolus</i>	П 18–23 [2]; ТН до 32.3 [2], 25–30 [1]	1 – Aalto, 1993; 2 – Слоним, 1961
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	ТН 15–25 [1]; П 22–23 [2]	1 – Сафронов, 2009; 2 – Kusumoto, Saitoh, 2007
<i>Clethrionomys rutilus</i>	ТН 15–25	Сафронов, 2009

Примечания. Указаны положительные термонейтральные (ТН), предпочитаемые (П) либо критически высокие (КВ) значения температур среды для взрослых особей вида. Для значений, установленных по нескольким источникам, в квадратных скобках указаны номера источников.

на протяжении ареала с учетом охвата различных природных зон. Включение трофических особенностей вида в классификацию считали обоснованным, когда в литературе имелись данные о том, что какая-либо группа растений являлась не только основным пищевым объектом, но и фактором, определяющим распространение вида и (или) его выживание в течение какого-либо сезона. Приуроченность местообитаний к локальным особенностям рельефа земной поверхности учитывали в тех случаях, когда такая связь отмечена в литературе как необходимое условие длительного существования вида в определенной местности или необходимое условие для устройства нор. Для классификации форм рельефа по высоте использовали традиционную терминологию (Геологический словарь, 1978).

Современные ареалы полевков рассматривали по литературным данным (Shenbrot, Krasnov, 2005).

В работе использованы традиционные представления о систематике подсемейства (например, Павлинов, 2003) с незначительными изменениями. Так, в качестве валидного названия для лесных полевков мы используем *Clethrionomys Tilsius* 1850 (вместо *Myodes* Pallas 1811) в соответствии

с таксономическими интерпретациями Тесакова с соавторами (Tesakov et al., 2010). Северосибирскую полевку *M. hyperboreus* мы считаем консpezifичной полевке Миддендорфа. Ввиду существенной экологической близости, в данной работе виды-двойники из группы “arvalis” рассмотрены совместно и обозначаются как *M. arvalis* s. l.

В настоящее время систематика полевков является предметом широких дискуссий в связи с тем, что накоплен массив молекулярно-генетических данных и некоторым подвидам присвоен родовой статус (например, Павлинов, Лисовский, 2012). Однако, учитывая отсутствие единой устоявшейся точки зрения на систематическое положение некоторых представителей подсемейства, мы считаем целесообразным использование традиционной номенклатуры в данной работе.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полевки как индикаторы температуры

Идея реконструкции температурных условий среды прошлого на основании видового состава ископаемых комплексов полевков была предложена венгерскими исследователями (Kretzoi, 1957;

Jánossy, Kordos, 1976; Kordos, 1977). Так называемый метод “термометра по полевкам” (vole thermometer method) подразумевал использование оптимальных температур современных модельных видов полевок для реконструкции средних температур наиболее теплого месяца в пределах областей распространения тех же самых видов в позднем плейстоцене и голоцене. В качестве “оптимальных” рассматривались усредненные по ареалу значения температур для наиболее широко распространенных евразийских полевок (Jánossy, Kordos, 1976). Однако на практике для одной и той же территории данные температурных реконструкций на основании видового состава комплексов полевок могут противоречить данным аналогичных реконструкций по другим биотическим маркерам, например, моллюскам и растительности (Magyari, 2002). Причины подобных несоответствий, на наш взгляд, могут состоять не только в тафономических особенностях и локальных биотопических различиях (Magyari, 2002), но и в недостаточной обоснованности оценок температурных предпочтений рассматриваемых видов.

Анализ данных по параметрам термонеutralной зоны полевок центральной части Северной Евразии (табл. 1) указывает на несоответствие температурных предпочтений, используемых в рамках метода “термометра по полевкам”, реально наблюдаемым в экспериментах по теплообмену. Межвидовые различия проявляются не столько в абсолютных значениях термонеutralных температур, сколько в их амплитуде. Так, для взрослых особей большинства рассматриваемых видов верхний предел термонеutralной зоны не превышает +27...+30°C. Даже у видов, приуроченных в настоящее время к южным широтам, например, *L. lagurus*, при этих температурах происходят изменения параметров теплообмена и возможен летальный исход (Башенина, 1960).

В то же время, для параметров термонеutralной зоны характерна географическая и сезонная изменчивость. Например, для полевки-экономки на Тибете термонеutralными температурами считают +28...+32°C (Wang, Wang, 2000), в Якутии эти показатели ниже: +20...+24°C в мае и +17...+20°C в декабре (Сафронов, 2009). Таким образом, с учетом вариабельности границ термонеutralной зоны (как по сезонам, так и в пределах ареалов) и эффективности механизмов терморегуляции у полевок, параметры термонеutralной зоны не могут быть использованы в качестве видоспецифичных маркеров средовой температуры.

Сопоставление температурных предпочтений, рассчитываемых на основании современных областей распространения (Jánossy, Kordos, 1976), с данными по теплообмену (табл. 1) позволяет сде-

лать вывод о том, что для видов, обитающих в современных тундрах, значения предпочитаемых температур существенно занижены в тех случаях, когда такие температуры рассчитываются на основании усреднения температур в современной области распространения. Параметры термонеutralной зоны для копытного лемминга, типичного обитателя арктических широт, сопоставимы с таковыми для лесных полевок рода *Clethrionomys*, обитателей умеренной зоны (табл. 1). Это объясняется тем, что особенности биологии этих представителей подсемейства обеспечивают относительную независимость от макроклимата за счет возможности существования в специфических микроклиматических условиях. Кроме того, даже для такого вида, как копытный лемминг, интерпретируемого как вид с низкими оптимальными температурами в рамках метода “термометра по полевкам”, в современных тундрах характерно увеличение численности с повышением средних температур июля и августа (Шелфорд, 1943 цит. по: Чернявский, Ткачев, 1982). Это подтверждает, что для копытных леммингов (как и других видов, обитающих в современных тундрах) температуры ниже +15°C не являются предпочитаемыми.

Таким образом, параметры термонеutralной зоны всех полевок центральной части Северной Евразии перекрываются в интервале +19°...+26°C. Рассматриваемые виды имеют достаточно высокий потенциал к изменению параметров термонеutralной зоны в зависимости от внешних условий, что не позволяет реконструировать температурные характеристики среды на основании данных по видовому составу или соотношению видов полевок.

Полевки как индикаторы режима влажности местообитаний

В основе реконструкции параметров влажности среды на основании видового состава и структуры фауны полевок традиционно лежит оценка доли видов, связанных с увлажненными интразональными местообитаниями (*A. terrestris*, *O. zibeticus*, *M. oeconomus*) либо с аридными условиями, близким к современным степным (*E. luteis*, *L. lagurus*, *E. talpinus*) (например, Jánossy, Kordos, 1976; Громов, Поляков, 1977).

На основании литературных данных по биотической приуроченности виды полевок центральной части Северной Евразии подразделяются на три традиционно выделяемые группы: гидрофильные, мезофильные и ксерофильные виды. Границы между гидро- и мезофилами условны, как и границы между ксеро- и мезофилами. Однако между гидрофилами и ксерофилами различия очень четкие. Для мезофильных видов, таких как *M. arvalis* s. l., известно, что сочетание параметров

температуры и влажности является решающим фактором и определяет пространственное распределение местообитаний — от возвышенных сухих на севере до низинных влажных на юге (Башенина, 1962). Различная степень связи с увлажненностью местообитаний в разные сезоны либо в разных регионах характерна также для водяной полевки (Пантелеев, 2001).

Связь с влажностными характеристиками местообитания для полевок более отчетлива, чем с температурными условиями среды, однако эта связь не прямая, а опосредована наличием определенных почвенно-растительных условий, формирующихся при соответствующем уровне увлажнения. Поэтому корректнее говорить о полевках не как о гигро-, мезо- и ксерофильных видах, а как о видах-обитателях соответствующих гигро-, мезо- и ксерофитных растительных сообществ.

С режимом влажности местообитаний связаны также особенности химического состава почв, в частности кислотно-щелочной баланс, определяющий особенности фитоценозов. Сведениями о работах по изучению влияния химического состава почвенного горизонта на полевок мы не располагаем, однако для некоторых видов можно установить степень толерантности к изменению кислотно-щелочного баланса почв на основании возможности их выживания в условиях солончаков либо оксилофитных фитоценозов болот. Так, полевка-экономка с точки зрения кислотно-щелочного баланса используемых фитоценозов может рассматриваться как эврибионтный вид, обитающий на соленых болотах Южной Словакии (Тигчек, 1976) и в оксилофитных сообществах болот севера Евразии. Распространение вида и в том, и в другом случае определяется достаточной влажностью местообитания и поедаемых кормов.

Важная роль полыней — представителей гликогалофитной флоры, устойчивой к повышенной солености почвы, — отмечена в диете современной желтой пеструшки наряду с возможностью обитания данного вида на солонцах в полынно-соляноквых биотопах (Исмагилов, Бекенов, 1969).

Полевки как индикаторы ландшафтно-биотопических характеристик среды

Традиционно в палеоэкологии экологические группы грызунов выделяют по принадлежности к фаунистическим комплексам с учетом сведений о биотопической приуроченности современных видов и зонального положения их ареалов (Громов, Поляков, 1977; Агаджанян, 1979; Малеева, 1983; 1989). В частности, по типу предпочитаемых биотопов выделяют три группы: обитатели открытых пространств, приречных (интразональных) биотопов и лесных местообитаний, в пределах которых рассматривают биотопические и

подзональные группировки (см. обзор и классификацию Малеевой (1983)). Состав группы видов приречных (интразональных) биотопов определен разными исследователями более или менее однозначно — в нее входят виды с ярко выраженной привязанностью к сырым и прибрежным биотопам пресных водоемов — *O. zibethicus*, *A. terrestris*, *M. oeconomus* (Громов, Поляков, 1977). В отношении групп, выделяемых с учетом ландшафтно-зональных характеристик, существуют достаточно серьезные несовпадения в имеющихся классификациях. Одной из причин таких несовпадений является недоучет принципа смены стадий, когда один и тот же вид в разных ландшафтных зонах занимает различные типы биотопов (более подробно см.: Малеева, 1989).

Обобщив подходы к классификации экологических характеристик полевок, используемые в палеоэкологии (например, Громов, Поляков, 1977; Semken, 1980; Малеева, 1989; Бородин, 1992; 2012; Kolfshoten, 1995; Смирнов, 2001), и данные по экологии современных форм, мы предложили выделение групп, основанное на почвенно-растительных характеристиках местообитаний. Из многообразия местообитаний вида наиболее консервативными в масштабах ареалов оказались параметры стадий размножения и переживания. Именно они являются местами концентрации животных на фазах низкой численности и определяют выживаемость вида при неблагоприятных условиях. Отсутствие определенных типов биотопов упоминается в качестве лимитирующего фактора для так называемой группы интразональных видов (ондатра, водяная полевка, полевка-экономка), которые традиционно рассматриваются как виды околородных биотопов с гидро- и гигрофитной растительностью (например, Vincent, 1974; Пантелеев, 2001). Для копытных леммингов в качестве фактора, определяющего летнее распространение представителей рода, указываются ксерофитные кустарничковые биотопы (Rodgers, Lewis, 1986), для желтой пеструшки — ксерофитные полынные либо полынно-соляноквые ассоциации (Исмагилов, Бекенов, 1969), для полевок рода *Clethrionomys* — мезофитные лесные и кустарничковые биотопы (Бородин, 1992). В качестве лимитирующего фактора для полевок рода *Clethrionomys* указывается не отсутствие деревьев или кустарников, а недостаток естественных убежищ (Европейская рыжая полевка, 1981), однако численность видов рода в значительной мере связана с урожайностью плодов и семян древесно-кустарниковых пород.

Другой важной характеристикой среды, определяющей пространственно-биотопическое распределение полевок, является характер рельефа. Элементы мезо- и микрорельефа (перепад высот до 100 и 10 м соответственно) обуславливают пространственное размещение пригодных местооби-

таний, а нанорельеф (перепад высот до 1 м) обеспечивает их защитные свойства (кочки, ямки, каменистые россыпи и т.п.).

Практически все виды полевков в разные сезоны либо при разных погодных и других условиях могут менять участки обитания на элементах микрорельефа (весенние участки располагаются на склонах южной экспозиции, зимние участки — в низинах либо на возвышенных участках и т.д.). Для большинства видов связь с особенностями микрорельефа отмечается как приспособление к локальным условиям, но не может рассматриваться как экологическое предпочтение. Для трех видов — водяной полевки (Пантелеев, 2001), полевки Миддендорфа (Кривошеев, 1963) и желтой пеструшки (Исмагилов, Бекенов, 1969) — мозаичность ландшафта с формированием различных по увлажненности условий на элементах мезо- и микрорельефа отмечается как необходимое условие длительного существования популяции на одной и той же территории, по крайней мере, на значительной части ареала.

Связь вида со степенью выраженности нанорельефа может проявляться в отношении устройства гнезд. У некоторых представителей Arvicolinae такая связь устойчиво проявляется на различных участках ареала. На основании требований к условиям норения все рассматриваемые виды полевков могут быть разделены на три группы: 1) устраивают сложные норы непосредственно в грунте, характер размещения нор в пространстве косвенно связан с особенностями микро- и мезорельефа (*E. talpinus*; *M. arvalis* s. l., *M. gregalis*, *L. lagurus*, *E. luteus*); 2) устраивают несложные норы и гнезда в естественных убежищах — в элементах нанорельефа, в том числе сформированного корневой системой древесных растений (все лесные полевки), между камнями (красно-серая полевка и лесной лемминг), преимущественно в дерновине или напочвенном покрове (темная полевка); 3) устраивают разнообразные норы и гнезда — от подземных, до наружных — в зависимости от сезона или локальных условий (*O. zibethicus*, *A. terrestris*, *M. oeconomus*, *M. middendorffi*, *Dicrostonyx*, *Lemmus*).

Для первой группы в качестве факторов, определяющих возможность устройства нор, можно рассматривать наличие открытых местообитаний, хорошо дренируемых в летнее время и не подверженных промерзанию зимой. Мягкость грунта является необходимым условием только для летних стадий обыкновенной полевки и ее вида-двойника — восточноевропейской полевки. Для видов второй группы возможность устройства нор определяется наличием естественного нанорельефа поверхности (лесные полевки) либо специфическими почвенно-растительными условиями — наличием сформированной дерновины

(темная полевка) либо мха (лесной лемминг). Виды третьей группы наиболее лабильны в отношении устройства гнезд и не имеют однозначных предпочтений в отношении условий норения.

Трофическая специализация

Полевки являются высокоспециализированными зеленоядными формами, приспособленными к питанию клетчатковыми кормами (Громов, Поляков, 1977; Agadjanian, 1996) и практически для всех из них характерна высокая, как правило, преобладающая, доля злаков и разнотравья в рационе. Однако среди них есть виды с отчетливо выраженными трофическими особенностями, которые могут быть использованы для реконструкции соответствующих параметров местообитания.

Так, представители родов *Lemmus* и *Myopus* могут служить индикаторами наличия мохового покрова (Чернявский, Ткачев, 1982; Hissa, 1970). Копытные лемминги специализируются на кустарничках: это характерно для всех видов рода, включая *D. torquatus*, *D. groenlandicus* и *D. hudsonius*, в рационе которых в любой части ареалов преобладают ивовые и вересковые, а с учетом региональной и локальной специфики также дриады, березы (Чернявский, Ткачев, 1982; Rodgers, Lewis, 1986; Naughton, 2012). Важность полыней в диете *E. luteus* (Исмагилов, Бекенов, 1969; Дупал, 2005) позволяет связать этот вид с наличием ксерофитных ассоциаций с участием рода *Artemisia*. Для *E. talpinus* характерно приспособление к питанию подземными частями растений, причем недостаток подземной фитомассы травянистых растений может рассматриваться как лимитирующий фактор. Повышение разнообразия диеты за счет белковой пищи (в первую очередь за счет плодов и семян, а также животного корма) характерно для лесных полевков, причем численность представителей этого рода практически повсеместно определяется урожайностью древесно-кустарниковых пород (Огнев, 1950; Европейская рыжая полевка, 1981). Среди трофических предпочтений ондатры, водяной полевки и полевки-экономки указываются сочные корма (определенный видовой состав поедаемых растений и преобладание в рационе нехлорофиллоносных частей растений). Остальные виды — типичные специализированные травоядные формы, в рацион которых входят преимущественно разнотравье и злаки.

Фенотипически выраженные адаптации как показатель экологических предпочтений вида

Формирование фенотипически выраженных видоспецифических адаптаций к определенному образу жизни у млекопитающих, как правило, яв-

ляется результатом длительной эволюции. Этот процесс протекает во временных промежутках, выходящих за рамки рассматриваемых исторической экологией. Однако наличие экологически детерминированных фенотипических адаптаций, вне зависимости от времени их появления, возможно, позволит определить экологические предпочтения вида и степень их эволюционной закрепленности.

Адаптивная радиация хомякообразных в целом и полевок в частности, имевшая место с конца миоцена-начала плиоцена, была связана с освоением напочвенного покрова экосистем и высокопродуктивных травянистых сообществ. Это нашло отражение, с одной стороны, в строении тела и конечностей, а с другой — в особенностях зубной системы и пищеварительного тракта.

В отличие от других грызунов (например, тушканчиков или сонь, которые с миоцена населяют, соответственно, пустынные ландшафты и широколиственные леса (Агаджанян, 1979) и обладают явными адаптациями в строении тела и конечностей), полевки способны ограничиваться относительно небольшими пространствами наземного яруса. Будучи представлены преимущественно одним адаптивным типом — наземным, некоторые виды приобрели отдельные черты типичных землероев (слепушонка) или плавающих форм (ондатра, водяная полевка и в меньшей степени полевка-экономка (Громов, Поляков, 1977)). Специализация рассматриваемых представителей полевоцых к водному образу жизни прослеживается в основном в строении мягких тканей, в типичном случае не сохраняющихся в ископаемом состоянии. Особенности, связанные с приспособлением к подземному образу жизни, проявляются более отчетливо и могут быть прослежены, например, по особенностям конфигурации черепа и резцов, связанным с функцией рытья.

Интересная адаптация к сезонности у копытных леммингов — наличие зимних когтей, позволяющих эффективно разрывать снег. Среди представителей рода есть островные формы с неясным таксономическим статусом — *D. groenlandicus unalascensis* и *D. g. stevensoni* (MacDonald, Cook, 2009), которые обитают в условиях океанического климата и не имеют таких когтей. Поэтому можно предположить, что данная адаптация могла сформироваться относительно недавно и не обязательно имела место у предков современных копытных леммингов.

Приспособление зубной системы полевоцых к питанию кормами с высоким содержанием клетчатки наиболее отчетливо выражается в строении щечных зубов. Рассматриваемые виды могут быть разделены на три группы: мезодонтные (с низкой коронкой и корнями), гипсодонтные (с высокой коронкой и корнями) и гипселодонтные

(с постоянно растущей коронкой, без корней). Различия пищевых предпочтений у этих групп весьма существенны и указывают на характер и степень трофической специализации. В то же время, в тех случаях, когда общность трофической специализации унаследована от предковых форм, современные виды и даже роды могут сохранять близкое сходство одонтологических признаков. Так, настоящие и лесные лемминги имеют строение зубной системы, отражающее приспособленность к питанию мхами (Абрамсон, 1989). Чрезвычайное сходство строения зубов *Lemmus* и *Myopus* можно рассматривать как косвенное свидетельство близости их трофических предпочтений. Результаты изучения состава кормов современных леммингов подтверждают важность зеленых мхов в диете современных представителей двух родов (Rogers, Lewis, 1986; Eskelinen, 2004), а также указывают на сходство таксономического состава предпочитаемых мхов и преобладание *Dicranum* sp. и *Polytrichum* sp. в диете как лесных, так и настоящих леммингов (Rogers, Lewis, 1986; Eskelinen, 2004; Soininen et al., 2013). Сходство требований к температурным и влажностным параметрам среды у лесных и настоящих леммингов наряду со сходством трофических предпочтений указывают на необходимость объединения *Lemmus* и *Myopus* в группу видов-индикаторов мохового покрова без привязки к лесному либо тундровому биому.

Классификация полевок центральной части Северной Евразии по экологическим предпочтениям современных представителей

На основании анализа экологических предпочтений, устойчиво проявляющихся у рассматриваемых видов в пределах современных ареалов, и в результате обобщения факторов, лимитирующих их распространение и численность, предложена классификация полевок центральной части Северной Евразии по их экологическим предпочтениям. Охарактеризованы типы биотопов, существование которых может быть установлено на основании обнаружения того или иного вида в составе субфоссильных комплексов мелких млекопитающих (табл. 2).

Классификация представителей подсемейства Arvicolinae центральной части Северной Евразии включает:

1. Виды травянистых сообществ.

1.1. Виды травянистых ксерофитных сообществ.

1.1.1. С развитой подземной фитомассой и достаточно мощным почвенным слоем — *E. talpinus*.

1.1.2. С развитой надземной фитомассой.

Таблица 2. Факторы, лимитирующие распространение и численность полевков центральной части Северной Евразии, и характеристика типа реконструируемых биотопов для использования расматриваемых видов в качестве палеоэкологических маркеров

Вид	Фактор				Тип реконструируемых биотопов
	пищевые ресурсы*	защитные условия почвенно-растительного покрова для устройства гнездовых убежищ*	влажность (кислотно-солевой баланс)**		
1	2	3	4	5	
<i>Ellobius talpinus</i>	Запасы подземной фитомассы травянистых сообществ	Мощный почвенный слой, не менее 30 см	К КМ МК	Ксерофитные и мезоксерофитные травянистые сообщества с достаточной подземной фитомассой на участках с мощным почвенным слоем	
<i>Eolagurus luteus</i>	Запасы надземной фитомассы полевых и полевых сообществ		К КМ (Г)	Ксеро- и ксеромезофитные травянистые сообщества с участием полей, возможность существовать в галофитных сообществах	
<i>Lagurus lagurus</i>		Рыхлый грунт и (или) нанорельеф почвенного горизонта	К КМ	Ксеро- и ксеромезофитные травянистые сообщества с участием злаков	
<i>Microtus gregalis</i>			КМ МК М	Широкий спектр местообитаний – от ксеро- до мезофитных травянистых сообществ, преимущественно разнотравно-злаковых	
<i>M. arvalis s.l.</i>	Запасы надземной фитомассы разнотравных и злаковых сообществ		М	Мезофитные травянистые сообщества, в том числе травяные фитоценозы, формирующиеся на ранних стадиях сукцессии экосистем	
<i>M. agrestis</i>		Развитый напочвенный покров (ненарушенная дерновина, валежник и т.п.)	М	Мезофитные растительные сообщества: травяные ценозы с развитой дерновиной и (или) лесные ценозы с достаточной площадью открытых пространств	
<i>M. middendorffi</i>	Запасы надземной фитомассы травянистых и травяно-кустарничковых сообществ, без облигатной связи с последними	Лабильность требований к защитным условиям	М МГ Г (О)	Гигро-, мезогигро-, мезофитные травянистые сообщества, в том числе оксилофитные	

Таблица 2. Окончание

Вид	Фактор			Тип реконструируемых биогеопов
	пищевые ресурсы*	защитные условия почвенно-растительного покрова для устройства гнездовых убежищ*	влажность (кислотнo-солевой баланс)**	
1	2	3	4	5
<i>Ondatra zibethicus</i>	Запасы надземной и подземной фитомассы околводных травянистых сообществ	Не являются лимитирующим фактором	ГМ Г Гд	Гидро-, гигро- и гигромезофитные травянистые сообщества
<i>Arvicola terrestris</i>	Запасы надземной и подземной фитомассы травянистых и травяно-кустарниковых сообществ	Лабильность требований к защитным условиям	Гд Г МГ М	Гидро-, гигро-, мезогигрофитные травянистые сообщества, возможно расселение в мезофитные сообщества с развитой подземной фитомассой
<i>M. oeconomus</i>	Запасы надземной фитомассы травянистых сообществ	Рыхлый грунт, нанорельеф почвенного горизонта и (или) защитные свойства напочвенного покрова	Г ГМ (Га, О)	Гигро-, мезогигро- травянистые сообщества, достаточный запас сочной растительности, при наличии которого вид может существовать как в галофитных, так и в оксилофитных местообитаниях
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	Запасы надземной фитомассы травяно-кустарниковых сообществ	Лабильность требований к защитным условиям	К МК (О)	Ксеро- и мезоксерофитные травяно-кустарничковые сообщества, в том числе оксилофитные
<i>Lemmus sibiricus, Myopus schisticolor</i>	Запасы фитомассы мхов		МГ ГМ Г	Местообитания с развитым моховым покровом, от мезогигрофитных до гигрофитных
<i>Clethrionomys glareolus</i>		Нанорельеф, сформированный корневой системой древесно-кустарниковых пород, каменистыми россыпями и др.	М	Мезофитные ценозы с участием плодоносящих древесно-кустарничковых и кустарничковых видов, с выраженными защитными свойствами нанорельефа биогенного либо абиогенного происхождения
<i>C. rufocanus</i>	Семена и плоды древесно-кустарниковых и кустарничковых видов		М МК	
<i>C. rutilus</i>			М МГ	

Примечания. Классификация стадий размножения и/или переживания по влажности, а также кислотно-солевой баланс: К – ксерофиты, КМ и МК – ксеромезо- и мезоксерофиты, М – мезофиты, МГ и ГМ – мезогигро- и гигромезофиты, Г – гигрофиты, Гд – гиетрофиты, О – оксилофиты, Га – галофиты.

* Лимитирующим является дефицит фактора; ** лимитирующими являются отклонения в сторону минимума и максимума от предпочтительных значений фактора.

1.1.2.1 Травянистые сообщества с развитой наземной фитомассой, с участием полыней — *E. luteus*.

1.1.2.2 Травянистые сообщества с развитой наземной фитомассой, с высокой долей злаков — *L. lagurus*.

1.2. Виды ксеро-мезофитных травянистых сообществ — *M. gregalis* (может выступать как эвритопный вид неувлажненных местообитаний при условии доступности широкого разнообразия местообитаний от ксеро- до мезофитных).

1.3. Виды мезофитных травянистых сообществ.

1.3.1 Виды травянистых сообществ ранних сукцессионных стадий — *M. arvalis*, *M. rossiaemeridionalis*.

1.3.2. Виды травянистых сообществ поздних сукцессионных стадий с достаточной задернованностью поверхности либо лесных сообществ ранних сукцессионных стадий — *M. agrestis*.

1.4. Виды мезо-гигрофитных травянистых сообществ — *M. middendorffi* (может выступать как эвритопный вид в условиях доступности широкого разнообразия местообитаний от гигро- до мезофитных).

1.5. Виды увлажненных травянистых сообществ.

1.5.1. Стенотопные виды гидро- и гигрофитных травянистых сообществ вблизи водоемов — *O. zibethicus*.

1.5.2. Виды с возможной сменой стадий от гидро- и гигрофитных до мезофитных — *A. terrestris*.

1.5.3. Эвритопные виды незасушливых травянистых сообществ с обязательной высокой долей сочных кормов — *M. oeconotus*.

2. Виды травяно-кустарничковых сообществ (ксерофитных и ксероморфных оксилофитных) — *D. torquatus*.

3. Виды растительных сообществ с развитым моховым покровом — *L. sibiricus*, *M. schisticolor*.

4. Виды растительных сообществ с участием древесных и (или) кустарниковых пород, с выраженными защитными свойствами нанорельефа биогенного либо абиогенного происхождения.

4.1. Виды мезофитных сообществ — *C. glareolus*.

4.2. Виды мезофитных и мезоксерофитных сообществ — *C. rufocanus*.

4.3. Виды мезофитных и мезогигрофитных сообществ — *C. rutilus*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют о том, что для полевок центральной части Северной Евразии характерно перекрывание значений термонейтральных температур в интервале

+19°...+26°С. Рассматриваемые виды имеют достаточно высокий потенциал к изменению параметров термонейтральной зоны в зависимости от внешних условий, что не позволяет реконструировать (прямо или косвенно) температурные характеристики среды на основании данных по видовому составу или соотношению видов полевок в субфоссильных комплексах мелких млекопитающих и делает невозможным вычисление абсолютных значений температурных показателей среды прошлого. Среди абиотических факторов наиболее надежно могут быть реконструированы параметры влажности среды на основании влажностного режима фитоценоза. В частности, обоснованным представляется выделение групп видов гигрофитных, мезогигрофитных, мезофитных, мезоксерофитных и ксерофитных местообитаний. Для изучения сочетанного влияния факторов увлажненности местообитания и кислотно-щелочного баланса почвенного горизонта на распределение полевок необходимы дальнейшие исследования.

Анализ факторов, лимитирующих распространение и численность полевок, показал, что представители подсемейства Arvicolinae как элемент териокомплексов мелких млекопитающих могут быть использованы напрямую для реконструкции почвенно-растительных условий наземных экосистем и емкости пригодных для них биотопов в соответствии с предложенной выше классификацией.

На основании жизненных форм сосудистых растений и мхов, определяющих тип используемого полевыми фитоценоза (травы, кустарнички, древесно-кустарниковые формы, наземные мхи), выделены 4 экологические группы. В пределах каждой из групп могут быть выделены подгруппы по режиму влажности фитоценоза. По нашему мнению, такой подход к выделению экологических групп является универсальным для представителей подсемейства и может быть основой для расширения классификации с включением видов из сопредельных регионов либо для классификации региональных фаун географически удаленных территорий.

Дифференциация видов внутри подгрупп является дополнительной. Наличие литературных данных об устойчивых экологических различиях позволило в ряде случаев использовать уточняющие критерии для дифференциации экологических предпочтений некоторых видов внутри подгрупп. В качестве одного из дополнительных уточняющих критериев использованы данные о сукцессионной стадии экосистемы, необходимой для существования вида.

Узость экологических предпочтений и локально-биотопический уровень действия факторов, лимитирующих численность и распространение

полевочных, указывают на то, что зональный принцип не может быть использован в классификации полевков по экологическим предпочтениям. Определения “тундровый”, “лесной”, “степной” в палеоэкологии целесообразно использовать в отношении фаунистических комплексов (если их существование установлено на основании анализа комплекса биотических маркеров). В отношении отдельных видов обоснованной может считаться связь с растительными сообществами уровня фитоценозов или ассоциаций, но не с природными зонами.

Таким образом, предлагаемый нами подход предусматривает выделение экологических групп полевков по характеристикам почвенного и растительного покрова стадий размножения и переживания, а не всей области распространения вида. Кроме того, мы предлагаем учитывать трофическую специализацию и требования к условиям норения (в тех случаях, когда это характерно для вида). Использование такого подхода позволяет четко выделить реконструируемые параметры среды и определить место представителей подсемейства Arvicolinae в общем комплексе палеоклиматических маркеров в позднем четвертичном периоде.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность заведующей редакцией “Зоологического журнала” Л.Л. Случевской за конструктивную критику в процессе подготовки рукописи к печати.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (16-04-01625) и программы Президиума УРО РАН (15-4-2-30).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., 1989. Настоящие лемминги Lemmini Simpson, 1945 (Rodentia, Cricetidae), положение в системе и эволюция. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Зоол. ин-т. 22 с.
- Агаджанян А.К., 1979. Изучение истории мелких млекопитающих // Частные методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука. С. 164–193.
- Башенина Н.В., 1960. Материалы по онтогенезу терморегуляции обыкновенной полевки и степной пеструшки // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во Моск. ун-та. Вып. 6. С. 111–154.
- Башенина Н.В., 1962. Экология обыкновенной полевки. М.: МГУ. 310 с.
- Башенина Н.В., 1977. Адаптивные особенности теплообмена мышевидных грызунов. М.: МГУ. 294 с.
- Бородин А.В., 1992. Возможности использования соотношения видов полевков рода *Clethrionomys* Tilesius (1850) при палеофаунистических исследованиях // История современной фауны Южного Урала. Отв. ред. Смирнов Н.Г. Свердловск: УРО РАН. С. 87–97.
- Бородин А.В., 2012. Полевки (Arvicolinae, Rodentia) Урала и Западной Сибири (эоплейстоцен-современность). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УРО РАН. 40 с.
- Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С., 2001. Зональное расчленение квартара Восточной Европы по мелким млекопитающим // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 9. № 3. С. 76–88.
- Галкина Л.И., 1980. История фаунистических комплексов грызунов юга Западной Сибири // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Отв. ред. Белышев Б.Ф. и др. Новосибирск: Наука. С. 221–245.
- Геологический словарь, 1978. М.: Недра. Т. 2. 455 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я., 1977. Млекопитающие. Л.: Наука. 502 с. (Фауна СССР; т. 3, вып. 8).
- Дупал Т.А., 2005. Возможные причины вымирания желтой пеструшки на большей части плейстоценового ареала // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. Т. 110. Вып. 4. С. 63–68.
- Европейская рыжая полевка, 1981. М.: Наука. 351 с.
- Исмагилов М.И., Бекенов А.А., 1969. Условия пребывания и биология желтой пеструшки (*Lagurus luteus*) в Зайсанской котловине // Зоологический журнал. Т. 48. № 12. С. 1869–1877.
- Калабухов Н.И., 1970. Некоторые адаптивные особенности степной и желтой пеструшек (*Lagurus lagurus* Pall. и *L. luteus* Eversm.) // Экология. № 1. С. 69–76.
- Кривошеев В.Г., 1963. Морфо-биологические особенности северосибирской полевки (*Microtus hyperboreus* Vinogr.) // Зоологический журнал. Т. 42. Вып. 5. С. 752–762.
- Ливчак Г.Б., 1960. Термотактический оптимум, химическая терморегуляция и содержание гликогена в печени полярных полевков // Материалы к эколого-физиологической характеристике млекопитающих Заполярья. Труды Института биологии УФАН СССР. Т. 14. С. 179–191.
- Литвинов Ю.Н., Панов В.В., 1998. Структурные связи как элемент биоразнообразия в сообществах грызунов Северной Барабы // Успехи современной биологии. Т. 118. Вып. 1. С. 101–108.
- Малеева А.Г., 1983. К методике палеоэкологического анализа териофаун позднего кайнозоя // История и эволюция современной фауны грызунов (неоген–современность). М.: Наука. С. 146–179.
- Малеева А.Г., 1989. Проблемы экологической интерпретации палеотериологических материалов. Свердловск: УрГУ. 22 с.
- Огнев С.И., 1950. Звери СССР и прилежащих стран (Звери Восточной Европы и Северной Азии: грызуны). М.–Л.: Изд-во АН СССР. 752 с.
- Павлинов И.Я., 2003. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во Моск. ун-та. 290 с.
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.), 2012. Млекопитающие России: Систематико-географический справочник. М.: Товарищество научных изданий КМК. 604 с.
- Пантелеев П.А. (ред.), 2001. Водяная полевка: образ вида. М.: Наука. 527 с.
- Савинецкий А.Б., Киселева Н.К. Хасанов Б.Ф., 2005. Некоторые проблемы исторической экологии: объекты, методы, результаты, интерпретация // Зоологический журнал. Т. 84. № 10. С. 1188–1201.
- Сафронов В.М., 2009. Адаптивные особенности терморегуляции и поддержания энергетического баланса

- у мышевидных грызунов // Вестник Томского государственного университета. Биология. Т. 4. № 8. С. 47–61.
- Слоим А.Д., 1961. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 432 с.
- Соколова Н.А., 2004. Биотопическое распределение мелких мышевидных грызунов в районе р. Паютаяха // Материалы по флоре и фауне Ямало-Ненецкого автономного округа. Отв. ред. Пасхальный С.П. Вып. 3 (29). Салехард: Красный Север. С. 116–121. (Научный вестник ЯНАО)
- Смирнов Н.Г., 2001. Зональное распределение млекопитающих в позднем валдае на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. Отв. ред. Розанов А.Ю. М.: ГЕОС. С. 209–219.
- Смирнов Н.Г., 1990. Палеоэкологические методы в реконструкции палеогеографических обстановок плейстоцена // Хроностратиграфия палеолита Северной, Центральной и Восточной Азии и Америки. Новосибирск. С. 275–280.
- Тесаков А.С., 2004. Биостратиграфия среднего плицена-эоплейстоцена Восточной Европы: (по мелким млекопитающим). М.: Наука. 247 с.
- Цветкова А.А., Опарин М.Л., Опарина О.С., Емельянова Н.В., 2005. Особенности распространения и демографические показатели мелких млекопитающих в степных природных комплексах Саратовского Поволжья // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 305–315.
- Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В., 1982. Популяционные циклы леммингов в Арктике (экологические и эндокринные аспекты). М.: Наука. 163 с.
- Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л.н.), 2008. М.: Товарищество научных изданий КМК. 556 с.
- Aalto M., Gorecki A., Meczewa R., Wallgren H., Weiner J., 1993. Metabolic rates of the bank voles *Clethrionomys glareolus* in Europe along a latitudinal gradient from Lapland to Bulgaria // Annales Zoologici Fennici. V. 303. P. 233–238.
- Agadjanian A.K., 1996. Modes of phytophagy in mammals // Paleontological Journal. V. 30. № 6. P. 723–729.
- Batzli G.O., Lesieutre Ch., 1991. The Influence of High Quality Food on Habitat Use by Arctic Microtine Rodents // Oikos. V. 60. Fasc. 3. P. 299–306.
- Borodin A., Markova E., Zinovyev E., Strukova T., Fominykh M., Zykov S.V., 2013. Quaternary rodent and insect faunas of the Urals and Western Siberia: connection between Europe and Asia // Quaternary International. V. 284. P. 132–150.
- Eskelinen O., 2004. Studies on the ecology of the wood lemming, *Myopus schisticolor*. Joensuu: University of Joensuu. 74 p.
- Faber J., Ma W., 1986. Observations on seasonal dynamics in diet composition of the field vole, *Microtus agrestis*, with some methodological remarks // Acta theriologica. V. 31, 35. P. 479–490.
- Gebczynski M., 1989. Body temperature and oxygen consumption in growing field voles // Acta theriologica. V. 34. № 9. P. 133–139.
- Hissa R., 1970. Calorigenic effect of noradrenaline in the Norwegian lemming, *Lemmus lemmus* (L.) // Experientia. V. 26(3). P. 266–267.
- Jánossy D., Kordos L., 1976. Pleistocene-holocene mollusc and vertebrate fauna of two caves in Hungary // Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung. Mineral. Geol. Palaeontol. V. 68. P. 5–29.
- Kolfschoten T. van, 1995. On the application of fossil mammals to the reconstruction of the palaeoenvironment of northwestern Europe // Acta zoologica cracoviensia. V. 38. № 1. P. 73–84.
- Kordos L., 1977. Changes in the Holocene climate of Hungary reflected by the “vole-thermometer” method // Foldrajzi Közlemenyek. V. 25(1–3). P. 222–229.
- Kosintsev P.A., Bachura O.P., 2013. Late Pleistocene and Holocene mammal fauna of the Southern Urals // Quaternary International. V. 284. P. 161–170.
- Kretzoi M., 1957. Wirbeltierfaunistische Aufgaben zur Quarterchronologie der Jankovic-Hohle // Folia Archaeologica. V. 9. P. 16–21.
- Kusumoto K., Saitoh T., 2007. Optimal conditions for immune function in the grey-sided vole, *Clethrionomys rufocanus*: temperature and immunization period // Mammal Study. V. 32. P. 45–48.
- Magyari E., 2002. Climatic versus human modification of the Late Quaternary vegetation in Eastern Hungary. PhD Thesis Debrecen: University of Debrecen. 153 p.
- MacDonald S.O., Cook J.A., 2009. Recent mammals of Alaska. Fairbanks, AK: University of Alaska Press. 387 p.
- Maul L.C., Markova A.K., 2007. Similarity and regional differences in Quaternary arvicolid evolution in Central and Eastern Europe // Quaternary International. V. 160. P. 81–99.
- McDevitt R.M., Speakman J.R., 1994. Central limits to sustained metabolic rate have no role in cold acclimation of the short-tailed field vole (*Microtus agrestis*) // Physiological Zoology. V. 67. P. 1117–1139.
- Moshkin M.P., Novikov E.A., Petrovski D.V., 2001. Seasonal changes of thermoregulation in the mole vole *Ellobius talpinus* // Physiological and Biochemical Zoology. V. 74. № 6. P. 869–875.
- Naughton D., 2012. The Natural History of Canadian Mammals. Toronto: University of Toronto Press. 784 p.
- Peterson J., Wunder B.A., 1997. Food sorting by collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*) and prairie voles (*Microtus ochrogaster*): a cautionary note for digestibility studies // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology. V. 116 (2). P. 119–124.
- Powell C.S., Blaylock M.L., Wang R., Hunter H.L., Johanning G.L., Nagy T.R., 2002. Effects of energy expenditure and Ucp1 on photoperiod-induced weight gain in collared lemmings // Obesity research. V. 10 (6). P. 541–550.
- Rodgers A.R., Lewis M.C., 1986. Diet selection in Arctic lemmings (*Lemmus sibiricus* and *Dicrostonyx groenlandicus*): demography, home range, and habitat use // Canadian Journal of Zoology. V. 64. P. 2717–2727.
- Saarela S., Hissa R., 1993. Metabolism, thermogenesis and daily rhythm of body temperature in the wood lemming, *Myopus schisticolor* // Journal of Comparative Physiology. Part B. V. 163. № 7. P. 546–555.
- Semken H.A., Jr., 1980. Holocene climatic reconstructions derived from the three micromammal bearing cultural horizons of the Cherokee Sewer site, Northwestern Iowa // Anderson D.C., Semken H.A., Jr. (eds). The Cherokee Excavations: Holocene ecology and human adaptations

- in Northwestern Iowa. New York: Academic Press. P. 67–99.
- Shenbrot G.I., Krasnov B.R., 2005. An atlas of the geographic distribution of the arvicoline rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia: Pensoft Publ. 336 p.
- Smirnov N.G., 2006. Dynamics of species and species complexes as a field of research in historical ecology // Russian Journal of Ecology. V. 37. № 6. P. 414–418.
- Soinen E.M., Zinger L., Gielly L., Ims R.A., 2013. Shedding new light on the diet of Norwegian lemmings: DNA metabarcoding of stomach content // Polar Biology. V. 36. № 7. P. 1069–1076.
- Sokolova N.A., Sokolov A.A., Ims R.A., Skogstad G., Lecomte N. et al., 2014. Small rodents in the shrub tundra of Yamal (Russia): Density dependence in habitat use? // Mammalian Biology. V. 79. P. 306–312.
- Tesakov A.S., Lebedev V.S., Bannikova A.A., Abramson N.I., 2010. *Clethrionomys Tilesius*, 1850 is a valid name for red-backed voles and *Myodes Pallas*, 1811 is a younger synonym of *Lemmus* Link, 1795 // Russian Journal of Theriology. V. 9. № 2. P. 83–86.
- Turček F.J., 1976. Birds and mammals of salt marshes and salt steppes in Southern Slovakia (CSSR) // Biological conservation. V. 9. № 1. P. 29–36.
- Vincent M.A., 1974. Energy utilization and activity patterns of the vole *Arvicola terrestris amphibius* (L). Durham theses, Durham University. Available at Durham E-Theses Online: <http://etheses.dur.ac.uk/8195/>.
- Wang D-H., Wang Z-W., 2000. Metabolism and thermoregulation in root voles *Microtus oeconomus* from the Qinghai-Tibet Plateau // Zeitschrift für Säugetierkunde. V. 651. P. 15–20.

ARVICOLINES (ARVICOLINAE, RODENTIA) AS PALEOENVIRONMENTAL PROXIES: CLASSIFYING THE SPECIES FROM THE CENTRAL PART OF NORTHERN EURASIA, BASED ON ECOLOGICAL PREFERENCES OF THEIR MODERN REPRESENTATIVES

E. A. Markova^{a, #}, T. V. Strukova^a, and A. V. Borodin^{a, b}

^aInstitute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg 620144, Russia

^bUral Federal University, Ekaterinburg 620002, Russia

[#]e-mail: e.markova@ipae.uran.ru

To discriminate the general criteria for classifying arvicoline species as paleoenvironmental proxies in studies on the Late Pleistocene and Holocene environmental dynamics, published data on the distribution and ecological preferences of the species inhabiting the central part of northern Eurasia are compiled. Abiotic and biotic characteristics of the habitats used by each of the 17 species involved for breeding, feeding and dispersal, as well as for survival in unfavorable conditions are considered along with information on thermal neutral zones and trophic preferences. The most stable and conservative ecological preferences across a species modern distribution range are shown to be requirements to soil and vegetation properties within breeding and/or survival habitats, as well as trophic specialization. Based on the factors limiting the modern distribution and abundance of the study species, a classification of the arvicolines from the central part of northern Eurasia is developed. The study clarifies the parameters which are possible to reconstruct using arvicoline taxa as paleoenvironmental proxies when dealing with the micromammalian assemblages that date back to the Late Pleistocene and Holocene. It also contributes to a better understanding of the position of this taxonomic group within the entire complex of paleoecological proxies. This approach to establishing ecological groups is unified for all representatives of the subfamily and may serve as a template for classifying the species from adjacent and distant regions in the Northern Hemisphere.

Keywords: paleoecology, arvicolines, ecological preferences, habitat preferences