

Современный ареал тувинской полевки *Alticola tuvinicus* Ognev, 1950 (обзор экологических условий и моделирование)

С. А. АБРАМОВ, Н. В. ЛОПАТИНА, И. В. МОРОЛДОВЕВ, Ю. Н. ЛИТВИНОВ

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: gterio@gmail.com; litvinov@eco.nsc.ru

Статья поступила 07.09.2018

После доработки 06.02.2019

Принята к печати 08.02.2019

АННОТАЦИЯ

На базе литературных сведений, данных музейных коллекций, а также собственных материалов проанализировано современное распространение тувинской полевки. На территории России и Монголии выявлено 25 локалитетов, на основе которых построена экологическая модель потенциального распространения вида. Показано, что ареал тувинской полевки состоит из трех основных изолированных друг от друга частей: северной, расположенной преимущественно в Хакасии; южной – на территории Тувы и прилегающей территории Монголии; небольшого участка на северном побережье оз. Хубсугул в Монголии. Обследование экологических станций тувинской полевки на территории Хакасии выявило, что за последние десятилетия произошло существенное уменьшение количества обитаемых участков, что свидетельствует о значительном снижении численности и усилении фрагментации северной части ареала тувинской полевки.

Ключевые слова: *Alticola tuvinicus*, ареал, стациональное распределение, экологическая модель, биотопическая приуроченность, MaxEnt.

Хозяйственная деятельность человека и изменение климата (в том числе антропогенное) часто приводят к уменьшению численности и изменениям структуры ареалов разных видов животных. Пластичные виды хорошо приспособляются к новым условиям и могут даже увеличить область своего распространения. Например, восточно-европейская полевка значительно расширила свой ареал в последние десятилетия, чему в немалой степени способствовала деятельность человека [Хляп и др., 2008; Моролдоев и др., 2017]. Другие виды, в особенности редкие сте-

нотопы с узким ареалом, подвержены риску вымирания [Pimm et al., 2014]. В связи с этим точные данные о распространении того или иного вида животного, его стациональной и биотопической приуроченности крайне важны для оценки статуса вида и перспектив его сохранения.

Тувинская полевка *Alticola tuvinicus* относится к скальным полевкам рода *Alticola* [Wilson, Reeder, 2005], которые представляют собой достаточно слабоизученную группу видов, населяющих преимущественно горно-степные районы на азиатском континен-

те. Таксономическая структура рода до конца не исследована, несмотря на определенные достижения в этом направлении благодаря использованию молекулярно-генетических методов [Lebedev et al., 2007; Литвинов и др., 2015; Бодров и др., 2016]. Тувинская полевка описана С. И. Огневым [1950] по нескольким экземплярам из окрестностей г. Кызыл (Республика Тыва) и Центральной Тувы главным образом на основании особенностей рисунка жевательной поверхности зубов и длины хвоста. Отдельными авторами тувинская полевка рассматривалась как подвид серебристой полевки *A. argentatus* Severtzov 1879 [Банников, 1954; Громов, Ербаева, 1995] или включалась в состав вида *A. roylei* Gray [Corbet, 1978]. Современные представления о таксономическом положении и внутривидовой структуре тувинской полевки основаны на изучении метрических признаков тела и черепа, строении третьего верхнего моляра (М3) и окраски шкурки [Россолимо и др., 1988; Rossolimo, Pavlinov, 1992]. Анализ молекулярно-генетических данных позволил в значительной степени уточнить положение тувинской полевки внутри рода *Alticola* [Литвинов и др., 2015; Бодров и др., 2016]. На филогенетическом дереве, построенном на основе анализа последовательностей митохондриального гена цитохрома *b*, тувинская полевка *A. tuvincus* составляет единую группу близкородственных видов с хангайской (*A. semicanus*) и ольхонской (*A. olchonensis*) полевками, сестринскую – с плоскочерепной полевкой (*A. strelzowi*), в то время как гоби-алтайская полевка *A. barakschin* образует отдельную кладу [Литвинов и др., 2015]. Также подтверждается видовая самостоятельность ольхонской полевки, рассматривавшейся некоторыми исследователями как подвид тувинской полевки [Павлинов, Лисовский, 2012]. Таким образом, внутри вида тувинской полевки кроме номинативной формы в настоящее время выделяется только один подвид *A. t. kosogol* Litvinov, 1973, населяющий ограниченную территорию на северном побережье оз. Хубсугул в Монголии [Литвинов, 1973]. Большая же часть ареала тувинской полевки расположена на территории Тувы и Хакасии. При этом в литературе имеются лишь разрозненные и фрагментарные данные о распространении тувинской полевки или, наоборот, слишком обобщенные без

достаточного обоснования [Shenbrot, Krasnov, 2005]. В связи с этим цель настоящей работы – обобщить имеющиеся литературные сведения о находках, данные о происхождении экземпляров, хранящихся в музейных коллекциях, а также собственные материалы о распространении тувинской полевки и экологических условиях в местах ее обитания. Учитывая, что тувинская полевка зачастую обитает в удаленных и труднодоступных местах, имеет повсеместно низкую численность, для анализа ее распространения считаем целесообразным на основе имеющихся данных провести моделирование географического распространения пригодных для нее условий обитания.

В данном исследовании мы проанализировали все доступные сообщения о находках скальных полевков на территории Сибири и Монголии с учетом современных представлений о таксономии этой группы. Также проведено моделирование потенциального распространения полевки на основе корреляций известных географических мест ее обитания с экологическими параметрами среды. Такой подход с успехом применялся для анализа распространения разных видов [Pearson et al., 2007; Лисовский, Оболенская, 2014; Enkbold et al., 2015; Bean et al., 2016; Forsman et al., 2016], в том числе полевков рода *Alticola* [Kryštufek et al., 2017].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Предварительно на основе литературных данных и материалов коллекций зоологического музея Московского государственного университета (г. Москва) и Сибирского зоологического музея ИСЭЖ СО РАН (г. Новосибирск) были определены известные места находок тувинской полевки и, с учетом ландшафтных экологических характеристик, примерная область ее распространения. Подавляющее большинство музейных образцов или описанных в литературе мест отлова не имели точных геоданных (GPS-координат). Их привязка к местности делалась на основе топографических карт (масштаб 1–2 км) и программы Google Earth Pro v. 6.2.2.6613 (Google Inc., Menlo Park, CA, USA).

Основываясь на распределении мест обитания, нами обследованы северная и центральная части территории Хакасии в июле – августе

сте 2014, 2017 гг. с целью оценки современного распространения и численности тувинской полевки на севере ее ареала. С аналогичной целью в августе 2012 г. обследовано правобережье р. Жаргалан на северном побережье оз. Хубсугул (Монголия). Для обнаружения следов обитания полевок – экскрементов, запасов травы, костных остатков – осматривались останцы, скальные выходы, каменистые россыпи. При наличии следов жизнедеятельности устанавливались живоловушки в количестве, достаточном для отлова и идентификации обитающих на территории видов. Результаты обследования документировались с помощью фотосъемки и GPS-навигатора Garmin Dakota 20.

Видовую идентификацию отловленных животных проводили на основе общего строения тела, длины и окраски хвоста, окраски шкурки и рисунка жевательной поверхности зубов [Rossolimo, Pavlinov, 1992]. Видовую принадлежность пойманных тувинских полевок дополнительно подтверждали результатами молекулярно-генетического исследования фрагмента гена цитохрома *b* [Литвинов и др., 2015].

Для оценки потенциального распространения и исследования структуры ареала тувинской полевки построена модель на основе переменных среды и известных мест поимки (таблица). Моделирование выполнено в программе MaxEnt 3.4.1 [Phillips et al., 2017], в результате чего получена карта, отражающая вероятность обнаружения тувинской полевки на данной территории [Baldwin, 2009; Phillips, 2019].

Размер модельной территории выбран шире известного ареала тувинской полевки примерно на 200 км во всех направлениях для включения в анализ примыкающих горных территорий. Таким образом, модельная территория полностью охватывает весь известный на сегодняшний день ареал тувинской полевки. При построении модели в MaxEnt использовались настройки по умолчанию, которые позволили получить наиболее приемлемые результаты в других исследованиях [Phillips, Dudík, 2008; Warren, Seifert, 2011; Kryštufek et al., 2017]. Выбранный нами логистический формат выводимых данных дает оценку вероятности находки в интервале между 0 и 1, что можно интерпретировать как относительную пригодность территории для обита-

ния данного вида [Elith et al., 2011]. За критерий пригодности территории и для ее визуального представления принят широко используемый порог максимальной чувствительности и специфичности обучающей выборки (maximum training sensitivity plus specificity), который, как показано экспериментально, обеспечивает приемлемый результат [Liu et al., 2013]. Значения относительной вероятности (пригодности территории) ниже порогового значения приравнивались нулю. Прогнозирующая эффективность модели ареала оценивалась по показателю AUC (Area Under receiver operating characteristic Curve) [Fielding, Bell, 1997; Pearce, Ferrier, 2000]. Качество модели считается отличным, если показатель AUC находится в интервале 0,9–1 [Swets, 1988].

Для характеристики среды при построении модели использовали растровые слои с разрешением примерно 1 км (30 arc-second grids), содержащие данные о климате, рельефе (высота над уровнем моря (ур. м.) и уклон в градусах) и растительности. Для описания климата использовали 67 климатических переменных WorldClim v. 2 (19 стандартных и 48, характеризующих среднемесячные минимальные, средние и максимальные значения температуры и осадков за 1970–2000 гг.) [Fick, Hijmans, 2017], часто используемых при моделировании распределения видов растений и животных. Рельеф местности описан двумя переменными: высотой и уклоном местности. Высота местности охарактеризована на основе набора данных GTOPO30, распространяемых Геологической службой США (USGS) и доступных на сайте <https://lta.cr.usgs.gov/GTOPO30>. Данные об уклоне местности вычислены на основе данных GTOPO30 с помощью модуля библиотеки абстракции геопространственных данных (GDAL) в программе QGIS Desktop. Для характеристики растительности использован нормализованный относительный индекс растительности NDVI (Normalized Difference Vegetation Index), который широко применяется в экогеографических исследованиях [Pettorelli et al., 2005]. Данные о значении NDVI (версия 2.2) получены из SPOT VEGETATION Programme (<http://www.vito-eodata.be>). На основе этих данных за период с 1999 по 2016 г. в программе QGIS Desktop вычислено среднее за три летних месяца значение NDVI.

Описание географических точек, использованных для построения модели ареала тувинской полевки в MaxEnt

№ п/п	Локалитет	Долгота, в. д.; широта, с. ш.	Высота, м над ур. м.	Время на- ходки, год	Источник информации
1	Красноярский край, оз. Учум	89.679 55.077	450	1960	ИСиЭЖ СО РАН
2	Хакасия, р. Печище (левый приток р. Черный Июс)	89.574 54.971	450	1975	ИСиЭЖ СО РАН
3	Хакасия, Ширинский р-н, 6 км северо-восточнее с. Ефремкино	89.458 54.474	550	1960	ИСиЭЖ СО РАН
4	Хакасия, Ширинский р-н, окр. пос. Жемчужный	90.186 54.459	500	2014	Собств. данные
5	Хакасия, Боградский р-н, окр. ст. Сон	90.393 54.380	600	1947	ИСиЭЖ СО РАН
6	Тува, Байтайгинский р-н, горы Тээли	90.210 51.038	1000	1947	ИСиЭЖ СО РАН
7	Тува, Барун-Хемчикский р-н, окр. г. Ак-Довурак	90.491 51.181	1000	1973	ИСиЭЖ СО РАН
8	Тува, долина р. Барлык	90.414 50.834	1300	1947	Янушевич, 1952
9	Тува, 30 км западнее пос. Мугур-Аксы, левый берег р. Каргы	90.110 50.443	2200	1958–1960	Летов, 1962
10	Тува, долина р. Чазадыр	90.715 50.688	1700	1971–1973	Очиров, Башанов, 1975
11	Тува, долина р. Чыргагы в нижнем течении	90.989 51.091	1050	1971–1973	Очиров, Башанов, 1975
12	Тува, долина Чыргагы в среднем течении	91.054 50.989	1300	1971–1973	Очиров, Башанов, 1975
13	Тува, Овюрский р-н, хр. Западный Танну-Ола, окр. пос. Саглы	91.308 50.511	1700	2000	МГУ
14	Тува, хр. Западный Танну-Ола, 25 км западнее пос. Хандагайты	91.723 50.731	1600	1976	МГУ
15	Тува, Улуг-Хемский р-н, окр. с. Чаа-Холь	92.322 51.541	700	1946, 1948	ИСиЭЖ СО РАН
16	Тува, Кызыльский р-н, горы в 10 км от с. Усть-Элегест	94.077 51.489	850	1948	ИСиЭЖ СО РАН
17	Тува, окр. г. Кызыл	94.346 51.732	750	1947	Янушевич, 1952
18	Тува, окр. г. Кызыл	94.483 51.660	750	1971–1973	Очиров, Башанов, 1975
19	Тува, долина Шивилиг-Хем	94.564 51.990	1000	1958–1960	Летов, 1962
20	Тува, окр. пос. Деспен, хр. Восточный Танну-Ола	93.786 50.816	1550	1974	МГУ
21	Тува, Тес-Хемский р-н, окр. с. Холь- Оожу, хр. Восточный Танну-Ола	94.345 50.743	1100	1971	ИСиЭЖ СО РАН
22	Тува, хр. Восточный Танну-Ола, ур. Арысканныг	94.479 50.746	1200	2010	МГУ
23	Монголия, юго-восточный берег оз. Ачит-Нур	90.793 49.461	1700	1984	МГУ
24	Монголия, Монгольский Алтай, окр. оз. Толбонур	90.013 48.639	2300	1945	МГУ, Банников, 1948
25	Монголия, северный берег оз. Хубсугул, долина р. Жаргалан	100.557 51.680	1750	1972, 1981–1984 2012	Литвинов, Базар- дорж, 1992; Собств. данные

Важность средовых переменных-предикторов оценивалась по процентному вкладу каждой переменной в окончательную модель и методом “складного ножа” (jackknife) [Baldwin, 2009; Phillips, 2019]. При первом подходе значение вклада определяется улучшением качества модели, связанным с каждой переменной [Phillips, 2019]. При этом значительная корреляция между переменными среды может влиять на результаты, придавая большую важность одной из двух или более сильно коррелированных переменных. Метод “складного ножа”, также используемый в MaxEnt для оценки важности переменной в модели, исключает одну переменную за раз при построении модели [Phillips, 2019; Yost et al., 2008], что дает информацию о том, насколько важна каждая переменная при объяснении распределения видов и сколько уникальной информации она предоставляет. Это может указывать на сильно коррелированные переменные и позволяет определить, могут ли значения процентного вклада искажаться из-за этих корреляций [Baldwin, 2009].

торы являются значимыми для распространения тувинской полевки, предварительно выполнено пробное моделирование в MaxEnt с использованием всех 70 переменных, характеризующих среду. Далее наименее важные переменные, по результатам jackknife теста, были поэтапно удалены [Baldwin, 2009] до достижения минимального количества характеристик среды, позволяющих получить модель с $AUC > 0,8$. Эта процедура позволила удалить наименее значимые из коррелирующих между собой переменных [van Gils et al., 2012]. В результате для построения окончательной модели ареала тувинской полевки отобраны 6 переменных: количество осадков в январе, апреле, июне, сентябре, средняя температура в октябре и уклон местности.

Полученная при моделировании карта распределения вероятности была наложена на карту местности (рис. 1) для лучшего визуального представления результатов моделирования. Все манипуляции и вычисления с растровыми данными (слоями) и картами проводились в программах QGIS Desktop 2.18.19 и DIVA-GIS 7.5.0.0.

Поскольку *a priori* неизвестно, какие фак-

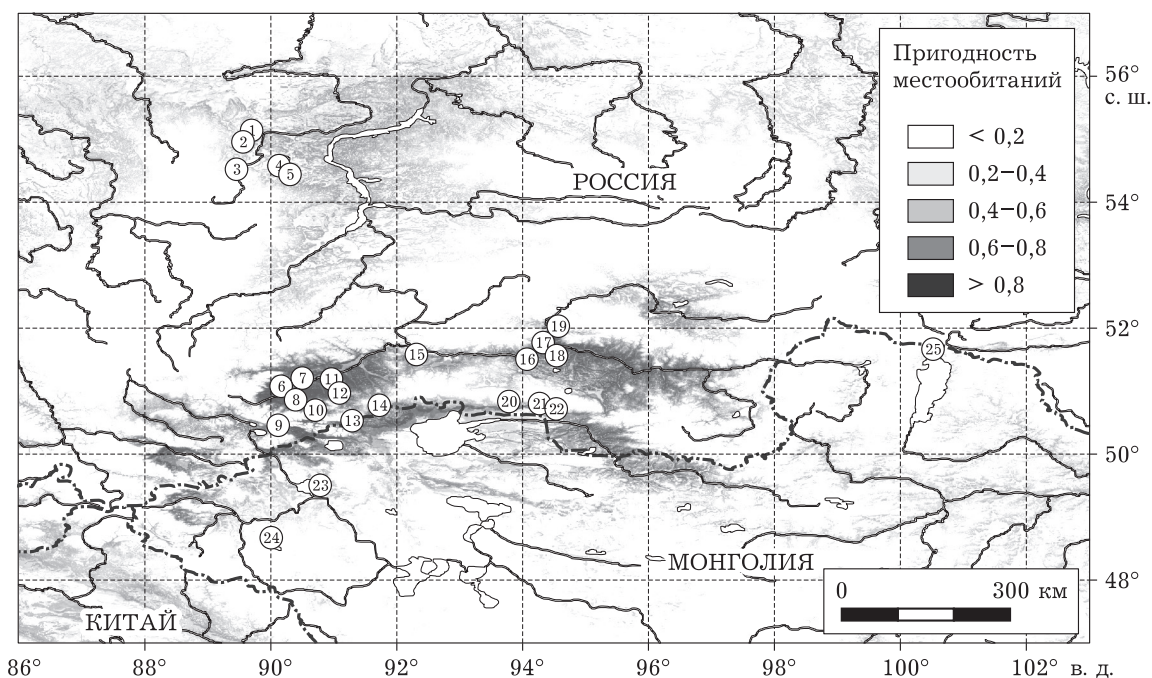


Рис. 1. Область исследования, пригодность местообитаний, предсказанная с помощью моделирования в MaxEnt, и места находок (белые кружки) тувинской полевки. Цифрами показаны номера локалитетов (см. таблицу).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распространение. На основе литературных источников и музейных образцов нами установлено 25 локалитетов, для которых известно обитание (в настоящее время или в недавнем прошлом) тувинской полевки (см. таблицу, рис. 1). Пять локалитетов располагаются на территории Хакасии и прилегающей к ней с севера территории Красноярского края, 17 – на территории Тувы, и 3 – на территории Монголии.

Тувинский участок ареала. При описании тувинской полевки А. *tuvinicus* С. И. Огнев [1950], а также А. И. Янушевич [1952] (коллектировавший этих полевок) указывают в качестве мест ее обитания окрестности г. Кызыл (долина р. Улуг-Хем), Бай-Тайгинский (с. Тэли, скалы у р. Хемчик) и Бурун-Хемчикский (верховья р. Барлык, приток р. Хемчик) районы Тувы. По имеющимся у нас на данный момент сведениям, в Туве тувинская полевка обитает по остепненным склонам невысоких хребтов, окружающих Тувинскую котловину (Улуг-Хемскую и Хемчикскую котловины), а также на склонах Западного и Восточного Танну-Ола. Полевки встречаются на обоих берегах р. Большой Енисей (Улуг-Хем) и его притока Хемчика повсюду, где есть подходящие биотопы. Наиболее западные точки в Туве, где отлавливалась тувинская полевка, – южный склон хр. Цаган-Шибэту в 30 км западнее пос. Мугур-Аксы по левому берегу р. Каргы [Летов, 1962] и берег р. Улуг-Оруг (левый приток в верховьях бассейна р. Хемчик). Самая крайняя точка на юго-востоке Тувы, где отмечена тувинская полевка, – долина р. Арысканныг (Арысканныг-Хем) на южном склоне хр. Восточный Танну-Ола. Далее на восток (хр. Сенгилен) тувинскую полевку сменяет хангайская полевка *A. semicanus* [Очиров, Башанов, 1975].

Хакасский участок ареала. Первыми сведениями об обитании тувинской полевки на территории Хакасии, по-видимому, является сообщение С. И. Огнева [1950, с. 519] о нескольких (четырёх) экземплярах серебристых полевок, пойманных в окрестностях станции Сон Богградского района (Хакасия), характеризующихся большой длиной хвоста (43–46 мм) и ошибочно отнесенных им к *Alticola argentatus semicanus* [Банников, 1954, с. 481].

На территории Хакасии тувинская полевка отлавливалась вдоль восточной границы Кузнецкого Алатау и Абаканского хребта вплоть до предгорий Западного Саяна (западная часть Минусинской котловины). Северная граница распространения тувинской полевки проходит немного севернее границы Хакасии и Красноярского края, по северной границе степи. Имеется сообщение [Юдин и др., 1979] об отлове животных в западной части Солгонского края (Ужурский р-он Красноярского края) и в окрестностях оз. Учум (Ужурский р-он Красноярского края). Б. С. Юдин наблюдал и отлавливал тувинскую полевку в выходах скал по левому берегу р. Печище (бассейн р. Черный Июс) примерно в 15 км юго-восточнее оз. Учум [Юдин и др., 1979]. Н. А. Кохановский [1977] также отлавливал тувинскую полевку в верхнем бассейне рек Урюп, Белый и Черный Июс, между реками Тея и Камышта (левые притоки р. Абакан). Также тувинская полевка отмечена на Бетеневском кряже и хр. Азыртал. В качестве мест отловов тувинской полевки указываются окрестности ж.-д. станции Сон и пос. Сонское Богградского района [Глотов, 1962], окрестности сел Вершина-Теи, Камышта и Вершино-Биджи, территория между станциями Ербинская и Сон [Кохановский, 1977].

В большинстве обследованных нами мест на территории Хакасии, в том числе в местах, где по литературным данным ранее отмечалась тувинская полевка, нам не удалось обнаружить признаков ее обитания. Однако найдено несколько относительно крупных поселений тувинской полевки в окрестностях озер Шира и Итколь (пос. Жемчужный), которые ранее не отмечались в литературе или в музейных коллекциях. В останках в окрестностях пос. Усть-Фыркал (правый берег р. Белый Июс) обнаружены следы жизнедеятельности (экскременты, запасы травы) и череп тувинской полевки в гнезде филина. Ранее костные останки тувинской полевки в небольшом количестве (1–4 экз.) обнаруживались в гнездах филина по останкам в долинах рек Белого Июса (ур. Орта-Хая, 1-й и 4-й Сундук, г. Саратов) и Черного Июса (хр. Верхняя Арта) [Екимов, 2003]. В Минусинской котловине кости этого вида отмечены в гнездах филина у слияния рек Таштып и Абакан.

Ареал в Монголии. Информация о находках тувинской полевки на территории Монголии крайне скудна. По имеющимся данным тувинская полевка обитает в северной части Монгольского Алтая и на хребтах, окаймляющих западную часть Убсунурской котловины (Цаган-Шибэту и Тургэн-Ула), которые тесно связаны с горными хребтами Юго-Западной Тувы. Первые сведения об этом мы находим в работах А. Г. Банникова [1948, 1954], который, исследуя горных полевок Монголии, пришел к выводу, что полевки из окрестностей оз. Толбонур не отличаются от типичных тувинских полевок с территории Тувы. Согласно материалам музейной коллекции тувинская полевка отлавливалась в отрогах хр. Хан-Хухогийн-Нуру (20 км западнее г. Улангом) и на восточном берегу оз. Ачит-Нуур. Кроме этого в самой северной части побережья оз. Хубсугул изолированно от основной части ареала обитают тувинские полевки, относящиеся к самостоятельному подвиду *A. t. kosogol*. Полевки обнаружены в районе р. Жаргалан, в долине нижнего течения р. Баян-Гол и ее верховьях, в тундровом поясе [Литвинов, Базардордж, 1992]. Во время экспедиции в 2012 г. нами также обнаружена тувинская полевка в выходах коренных пород, поросших осинником, на правом берегу р. Жаргалан.

Моделирование ареала. Построенная нами модель распространения тувинской полевки на основе шести предварительно отобран-

ных экологических переменных демонстрирует высокое соответствие анализируемым данным, значение AUC = 0,900. Логистический порог максимальной чувствительности и специфичности равен 0,212. В результате предварительного отбора наиболее значимыми оказались параметры, характеризующие количество осадков в разные сезоны года (рис. 2). При этом наибольший вклад в модель внесли переменные, характеризующие количество осадков в зимний (январь) и весенний (апрель) периоды. Температура, по-видимому, в меньшей степени, чем осадки, влияет на распространение тувинской полевки. Только один параметр, характеризующий температуру (средняя температура октября), оказался значимым для построения модели, причем его вклад в модель наименьший.

Кроме погодных факторов существенное влияние на распространение тувинской полевки оказывает рельеф местности (см. рис. 2). Крутизна склона вносит значительный вклад в построение модели ареала. При этом абсолютная высота местности не играет существенной роли. Примечательно, что индекс NDVI, характеризующий развитие растительности в летний период, также не влиял на полученную модель ареала. Это, по-видимому, обусловлено тем, что местообитания тувинской полевки приурочены в основном к сухим горным степям и скальным биотопам с довольно скудной растительностью.

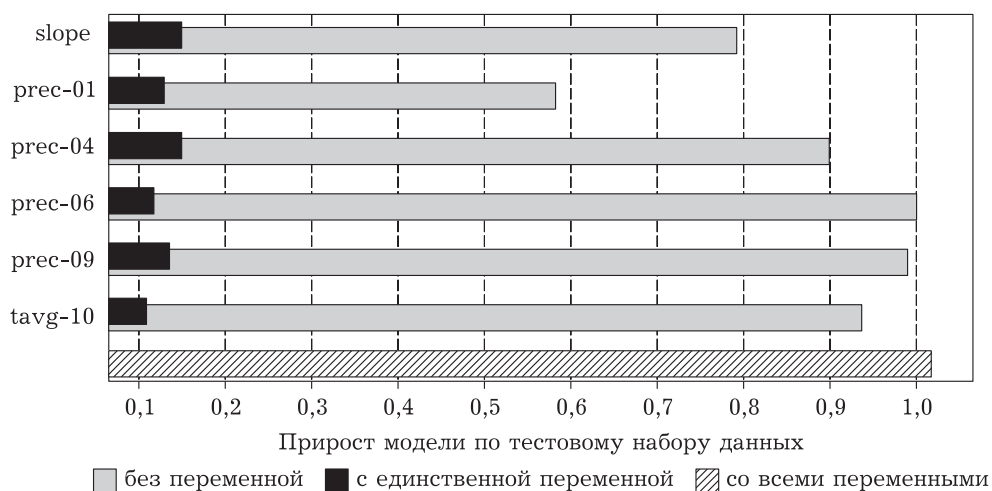


Рис. 2. Результаты jackknife-теста, показывающие относительный вклад переменных среды в модель MaxEnt: уклон местности (slope), количество осадков в январе (prec-01), апреле (prec-04), июне (prec-06), сентябре (prec-09), средняя температура в октябре (tavg-10)

На рис. 3 показаны кривые отклика, описывающие взаимосвязь между характеристиками среды и предсказанной в модели вероятностью присутствия тувинской полевки. Видно, что оптимальные местообитания (наибольшая вероятность) связаны с довольно узким диапазоном характеристик среды. Наряду с определенными требованиями к рельефу

местности, оптимальным для тувинской полевки является малое количество осадков, в первую очередь, в зимний период. Именно эта переменная (prec-01) внесла наибольший уникальный вклад в модель (см. рис. 2).

Согласно полученной модели (см. рис. 1), участки с наиболее благоприятными (вероятность >0,8) условиями обитания для тувинской

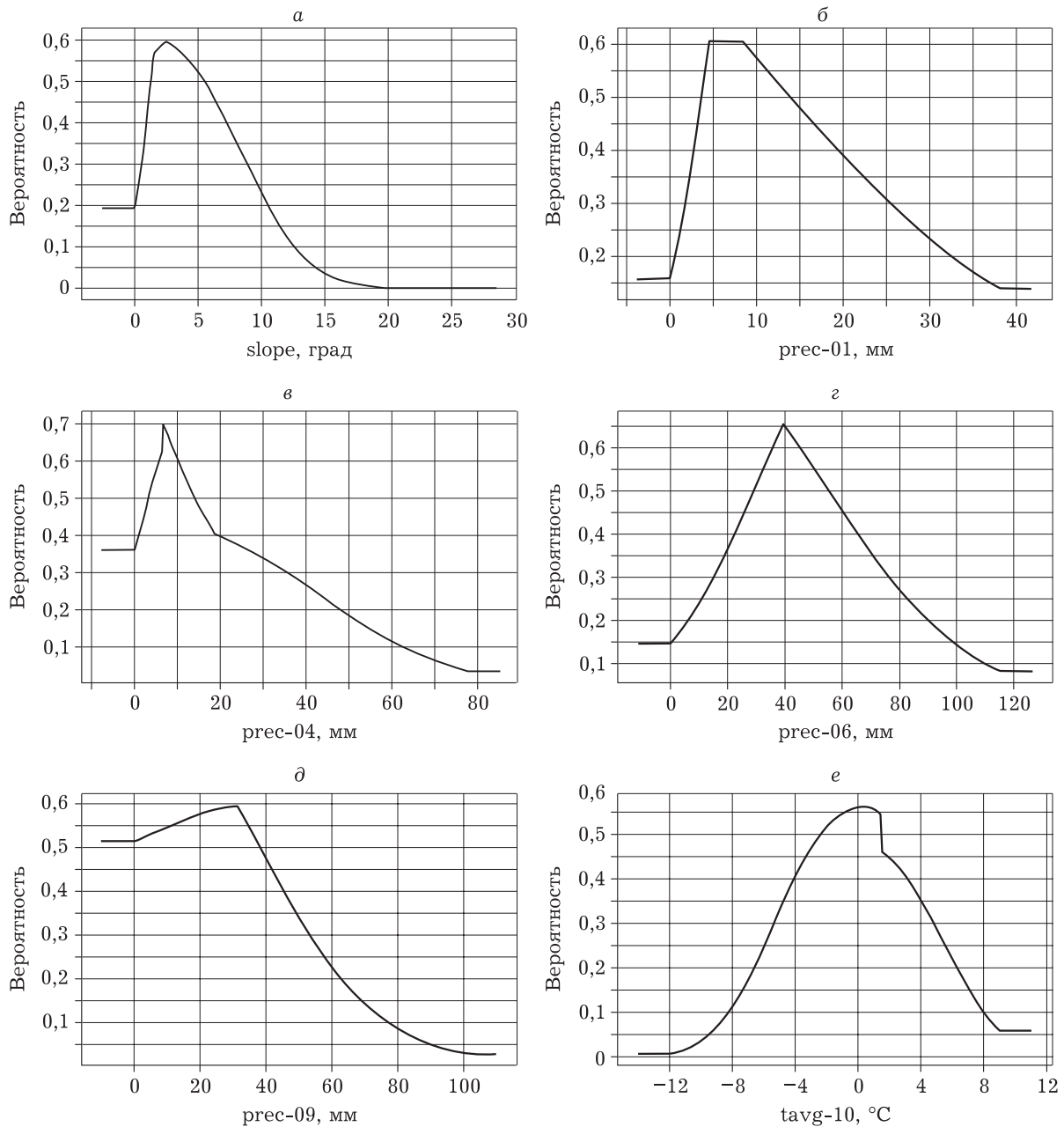


Рис. 3. Взаимосвязь между характеристиками среды и вероятностью присутствия тувинской полевки. Ось абсцисс представляет диапазоны изменения характеристик среды для всей области исследования. а – уклон местности (slope); б–д – количество осадков в январе (prec-01), апреле (prec-04), июне (prec-06), сентябре (prec-09) соответственно; е – средняя температура в октябре (tavg-10)

полевки находятся на территории Тувинской котловины, языками проникая по долинам рек бассейна Енисея в окружающие хребты Алтая, Западного Саяна и Танну-Ола. При этом оптимальные для обитания тувинской полевки условия сохраняются и далее на восток, вплоть до оз. Торе-Холь. Также значительный по площади участок с благоприятными для тувинской полевки условиями расположен в долине Малого Енисея вдоль хр. Академика Обручева (Восточно-Тувинское нагорье). Далее территории с благоприятными условиями неширокой полосой проходят вдоль государственной границы Монголии и России по южным склонам хр. Танну-Ола вплоть до восточной границы котловины Больших Озер. Хребты северной части Монгольского Алтая, окаймляющие Убсунурскую котловину, также входят в зону вероятного обитания тувинской полевки.

Оценка вероятности обнаружения тувинской полевки на северном участке ареала колеблется от 0 до 0,8. При этом оптимальные условия для обитания «пятнами» распределены главным образом по левобережью р. Енисей от 53° до 55° с. ш. На северном побережье оз. Хубсугул ожидаемо наблюдается крайне небольшой по площади участок с относительно благоприятными для обитания тувинской полевки условиями. На большей части Монгольского Алтая, согласно полученной модели, условия для обитания тувинской полевки не являются благоприятными, несмотря на то что полевка там ранее отмечалась [Банников, 1948, 1954].

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно современным представлениям о таксономии высокогорных полевок [Rossolimo, Pavlinov, 1992; Павлинов, Лисовский, 2012] на юге Тувы и на сопредельной территории Монголии кроме тувинской полевки обитают также два других таксономически близких вида скальных полевок – хангайская (*A. semicanus*) и гоби-алтайская (*A. barakshin*), а также плоскочерепная полевка (*A. strelzowi*), которая существенно отличается от остальных морфологически [Rossolimo, Pavlinov, 1992; Громов, Ербаева, 1995]. Изучение литературных и музейных материалов показало, что местообитания тувинской, хангайской и гоби-алтайской полевок

пространственно разобщены. Лишь в отдельных районах можно заподозрить наложение или соприкосновение ареалов тувинской полевки и других видов [Россолимо и др., 1988; Rossolimo, Pavlinov, 1992]. По юго-западной границе Тувы и на самом севере Монгольского Алтая соприкасаются ареалы тувинской и гоби-алтайской полевок, которые довольно хорошо отличаются морфологически, в первую очередь по длине хвоста (гоби-алтайская полевка характеризуется значительно более коротким хвостом – 19–26,3 мм). Очень близко, практически соприкасаясь, проходят границы распространения тувинской и хангайской полевок. Тувинская полевка распространена на юго-восток, вплоть до восточной оконечности хр. Восточный Танну-Ола, а в окрестностях оз. Торе-Холь и в южной части нагорья Сенгилен уже встречается хангайская полевка. Также граница ареала хангайской полевки довольно близко подходит к изолированному участку обитания тувинской полевки на северном побережье оз. Хубсугул [Литвинов, Базардорж, 1992]. Однако каких-либо свидетельств того, что ареалы этих двух видов перекрываются, не обнаружено. Изучение ареалов других видов скальных полевок свидетельствует о том, что обитание их на одной территории – явление крайне редкое [Млекопитающие Казахстана..., 1978; Россолимо и др., 1988; Rossolimo, Pavlinov, 1992; Kryštufek et al., 2017]. По-видимому, петрофильные мелкие млекопитающие с трудом уживаются на одной территории ввиду высокой конкуренции, в первую очередь за убежища.

Основываясь на описаниях разных авторов [Глотов, 1962; Маркина, Телегин, 1962; Очиров, Башанов, 1975; Кохановский, 1977, 1982; Литвинов, Базардорж, 1992], а также на собственных наблюдениях, можно заключить, что экологические условия, пригодные для обитания тувинской полевки, сходны с таковыми других видов подрода *Alticola*. При моделировании ареала другого вида высокогорных полевок *A. roylei* [Kryštufek et al., 2017] получены сходные результаты. Среди наиболее значимых факторов при построении модели ареала также оказались параметры, характеризующие количество зимних и весенних осадков, а также рельеф (уклон) местности.

Местообитания тувинской полевки находятся на различной высоте в разных ча-

стях ареала. Так, в Хакасии они расселяются в границах высот 400–800 м над ур. м., а в Туве и Монголии – на высоте до 1800 м и более. Высота местности не вошла в число значимых факторов при моделировании ареала, так как сама по себе не является определяющим фактором для распространения туvinской полевки. Основными стациями для нее являются сильно разрушенные останцы и скальные выходы с большим количеством ходов, ниш, расщелин, которые используются животными для постройки убежищ, в качестве временных укрытий и для передвижений. Во многих случаях отмечается наличие кустарниковой и (или) древесной растительности в нижней части склона или каменистой россыпи, населенной туvinскими полевками. На северном побережье оз. Хубсугул отдельные поселения (колонии) полевки обнаружены в скальных выходах, поросших редким осинником с примесью лиственницы и кустарников. Однако, по нашим наблюдениям, наличие древесной или кустарниковой растительности не является обязательным условием для местообитаний туvinской полевки. Ни в одном из поселений, обнаруженных нами в Хакасии, древесной растительности в непосредственной близости не отмечено. Обязательным условием, помимо микрорельефа, очевидно, является наличие достаточного количества кормовых растений.

Поросшие густым лесом склоны туvinская полевка не заселяет. В результате тщательного обследования сходных по условиям обитания мест в Восточном Саяне, северных склонов Западного Саяна, восточных склонов Абаканского хребта (от левого притока Абакана р. Тея и до истока р. Абакан) полевки нигде больше не обнаружены [Кохановский, 1977, 1982]. Однако по интразональным остепненным участкам и долинам рек вид может проникать в горно-таежный или тундровый пояс. Например, в Туве туvinская полевка отмечена в горно-таежном поясе в долине р. Шивилиг (Шивилиг-Хем) в 40 км от Кызыла [Летов, 1962; Очиров, Башанов, 1975]. Также в окрестностях оз. Хубсугул туvinская полевка встречена в тундровом поясе в верховьях р. Жаргалан (южный склон г. Мунку-Сардык) [Литвинов, Базардордж, 1992]. Однако ее численность там крайне невелика: за несколько лет работы пойманы

две особи. При этом попадаемость в ловушки в тундровой зоне составила 0,2 особи на 100 ловушко-суток (ос./100 л.-с.), в то время как этот же показатель для каменистой степи в долине р. Жаргалан был 11,2–16 ос./100 л.-с. Это свидетельствует о том, что тундровые (гольцовые) биотопы являются не типичными для туvinской полевки. Поскольку местообитания туvinской полевки строго привязаны к сильно разрушенным останцам и скальным выходам, то внутри этих крупных изолированных друг от друга участков ареал также фрагментирован, что характерно для всех видов скальных полевков [Громов, Ербаева, 1995].

Туvinская полевка – вид малочисленный в пределах всего ареала. Об этом свидетельствует тот факт, что в музейных коллекциях локалитеты обычно представлены несколькими экземплярами, а часто всего одним. По мнению Н. А. Кохановского [1977], которому за четыре года работы на территории Хакасии удалось отловить всего 87 экз., туvinская полевка – самый редкий вид среди мышевидных грызунов на восточном склоне Кузнецкого Алатау. В ходе недавних целенаправленных поисков поселений туvinской полевки в лесостепных предгорьях Кузнецкого Алатау и Минусинской котловины, предпринятых В. В. Виноградовым [2012], только в одном случае в долине р. Черный Июс были обнаружены помет и запасы травы, предположительно принадлежащие туvinской полевке. Нам также не удалось обнаружить следов жизнедеятельности туvinской полевки в большинстве обследованных нами мест в Хакасии, в том числе и там, где обитание полевки ранее отмечалось другими авторами. Численность же туvinской полевки в обнаруженных нами поселениях в окрестностях озер Шира и Итколь в среднем составила 3,4 ос./100 л.-с., что является довольно низким показателем.

Северный хакасский участок ареала не входит в зону оптимума условий (см. рис. 1) согласно полученной модели, что объясняет депрессивное состояние популяции и крайне низкую плотность поселений туvinской полевки на этой территории. Низкая численность и малая плотность поселений туvinской полевки здесь, вероятно, объясняются ухудшением условий обитания в связи с изменениями климата. Из анализа палеонтологических данных известно, что на протяжении

голоцена и позднего плейстоцена тувинская полевка была распространена в долине Среднего Енисея гораздо шире [Андренко, Виноградов, 2009]. При этом периодическое уменьшение доли костных остатков скальных полевок в отложениях совпадало с периодами потепления климата и сокращением площади степей. Очевидно, что наблюдаемое в настоящее время потепление климата [Diffenbaugh, Giorgi, 2012] может привести к дальнейшему сокращению и фрагментации ареала тувинской полевки.

В отличие от хакасского участка ареала, при обследовании горного склона на правом берегу р. Жаргалан на северном побережье оз. Хубсугул тувинские полевки были обнаружены нами в точности в тех же местах, в которых они были найдены ранее [Литвинов, Базардорж, 1992]. При этом относительная численность тувинской полевки была 20 ос./100 л.-с., что значительно выше, чем в Хакасии. По-видимому, отсутствие активной хозяйственной деятельности и стабильный микроклимат Хубсугульской котловины способствуют лучшей выживаемости и воспроизводству локальной популяции тувинской полевки.

Наряду с территориями, где обитание тувинской полевки хорошо известно, подходящие для ее обитания условия, согласно полученной модели, наблюдаются по межгорным понижениям Монгольского Алтая, на южных склонах хр. Сайлюгем в Монголии, а также в российской части Горного Алтая, в долинах рек Чулышман и Чуя (см. рис. 1). На этих территориях ранее отмечено только обитание плоскочерепной (*A. strelzowi*) и большеухой (*A. macrotis*) полевок. Кроме того, оптимальные местообитания, согласно модели, связаны с нагорьем Сенгилен (юго-западный макросклон), однако эти территории, по-видимому, населены только хангайской полевкой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, полученная модель ареала, так же как и имеющиеся фактические сведения о находках тувинской полевки, подтверждают разобщенность ее ареала на несколько крупных частей: северную, расположенную преимущественно в Хакасии, южную – на территории Тувы и прилегающей территории Монголии, а также небольшой

участок на северном побережье оз. Хубсугул (Монголия). При этом в настоящее время хакасская и тувинская части ареала, по-видимому, изолированы друг от друга покрытым таежной растительностью Саянским хребтом. Также обособленным является участок на северном побережье оз. Хубсугул, где обитает отдельный подвид тувинской полевки.

Очевидно, что на территории Хакасии за последние десятилетия произошло существенное уменьшение количества обитаемых участков, что позволяет говорить, если не о сокращении ареала, то о значительном снижении численности и усилении фрагментации северной части ареала тувинской полевки. Вследствие строгой приуроченности тувинской полевки к специфическим каменистым биотопам фактические размеры территории ее обитания значительно меньше, чем можно представить, основываясь на экологической модели ареала. Сочетание малой области распространения и низкой локальной плотности обеспечивает высокий риск вымирания вида на территории Хакасии [Arita et al., 1990]. Поэтому необходимо продолжить исследования северного участка ареала с целью более точного выяснения области обитания тувинской полевки и разработки мер по ее сохранению.

Несмотря на отсутствие данных о совместном обитании тувинской и хангайской полевок на одной территории, необходимо провести более тщательное обследование восточной оконечности хр. Восточный Танну-Ола и нагорья Сенгилен с привлечением молекулярно-генетических методов видовой идентификации. Крайне желательно провести поисковые исследования на территории Восточно-Тувинского нагорья, где, согласно полученной экологической модели, вероятность обнаружить тувинскую полевку довольно высока. Остается невыясненным вопрос о границе распространения тувинской полевки в горах Монгольского Алтая. Также нуждается в проверке предположение о возможном распространении тувинской полевки на южных склонах хр. Сайлюгем и в российской части Горного Алтая, согласно построенной модели. Крайняя фрагментированность территории обитания и существование небольших удаленных и изолированных очагов, как на северном побережье оз. Хубсугул, делают это предположение не лишены оснований.

Мы благодарим куратора коллекции грызунов Зоологического музея Московского государственного университета В. С. Лебедева за помощь в работе с коллекцией. Мы также признательны анонимному рецензенту за ценные замечания и рекомендации, позволившие улучшить данную статью. Исследование поддержано Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.4. (AAAA-A16-116121410119-4) и РФФИ (проект № 17-04-00269 А).

ЛИТЕРАТУРА

- Андренко О. В., Виноградов В. В. Структура и динамика ареала тувинской полевки на территории Средней Сибири // Современные проблемы зоо- и фитогеографии млекопитающих: материалы конф. Пенза, 15–20 мая 2009 г. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. С. 6.
- Банников А. Г. Материалы к познанию млекопитающих Монголии. III. Лесные и высокогорные полевки // Бюл. МОИП. 1948. Т. 53, № 6. С. 29–45.
- Банников А. Г. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М.: АН СССР, 1954. 669 с.
- Бодров С. Ю., Костыгов А. Ю., Руднева Л. В., Абрамсон Н. И. Ревизия таксономического положения ольхонской полевки (Rodentia, Cricetidae) // Изв. РАН. Сер. биол. 2016. № 2. С. 171–181. doi:10.7868/S000233291602003X [Bodrov S. Yu., Kostygov A. Yu., Rudneva L. V., Abramson N. I. Revision of the taxonomic position of the Olkhon mountain vole (Rodentia, Cricetidae) // Biol. Bull. 2016. Vol. 43, N 2. P. 136–145. doi:10.1134/S1062359016020035].
- Виноградов В. В. Пространственно-временная организация сообществ мелких млекопитающих приенисейской части Алтае-Саянской горной страны. Красноярск: Изд-во КГПУ, 2012. 284 с.
- Глотов И. Н. О находках монгольской серебристой полевки (*Alticola argentatus semicanus* G. Allen) на территории СССР // Проблемы зоологических исследований в Сибири: материалы II совещ. зоологов Сибири. Горно-Алтайск, 1962. С. 51–52.
- Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1995. 522 с.
- Екимов Е. В. Сведения о распространении некоторых видов мелких млекопитающих в лесостепных районах Средней Сибири // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. о-ва): материалы междунар. совещ., г. Москва, 6–7 февраля 2003 г. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2003. С. 98.
- Кохановский Н. А. К морфологии и экологии горной серебристой полевки // Экология горных млекопитающих. Свердловск, 1982. С. 57–58.
- Кохановский Н. А. К экологии высокогорной серебристой полевки // Экология, методы изучения и организация охраны млекопитающих горных областей. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977. С. 87–88.
- Летов Г. С. Материалы к систематике, распространению и экологии горных полевок в Туве // Изв. Иркут. гос. противочумного ин-та. Т. 24. Иркутск, 1962. С. 285–296.
- Лисовский А. А., Оболенская Е. В. Исследование ареалов мелких млекопитающих Юго-Восточного Забайкалья методом моделирования экологической ниши // Журн. общ. биологии. 2014. Т. 75, № 5. С. 353–371.
- Литвинов Н. И. К распространению и систематике горных полевок Прихубсугулья // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья. Иркутск; Улан-Батор, 1973. Вып. 2. С. 201–209.
- Литвинов Н. И., Базардорж Д. Млекопитающие Прихубсугулья (МНР). Иркутск, 1992. 136 с.
- Литвинов Ю. Н., Абрамов С. А., Чергилина О. В., Симонов Е. П., Лопатина Н. В. Генетическая дифференциация скальных полевок в горно-степных районах северо-востока Внутренней Азии // Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология. 2015. Т. 12. С. 23–30.
- Маркина А. Б., Телегин В. И. Некоторые наблюдения по экологии высокогорной серебристой полевки в Хакасии // Проблемы зоологических исследований в Сибири: материалы II совещ. зоологов Сибири. Горно-Алтайск, 1962. С. 159–161.
- Млекопитающие Казахстана. Грызуны (песчанки, полевки, алтайский цокор) / гл. ред. А. А. Слудский. Т. 1. Ч. 3. Алма-Ата: Наука КазССР, 1978. 492 с.
- Моролдоев И. В., Шереметьева И. Н., Картавцева И. В. Первая находка восточноевропейской полевки (*Microtus rossiaemeridionalis*) в Бурятии // Рос. журн. биол. инвазий. 2017. Т. 10, № 2. С. 88–94. [Moroldoev I. V., Sheremetyeva I. N., Kartavtseva I. V. The first finding of East European vole (*Microtus rossiaemeridionalis*) in Buryatia // Russ. J. Biol. Invasions. 2017. Vol. 8, N 2. P. 266–271. doi:10.1134/S 2075111717030109.]
- Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 706 с.
- Очиров Ю. Д., Башанов К. А. Млекопитающие Тувы. Кызыл: Тув. кн. изд-во, 1975. 152 с.
- Павлинов И. Я., Лисовский А. А. (ред.). Млекопитающие России: системат.-геогр. справочник. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 604 с.
- Россолимо О. П., Павлинов И. Я., Подтяжкин О. И., Скулкин В. С. Изменчивость и систематика скальных полевок (*Alticola s. str*) Монголии, Тувы, Прибайкалья и Алтая // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 3. С. 426–437.
- Хляп Л. А., Бобров В. В., Варшавский А. А. Биологические инвазии на территории России: млекопитающие // Рос. журн. биол. инвазий. 2008. Т. 1, № 2. С. 67–83. [Khlyap L. A., Bobrov V. V., Warshavsky A. A. Biological invasions on Russian territory: Mammals // Russ. J. Biol. Invasions. 2010. Vol. 1., N 2. P. 127–140. doi:10.1134/S 2075111710020128].
- Юдин Б. С., Галкина Л. И., Потапкина А. Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 293 с.
- Янушевич А. И. Фауна позвоночных Тувинской области. Новосибирск, 1952. 143 с.
- Arita H. T., Robinson J. G., Redford K. Rarity in Neotropical forest mammals and its ecological correlates // Conserv. Biol. 1990. N 4. P. 181–192. doi:10.1111/j.1523-1739.1990.tb00107.x.
- Baldwin R. A. Use of Maximum Entropy Modeling in Wildlife Research // Entropy. 2009. Vol. 11, N 4. P. 854–866. doi:10.3390/e11040854.
- Bean W. T., Tange D., Osborn S. D. A suitability model for white-footed voles with insights into habitat associations at the southern boundary of their range // Northwest. Nat. 2016. Vol. 97, N 2. P. 105–112. doi:10.1898/NWN 15–28.1.

- Corbet G. B. The Mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. London: British Museum (Nat. Hist.), 1978. 314 p.
- Diffenbaugh N. S., Giorgi F. Climate change hotspots in the CMIP5 global climate model ensemble // *Clim. Change*. 2012. Vol. 114, N 3-4. P. 813-822. doi:10.1007/s10584-012-0570-x.
- Elith J., Phillips S. J., Hastie T., Dudik M., Chee Y. E., Yates C. J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // *Divers. Distrib.* 2011. Vol. 17, N 1. P. 43-57. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x.
- Enkhsbold N., Dazhao S., Batsaikhan N., Wang D., Tseveendorj D., Erdenetuya B. Study on the distribution and habitat characteristics of Brandt's vole // *Mong. J. Agric. Sci.* 2015. Vol. 13, N 2. P. 88-95. doi:10.5564/mjas.v13i2.524.
- Fick S. E., Hijmans R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // *Int. J. Climatol.* 2017. Vol. 37, N 12. P. 4302-4315. doi:10.1002/joc.5086.
- Fielding A. H., Bell J. F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models // *Environ. Conserv.* 1997. Vol. 24, N 1. P. 38-49. doi: 10.1017/S 0376892997000088.
- Forsman E. D., Swingle J. K., Davis R. J., Biswell B. L., Andrews L. S. Tree voles: an evaluation of their distribution and habitat relationships based on recent and historical studies, habitat models, and vegetation change. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-948. Portland, OR: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 2016. 119 p. <https://www.fs.usda.gov/treesearch/pubs/53112> (accessed on January 30, 2018).
- Kryštufek B., Shenbrot G. I., Gregori J., Benda P., Hutterer R. Taxonomic and geographic setting of Royle's mountain vole *Alticola roylei* revisited // *Mammalia*. 2017. Vol. 81, N 5. P. 503-511. doi:10.1515/mammalia-2016-0102.
- Lebedev V. S., Bannikova A. A., Tesakov A. S., Abramson N. I. Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of the cytochrome b gene // *Zool. Scr.* 2007. Vol. 36, N 6. P. 547-563. doi:10.1111/j.1463-6409.2007.00300.x.
- Liu C., White M., Newell G. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data // *J. Biogeogr.* 2013. Vol. 40, N 4. P. 778-789. doi:10.1111/jbi.12058.
- Pearce J., Ferrier S. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression // *Ecol. Model.* 2000. Vol. 133, N 3. P. 225-245. doi:10.1016/S0304-3800(00)00322-7.
- Pearson R. G., Raxworthy C. J., Nakamura M., Townsend Peterson A. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar // *J. Biogeogr.* 2007. Vol. 34, N 1. P. 102-117. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x.
- Pettorelli N., Vik J. O., Mysterud A., Gaillard J. M., Tucker C. J., Stenseth N. C. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change // *Trends Ecol. Evol.* 2005. Vol. 20, N 9. P. 503-510. doi: 10.1016/j.tree.2005.05.011.
- Phillips S. J., Dudik M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography (Cop.)*. 2008. Vol. 31, N 2. P. 161-175. doi:10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x.
- Phillips S. J. A brief tutorial on Maxent, versions: 3.3.1. Available online: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/ (accessed on January 30, 2019).
- Phillips S. J., Anderson R. P., Dudik M., Schapire R. E., Blair M. E. Opening the black box: an open-source release of Maxent // *Ecography*. 2017. Vol. 40, N 7. P. 887-893. doi:10.1111/ecog.03049.
- Pimm S. L., Jenkins C. N., Abell R., Brooks T. M., Gittleman J. L., Joppa L. N., Raven P. H., Roberts C. M., Sexton J. O. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection // *Science*. 2014. Vol. 344, N 6187. P. 1246752-1-1246752-10. doi:10.1126/science.1246752.
- Rossolimo O. L., Pavlinov I. J. Species and subspecies of *Alticola* s. str. (Rodentia: Arvicolidae) // *Prague studies in mammalogy* / Eds. Horáček I., Vohralík V. Praha: Charles Univ. Press, 1992. P. 149-176.
- Shenbrot G. I., Krasnov B. R. An atlas of the geographic distribution of the arvicoline rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia: Pensoft, 2005. 350 p.
- Swets J. Measuring the accuracy of diagnostic systems // *Science*. 1988. Vol. 240, N 4857. P. 1285-1293. doi:10.1126/science.3287615.
- Van Gils H., Conti F., Ciaschetti G., Westinga E. Fine resolution distribution modelling of endemics in Majella National Park, Central Italy // *Plant Biosyst.* 2012. Vol. 146, Suppl. 1. P. 276-287. doi:10.1080/11263504.2012.685194.
- Warren D. L., Seifert S. N. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria // *Ecol. Appl.* 2011. Vol. 21, N 2. P. 335-342. doi:10.1890/10-1171.1.
- Wilson D. E., Reeder D. M. (Eds). *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd ed. Johns Hopkins University Press, 2005. Vol. 2. 2142 p.
- Yost A. C., Petersen S. L., Gregg M., Miller R. Predictive modeling and mapping sage grouse (*Centrocercus urophasianus*) nesting habitat using Maximum Entropy and a long-term dataset from Southern Oregon // *Ecol. Inform.* 2008. Vol. 3, N 6. P. 375-386. doi:10.1016/j.ecoinf.2008.08.004.

The present range of Tuva mountain vole *Alticola tuvinicus* Ognev, 1950 (review of environmental conditions and modeling)

S. A. ABRAMOV, N. V. LOPATINA, I. V. MOROLDOEV, Yu. N. LITVINOV

Institute of Systematics and Ecology of Animals of SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: gterio@gmail.com; litvinov@eco.nsc.ru

This study analyzes the present distribution of the Tuva mountain voles based on literary data, museum collections, and the own materials. The bioclimatic model of potential species distribution has been constructed using 25 localities which were identified as the presence of Tuva mountain vole in the territory of Russia and Mongolia. It is shown that the species range of the Tuva voles consists of three large isolated parts: the northern one, located mainly in Khakassia; southern, located in Tuva and the adjacent territory of Mongolia; small area on the northern shore of Lake Khuvsgul in Mongolia. The examination of habitats of the Tuva mountain voles in the territory of Khakassia showed that in recent decades there has been a significant decrease in the number of inhabited sites, which indicates a significant decline of population and intensification of fragmentation of the northern part of the range of the Tuva mountain vole.

Key words: *Alticola tuvinicus*, species range, distribution, bioclimatic model, habitat preference, MaxEnt.