

Е. В. Карасева, А. Ю. Телицына, О. А. Жигальский

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ГРЫЗУНОВ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ



URSS

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова
Институт экологии растений и животных УрО РАН

**Е. В. Карасева,
А. Ю. Телицына,
О. А. Жигальский**

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ГРЫЗУНОВ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

Предисловие
академика РАН
В. Н. Большакова



URSS
МОСКВА

**Карасева Евгения Васильевна,
Телицына Александра Юрьевна,
Жигальский Олег Антонович**

Методы изучения грызунов в полевых условиях. — М.: Издательство ЛКИ, 2008. — 416 с.

В настоящей книге описаны методы: учетов численности (относительных и абсолютных) и мечения (индивидуального и массового); определения возраста; генеративного состояния грызунов различных видов, а также методы статистической обработки основных демографических характеристик популяций. Даны примеры применения методов во всех природных зонах России. Предложенная унификация описанных методов послужит усовершенствованию охраны грызунов одних видов и контролю численности других.

Для экологов и зоологов, а также для студентов вузов соответствующих специальностей.

Karaseva E. V., Telitsina A. Yu., Zhigalsky O. A.
The Methods of Studying Rodents in the Wild Nature

The book contains the description of the methods of estimating of population numbers (absolute and relative) in Rodents and marking of them (individual and group). The authors compare the results obtained by means of various techniques, evaluate their significance and discuss their drawbacks and advantages. The results of application of these methods in different geographic zones of Russia are presented. Most attention is given to methods of marking elaborated recently: radiotelemetry, radioisotopes, and administration of antibiotics. The proposed scheme of identification would promote the conservation of some Rodent species and population control in others.

This book could be of interest to the zoologists (ecologists and ethologists), who work in Research Institutes, Biological Departments of Universities and so on). This book could be useful for students and graduate students.

Издательство ЛКИ. 117312, г. Москва, пр-т Шестидесятилетия Октября, д. 9.
Формат 60×90/16. Печ. л. 26. Зак. № 1618.

Отпечатано в ООО «ЛЕНАНД».
117312, г. Москва, пр-т Шестидесятилетия Октября, д. 11А, стр. 11.

ISBN 978-5-382-00822-6

© Издательство ЛКИ, 2008

НАУЧНАЯ И УЧЕБНАЯ ЛИТЕРАТУРА	
	E-mail: URSS@URSS.ru
	Каталог изданий в Интернете: http://URSS.ru
	Тел./факс: 7 (499) 135-42-16
	Тел./факс: 7 (499) 135-42-46
URSS	

3909 ID 72903



9 785382 008226

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ	8
ВВЕДЕНИЕ	9
 <i>ЧАСТЬ ПЕРВАЯ</i>	
УЧЕТЫ ЧИСЛЕННОСТИ И ИХ ПРИМЕНЕНИЕ.....	14
I. ОБИТАТЕЛИ ТУНДРОВЫХ БИОТОПОВ	21
I.1.1. Лемминги, полевки	21
II. ОБИТАТЕЛИ ЛЕСНЫХ (ЗАКРЫТЫХ) БИОТОПОВ	26
II.1. Зверьки, ведущие наземный образ жизни.....	27
II.1.1. Полевки, мыши, лесной лемминг, лесная мышовка.....	27
II.2. Зверьки, ведущие древесный образ жизни	56
II.2.1. Обыкновенная белка	57
II.2.2. Соны	62
II.2.3. Азиатский бурундук	63
III. ОБИТАТЕЛИ ОТКРЫТЫХ БИОТОПОВ.....	64
III.1. Зверьки, ведущие наземный образ жизни.....	65
III.1.1. Серые полевки, степная пеструшка, экзоантропные формы домовых мышей, хомячки	65
III.1.2. Обыкновенный хомяк	75
III.1.3. Суслики.....	79
III.1.4. Сурки	83
III.1.5. Песчанки.....	89
III.1.6. Тушканчики.....	91



III.2. Зверьки, ведущие подземный образ жизни.....	96
III.2.1. Гиганский слепыш	97
III.2.2. Обыкновенный слепыш.....	98
III.2.3. Обыкновенная и восточная слепушонки	98
IV. ОБИТАТЕЛИ БЕРЕГОВ ВОДОЕМОВ И БОЛОТ	99
IV.1.1. Обыкновенный бобр	100
IV.1.2. Ондатра	104
IV.1.3. Водяная полевка.....	107
IV.1.4. Серая крыса (экзоантропная форма)	111
V. ОБИТАТЕЛИ СКАЛ И КАМЕНИСТЫХ ОСЫПЕЙ	112
V.1.1. Скальные полевки.....	112
VI. ОБИТАТЕЛИ НАСЕЛЕННЫХ ПУНКТОВ.....	114
VI.1. Настоящие синантропы	114
VI.1.1. Серая крыса (синантропная форма)	114
VI.1.2. Черная крыса (синантропная форма)	122
VI.1.3. Домовая мышь (синантропная форма).....	123
VI.2. Факультативные синантропы (гемисинантропы, полусинантропы).....	126

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

МЕТОДЫ МЕЧЕНИЯ И РЕЗУЛЬТАТЫ ИХ ПРИМЕНЕНИЯ	130
I. ОБИТАТЕЛИ ТУНДРЫ	144
I.1. Настоящие и копытные лемминги	144
II. ОБИТАТЕЛИ ЛЕСНЫХ (ЗАКРЫТЫХ) БИОТОПОВ	146
II.1. Зверьки, ведущие наземный образ жизни.....	146
II.1.1. Полевки, мыши, лесная мышовка	146
II.2. Зверьки, ведущие древесный образ жизни	164
II.2.1. Летяга.....	164
II.2.2. Обыкновенная белка.....	165
II.2.3. Сони	172
II.2.4. Азиатский бурундук	175
III. ОБИТАТЕЛИ ОТКРЫТЫХ БИОТОПОВ.....	176
III.1. Зверьки, ведущие наземный образ жизни.....	177
III.1.1. Полевки и домовая мышь (экзоантропная форма).....	177
III.1.2. Обыкновенный хомяк.....	179



III.1.3. Хомячки	184
III.1.4. Суслики.....	189
III.1.5. Сурки	192
III.1.6. Песчанки.....	195
III.1.7. Тушканчики.....	197
III.2. Зверьки, ведущие подземный образ жизни.....	200
III.2.1. Обыкновенная слепушонка.....	200
IV. ОБИТАТЕЛИ БЕРЕГОВ ЕСТЕСТВЕННЫХ И ИСКУССТВЕННЫХ ВОДОЕМОВ.....	201
IV.1.1. Обыкновенный бобр.....	201
IV.1.2. Ондатра.....	203
IV.1.3. Водяная полевка.....	206
IV.1.4. Серая крыса (экзоантропная форма).....	208
V. ОБИТАТЕЛИ СКАЛ И КАМЕНИСТЫХ ОСЫПЕЙ.....	215
V.1.1. Рыжая и красная полевки	215
VI. ОБИТАТЕЛИ НАСЕЛЕННЫХ ПУНКТОВ.....	216
VI.1.1. Серая крыса (синантропная форма).....	216
VI.1.2. Домовая мышь (синантропная форма).....	219
 ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ	
МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА И ГЕНЕРАТИВНОГО СОСТОЯНИЯ.....	
221	
I. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА	222
I.1. Виды грызунов, у которых коренные зубы с момента появления имеют корни.....	226
I.1.1. Обыкновенная белка.....	228
I.1.2. Азиатский бурундук	229
I.1.3. Сони	231
I.1.4. Суслики.....	237
I.1.5. Сурки	240
I.1.6. Лесная мышовка	245
I.1.7. Крысы	245
I.1.8. Мыши.....	247
I.2. Виды грызунов, у которых коренные зубы к моменту появления не имеют корней.....	249
I.2.1. Лесные полевки.....	249
I.2.2. Ондатра.....	255



I.2.3. Обыкновенная слепушонка.....	258
I.2.4. Песчанки.....	260
I.3. Виды грызунов, у которых коренные зубы не имеют корней в течение всей жизни	260
I.3.1. Водяная полевка.....	262
I.3.2. Норвежский лемминг	264
I.4. Насекомоядные.....	266
I.4.1. Землеройки-бурозубки	267
I.4.2. Кроты	269
II. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНЕРАТИВНОГО СОСТОЯНИЯ.....	269
II.1. Определение генеративного состояния при вскрытии	269
II.1.1. Организация рабочего места и порядок работы.....	270
II.1.2. Стадии половой активности самок.....	272
II.1.3. Стадии половой активности самок землероек-бурозубок	283
II.1.4. Стадии половой активности самцов.....	285
II.2. Стадии половой активности у живых зверьков.....	288
III. ОБРАБОТКА И АНАЛИЗ ПОЛУЧЕННЫХ МАТЕРИАЛОВ.....	289

ЧАСТЬ ЧЕТВЕРТАЯ

МЕТОДЫ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ ДАННЫХ.....	295
I. СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОЦЕНКИ.....	296
II. МЕРЫ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ТЕНДЕНЦИИ	298
III. СТАТИСТИЧЕСКИЙ ВЫВОД.....	306
IV. ПРОВЕРКА СТАТИСТИЧЕСКИХ ГИПОТЕЗ	310
IV.1. Выводы о среднем значении совокупности μ	311
IV.2. Выводы относительно $\mu_1 - \mu_2$ для независимых выборок....	313
IV.3. Выводы относительно $\mu_1 - \mu_2$ для зависимых выборок.....	314
IV.4. T-метод.....	320
IV.5. S-метод.....	321
IV.6. Сравнение T- и S-методов.....	323
IV.7. Выводы относительно дисперсии совокупности, σ_X^2	324
IV.8. Выводы относительно σ_1^2 / σ_2^2 по независимым выборкам.....	325
IV.9. Выводы о σ_1^2 / σ_2^2 по зависимым выборкам.....	327



V. ОШИБКИ ИЗМЕРЕНИЙ	329
V.1. Метод исключения при известной δ	330
V.2. Метод исключения при неизвестной δ	331
VI. МЕТОДЫ ОЦЕНКИ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ	332
VII. ОЦЕНКИ ОБИЛИЯ	337
VII.1. Оценки относительной численности популяции при проведении отловов посредством ловушко-линий	337
VII.2. Оценка численности населения при использовании метода мечения и повторного отлова	339
VII.3. Оценки численности и пространственного распределения мелких млекопитающих на площадках мечения	344
VII.4. Методы определения площади индивидуальных участков грызунов	350
VIII. АНАЛИЗ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ	355
VIII.1. Анализ цикличности популяций мелких млекопитающих	356
IX. ОЦЕНКА ВКЛАДОВ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ	362
X. СРАВНЕНИЯ МНОГОЛЕТНИХ РЯДОВ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ	367
ЛИТЕРАТУРА	370

ПРЕДИСЛОВИЕ ко второму изданию

Первое издание книги «Методы изучения грызунов в полевых условиях» (авторы Е. В. Карасева и А. Ю. Телицына) вышло в издательстве «Наука» в 1996 г. и разошлось в считанные месяцы. Тираж в 500 экземпляров далеко не удовлетворил всех заявок, что свидетельствует о востребованности книги специалистами-зоологами. Второе издание предпринято с целью удовлетворить возрастающие потребности «полевых» зоологов в методическом руководстве такого плана.

Первые две главы книги дополнены новыми материалами, опубликованными за последние годы. Кроме того, второе издание включает две новые части, посвященные методам определения возраста и генеративного состояния грызунов и методам статистической обработки основных демографических характеристик их популяций.

Е. В. Карасева, А. Ю. Телицына и О. А. Жигальский — известные полевые зоологи. Е. В. Карасева проработала более 30 лет в лаборатории медицинской зоологии ИЭМ им. Н. Ф. Гамалеи АМН СССР (руководитель Н. П. Наумов, впоследствии В. В. Кучерук), что дало ей возможность приобрести богатый и разносторонний опыт полевого зоолога. А. Ю. Телицына — этолог школы В. Е. Соколова, применяющая современные методики наблюдений за поведением грызунов в природе. О. А. Жигальский около 40 лет занимается проблемами регуляции численности, демографической и пространственной структуры млекопитающих и внедрением в эти исследования современных статистических методов обработки.

Мы считаем, что расширенное и дополненное издание этой книги принесет ощутимую пользу научным и практическим работникам при изучении биоразнообразия и различных аспектов экологии и этологии грызунов.

Академик РАН
В. Н. Большаков

ВВЕДЕНИЕ

Отряд грызунов (Rodentia) среди всех млекопитающих наиболее богат видами, которые широко распространены по всей планете, включая большинство океанических островов. Обособление отряда от ствола млекопитающих, вероятно, происходило в меловой период (Млекопитающие фауны СССР, 1963, Т. 4; Громов, Ербаева, 1995), но их ископаемые остатки регистрируются лишь в последующие периоды, начиная с палеоцена в Северной Америке, Европе и Азии (McKenna, 1961; Vianey-Liaud, 1985). Во всех случаях они принадлежат к уже достаточно специализированным формам.

Ближайшими родственными линиям грызунов считают анагалид (Anagalida) и зайцеобразных (Lagomorpha) (Novacek, 1985; Szalay, 1985; Wilson, 1989). Первая широкая адаптивная радиация приходится на ранний эоцен, в начале олигоцена происходит вторая радиация отряда, когда закладывается большинство современных семейств (Wood, 1974, 1975; Hartenberger, 1989).

Ряд морфо-физиологических и экологических особенностей грызунов позволяет им адаптироваться к разным условиям внешней среды, легко переносить ее ухудшение или избегать ее негативного воздействия. Большинство видов способно быстро восстанавливать численность, причем последняя может достигать наиболее высокого уровня, возможного для млекопитающих. Это определяется не только широтой приспособительных возможностей, но и исключительно интенсивным размножением. Такие биологические особенности определяют более быстрые темпы эволюции грызунов по сравнению с другими отрядами. В современную геологическую эпоху грызуны — самая процветающая группа млекопитающих (Simpson, 1945).

Грызуны населяют все биотопы суши, пригодные для существования млекопитающих. В большинстве биоценозов они составляют основу животной массы и доминируют среди млекопитающих.

Населяя самые разнообразные местообитания, грызуны образуют множество жизненных форм (Кашкаров, 1938). Приспособления к разным

экологическим условиям выражены у них четко и весьма разнообразны. Большинство грызунов относится к наземной жизненной форме, они роют норы или строят поверхностные гнезда. Есть и полуводные обитатели пресных водоемов и болот, а также приспособившиеся к подземному образу жизни и практически всю жизнь проводящие под землей. Ряд видов обитает в кронах деревьев. Встречаются специфические обитатели скал и каменистых россыпей.

Грызунам свойственно многообразие типов питания. Подавляющее большинство их — фитофаги, потребители вегетативных частей растений, древесной коры и ветвей, корневищ, луковиц, семян и мякоти плодов. При этом в питании многих грызунов немалое значение имеют животные корма, особенно насекомые. Вследствие большого числа видов, многообразия жизненных форм и высокой численности многих из них они во многом определяют структуру биоценозов. Роя норы, грызуны способствуют перемешиванию разных слоев почвы, что оказывает большое воздействие на растительные ассоциации. Кроме того, они влияют на растительный покров, выборочно поедая большое количество растений. В большинстве ландшафтов именно грызуны являются основными строителями нор, которые нередко представляют собой очень сложные и глубокие сооружения, сохраняющиеся в течение нескольких тысячелетий (Варшавский, 1962; Динесман, 1968). Грызуны играют важную роль в жизни человека. Среди них есть ряд видов, представляющих собой источник ценной пушнины — обыкновенный бобр (*Castor fiber* Linnaeus), обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris* Linnaeus), ондатра (*Ondatra zibethicus* Linnaeus), сурки (*Marmota*) и т. д. Мелкие грызуны составляют основу питания хищных промысловых зверей — соболя (*Martes zibellina* Linnaeus), лесной куницы (*M. martes* Linnaeus), европейской норки (*Mustela lutreola* Linnaeus), обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* Linnaeus) и др. Однако большинство грызунов играет негативную роль в жизни человека. Общеизвестен огромный вред, наносимый грызунами сельскому хозяйству. Грызуны являются носителями и переносчиками возбудителей многих инфекционных болезней людей и домашних животных.

Вследствие всего вышесказанного изучением экологии и поведения грызунов занимаются очень многие исследователи. Из всех статей, вышедших за последние десятилетия по млекопитающим, более 30 % посвящено грызунам (Новиков, 1975; Кучерук, Бокштейн, 1987). Однако, несмотря на большой интерес, проявляемый специалистами к изучению этой группы, существует еще очень много нерешенных проблем. Общеизвестно, как быстро деятельность человека меняет облик земной поверхности. В настоящее время практически не сохранилось не затронутых ею участков суши, производственная деятельность людей стала мощным глобальным фактором, сопоставимым с действием геологических и космических сил (Герасимов, 1974). В связи с постоянным изменением среды меняются и условия обитания животных, в том числе грызунов. Одни хорошо адаптируются к новым



условиям, другие постепенно вымирают. Приспособившиеся виды могут изменять свой экологический облик — особенности стациального распределения, питания, характер поведения, ритм активности и пр. Только знание экологии грызунов дает возможность разумно подойти к регуляции численности вредных видов и охране полезных.

Методов изучения грызунов в природных условиях, на полях и в населенных пунктах много, и они разнообразны. Они касаются численности, пространственного размещения, возрастного состава, размножения, питания, строения убежищ и др.

К сожалению, в последние годы интерес к натуралистическим наблюдениям сильно снизился — это большая ошибка. Зоолог должен развивать в себе качества полевого исследователя и умело использовать их. Только тогда применение учетов и других методов может быть по-настоящему осмысленным.

В ряде случаев много дают полевые эксперименты. Они могут быть очень просты. У нас в стране один из первых полевых опытов был проведен Б. К. Фенюком (1941). Он уносил окольцованных полевков на определенное расстояние от места поймки и далее наблюдал, сколько из них и когда возвратится обратно. Впоследствии этот эксперимент в разных вариантах проводили очень многие ученые; благодаря этим исследованиям был изучен инстинкт дома, или хоминг (Кожевников, Миронов, 1982; Чабовский, 1986 и др.). Широко распространены эксперименты, связанные с мечением зверьков, когда, например, на площадке вылавливают и изолируют старшую возрастную группу зверьков и далее наблюдают за изменениями поведения, пространственного распределения, интенсивности размножения более молодой части популяции.

Есть полевые опыты, связанные с искусственным изменением условий среды обитания грызунов. Например, Н. Л. Добринский и др. (1990) на южном Ямале изменяли кормовую емкость биотопов красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas), раскладывая овес. Результаты исследования показали, что даже незначительное увеличение кормовой емкости биотопа ведет к изменению пространственной структуры и демографических показателей его населения. Весьма многочисленны полевые эксперименты с искусственным разреживанием населения грызунов — дератизацией (Орленев 1987; Шилова 1993). Проведение экспериментов в природе особенно ценно, потому что они не изменяют среды обитания животных (если это не предусмотрено задачами опыта) и характера их поведения, что неминуемо происходит при содержании в вольерах и клетках.

Мы знаем немного работ, посвященных описанию различных методов изучения наземных позвоночных, в том числе грызунов, в природе. Одна из первых — работа Ю. М. Ралля (1947) о методах полевого изучения грызунов. Затем вышла книга Г. А. Новикова (1949, 2-е изд. — 1953) и «Методы изучения очагов болезней человека» под редакцией П. А. Петрищевой и Н. Г. Олсуфьева (1964), в которой сведены методы учетов численности,

оценки интенсивности размножения и других демографических характеристик позвоночных животных. Н. И. Ларина опубликовала «Методику полевых исследований экологии наземных позвоночных» (1968). Частично методика полевых исследований отражена в книге Е. В. Карасевой и Ю. В. Тошигина «Грызуны России» (1993) и М. Делани «Экология мелких млекопитающих» (Delany, 1974).

Несомненно, большинство перечисленных изданий, несмотря на их немалую ценность, в настоящее время значительно устарели. За последние десятилетия разработано много новых методов, особенно касающихся приемов мечения грызунов. Кроме того, почти во всех перечисленных книгах нет никаких сведений о специфике методов изучения синантропных грызунов, хотя эти животные благодаря длительному приспособлению к жизни около человека приобрели ряд специфических адаптивных черт, обязывающих зоологов к разработке особых подходов к изучению их образа жизни. Некоторые обобщения о методах учета синантропных грызунов приведены в работах Е. В. Карасевой (1990 а), Е. В. Карасевой и Ю. В. Тошигина (1993) и Л. А. Хляп (1994). В литературе также не освещались подходы к изучению зверьков-полусинантропов, временных обитателей построек и незастроенных территорий населенных пунктов.

В задачу этой книги входит описание наиболее широко применяемых методов изучения грызунов — учетов численности, мечения, определения генеративного состояния и возраста, а также статистических методов обработки полученных материалов. Большое внимание уделено методам, разработанным и применяемым в последние десятилетия, в том числе методам изучения синантропных (гемисинантропных) и полусинантропных (эвисинантропных) грызунов.

Территория России обследована недостаточно и неравномерно. Есть немало мест (примерно четверть всей страны), где вообще не проводилось никаких исследований грызунов. Такие места имеются даже в центре европейской части России (рис. 1). Все это говорит о том, как много еще предстоит сделать следующим поколениям зоологов.

Русские и латинские названия млекопитающих мы приводим в основном по книге И. Я. Павлинова с соавторами «Наземные звери России» (2002), независимо от того, какие названия использовали авторы в цитируемых работах. В некоторых случаях приводим и наиболее употребляемые синонимы.

Краткие сведения о распространении видов грызунов взяты из книг И. М. Громова и М. А. Ербаевой «Млекопитающие Евразии» (1995), I. Rodentia: Систематико-географический справочник (под ред. О. Л. Россолимо, 1995) и др.

Работа в основном построена по материалам отечественных зоологов и авторов этой книги, ранее не опубликованным. К данным зарубежных авторов мы обращаемся в том случае, когда они вносят что-то принципиально новое в затронутую проблему.

Первые две главы написаны Е. В. Карасевой и А. Ю. Телицыной. Дополнения к этим разделам во втором издании сделаны А. Д. Бернштейн. В основу третьей главы положена статья Н. В. Тупиковой «Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих», опубликованная в книге «Методы изучения природных очагов болезней человека» (1964 г.), почти неизвестная основной массе современных зоологов. Большой вклад в работу над этой главой внесла Т. Ю. Чистова. Четвертая глава целиком написана О. А. Жигальским.

Авторы надеются, что их труд принесет пользу как при научных исследованиях, так и в практической работе.

При работе над книгой мы получили ряд ценных советов от А. К. Агаджаняна, А. Д. Бернштейн, П. Л. Богомолова, Л. А. Гибет, Ю. А. Дубровского, Б. К. Карулина, В. В. Кучерука, Ю. А. Мясникова, Н. А. Никитиной, Н. М. Окуловой, В. Е. Соколова, С. А. Шиловой. Большой вклад в работу над третьей главой внесла Т. Ю. Чистова. Всем вышеназванным коллегам мы выражаем большую благодарность. Мы признательны также за помощь в подготовке книги С. П. Трушину, Э. А. Шимбиревой и Н. В. Невзоровой.

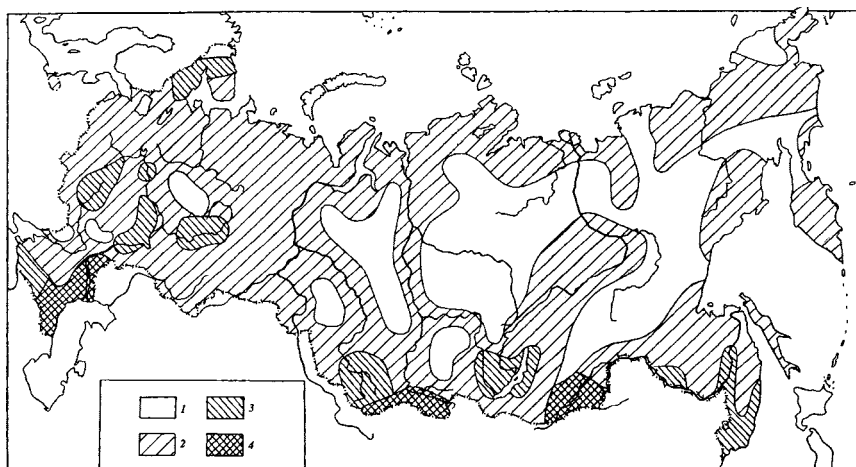


Рис. 1. Густота расположения пунктов обследования грызунов на территории России — видового состава и численности (число пунктов на 100 000 км²) (цит. по: Соколов и др., 1993, с изм.): 1 — 0, 2 — 1–10; 3 — 10–25; 4 — 26 и более

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

УЧЕТЫ ЧИСЛЕННОСТИ И ИХ ПРИМЕНЕНИЕ

Многим видам грызунов, особенно представителям семейства хомяковых (Cricetidae) и мышинных (Muridae) свойственны резкие сезонные и годовые колебания численности. За последние десятилетия накоплен обширный материал по этологии, пространственному распределению, популяционной экологии и динамике населения многих видов грызунов в условиях эксперимента и в природе. В то же время не решен вопрос о том, какие изменения в популяции связаны с проявлением внутривидовых механизмов (Christian, 1950, 1971; Шилова, 1985; Жигальский, Бернштейн, 1986, 1989; Zhigalsky, 1992), а какие обусловлены непосредственным действием внешних факторов (Элтон, 1934; Elton, 1942; Lack, 1954; Pearson, 1960, 1966; Ралль, 1947; Фенюк и др., 1963). Такое положение объясняется сложностью популяционных процессов и причинами методологического характера, преимущественно неадекватностью используемых методов учета и слабо разработанной математической системой оценивания численности и структуры населения. Одна из основных причин отсутствия строго научной теории динамики численности популяций — малочисленность долговременных стационарных наблюдений, во время которых регистрировалась бы не только численность, но и демографическая структура населения. Еще меньше исследований, посвященных одновременному изучению демографических характеристик популяции и условиям ее обитания (погодные, кормовые, обилие хищников и др.). Развитие общей концепции популяционной регуляции тормозится еще и тем, что большинство исследователей пытается объяснить все многообразие популяционных процессов действием какой-либо одной группы факторов. Приверженность к однофакторным гипотезам, объясняющим причины колебаний численности популяций, как справедливо отмечает Ханнсон

(Hansson, 1984), связана с тем, что сейчас не вызывает сомнения, что популяционные процессы определяются совместным действием эндо- и экзогенных факторов (Lidicker, 1973, 1978, 1987; Ивантер, 1975; Шилов, 1977; Соколов и др., 1986; Zhigalsky, 1992; Жигальский, 1994; Wolff, 1997; Шилов, 1997). Многофакторная теория обладает целым рядом преимуществ по сравнению с однофакторными концепциями, но и она не всегда может дать полное объяснение популяционной динамики.

Велики географические и биотопические различия в плотности населения грызунов. У животных одного и того же вида в разных частях ареала численность и ее изменения неодинаковы (Исаков, 1952 и др.). Данные, характеризующие обилие представителей данного вида в разных частях ареала, позволяют решать ряд общих теоретических вопросов: взаимоотношения животных с географической средой, историю ареалов и их судьбу в связи с хозяйственным освоением территории и многое другое (Исаков, Формозов, 1963).

Накопленные за последние десятилетия материалы показали, что цикличность в изменениях численности грызунов по годам далеко не всегда имеет место, а часто носит только сезонный характер (Taitt, 1985; Richards, 1985). Однако в работах, выполненных позже, было показано наличие популяционных циклов у мелких млекопитающих разных видов (Bernshtein, Zhigalsky, 1989; Жигальский, Кшнясев, 2000; Чернявский, Лазупкин, 2004).

Различные стороны биологии вида (интенсивность размножения и смертность, особенности поведения, характер биотопического распределения и пр.) сильно отличаются в годы с разным уровнем численности (Наумов, 1948 и др., Жигальский, 2002; Чернявский, Лазупкин, 2004). Поэтому одна из основных задач при изучении экологии, биогеографии и популяционной биологии грызунов — это учеты численности. Очевидно и большое практическое значение учетов. Информация о численности грызунов — носителей инфекций дает возможность прогнозировать эпизоотические вспышки, так как эпизоотии, как правило, возникают только при определенном уровне их численности. Планирование промысла пушных животных возможно также только при наличии данных об их численности.

Разработка методов учета численности грызунов и других млекопитающих у нас в стране была в основном начата в 30-е годы. Первое совещание по вопросам учета численности состоялось в 1932 г. в г. Ленинграде. Основные задачи в разработке методов учета были освещены в докладе Д. Н. Кашкарова. Авторы особенно подчеркивали, что, проводя учеты каким-либо методом, необходимо полученные результаты сравнивать с результатами, полученными другими методами. За последние десятилетия были проведены многочисленные исследования, продвинувшие далеко вперед методику количественного учета наземных позвоночных. Основные исследования в этом плане вели противочумные институты и санитарно-эпидемиологические станции. Учеты пушных промысловых грызунов разрабатывали преимущественно зоологи государственных заповедников.

В 1949 г. состоялось совещание зоологов, имевших значительный опыт применения количественных методов учета численности при полевых исследованиях. По материалам совещания был издан сборник «Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных» (под ред. А. Н. Формозова, 1952), в котором особую ценность представляет работа В. В. Кучерука. Следующие совещания по этой проблеме проходили в 1957 и 1961 гг. Все совещания были организованы отделом биогеографии Института географии АН СССР. В результате этих совещаний вышли две книги: «Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет» (под ред. Ю. А. Исакова и А. А. Насимовича, 1963), куда вошли описания учетов белки, бобра и ондатры, и «Организация и методы учета птиц и вредных грызунов» (под ред. А. Н. Формозова и Ю. А. Исакова, 1963).

С тех пор специальные совещания по учетам численности не проводились. Однако отдельные сообщения на эту тему рассеяны по различным изданиям. Это, например, материалы нескольких съездов Всесоюзного териологического общества, ряда специализированных совещаний по грызунам и др.

В этом разделе мы ставим перед собой цель описать все известные методы учетов численности грызунов и на отдельных примерах показать результаты их использования в деле познания экологии и этологии этой группы млекопитающих, а также оценить эти методы, т. е. сопоставить результаты учетов одного и того же вида разными методами. Мы также стремимся показать, какие материалы накоплены за последние десятилетия с помощью того или иного метода учета, и, следовательно, какие методы объективно оказались наиболее пригодными.

Принципиально новую группу составили методы учета, касающихся настоящих синантропных грызунов, особенно серой крысы. Учеты, проводимые не только в зданиях, но и на открытых территориях населенных пунктов, значительно расширили наши представления об экологии многих видов, в том числе полусинантропов (факультативных синантропов), в частности полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas), восточноевропейской полевки (*Microtus rossiaemeridionalis* Ognev) и др.

В конкретные задачи любого учета численности входит выявление для каждого вида состояния численности на данный момент, сезонного и многолетнего характера ее изменений, характера изменения численности по биотопам и распределения животных на территории. Кроме того, для мелких грызунов необходимо установить, каково количественное соотношение видов, населяющих отдельные биотопы и всю изучаемую территорию в целом, т. е. выделить доминирующие, обычные и редкие виды. Для решения этих задач имеется целый ряд методических приемов, которые могут быть применимы с большим или меньшим успехом в тех или иных случаях. Если учеты проводились разными методами, их результаты должны быть сопоставлены. Очень важно, чтобы зоологи, работающие в разных частях ареала одного вида, могли сравнивать свои материалы. Для этого необходима стандартизация методов учета.

Вслед за М. П. Лаптевым (1935) и Ю. М. Раллем (1947) мы подразделяем все учеты на прямые, имеющие дело непосредственно с выловом или подсчетом зверьков, и косвенные, когда ориентировочные сведения об их обилии основываются на учете следов жизнедеятельности (это норы, хатки и другие убежища, погрызы и т. п.), численности хищников-миофагов, а также на прямых опросах населения, данных анкет и др. (табл. 1)¹.

Прямые и косвенные учеты подразделяются на относительные и абсолютные. В первом случае можно сказать лишь, во сколько раз больше или меньше численность в одном биотопе по сравнению с другим или во сколько раз выросло или уменьшилось обилие животных от весны к осени и т. п. Абсолютный учет дает значительно больше возможностей. С его помощью можно определить истинную плотность населения грызунов, т. е. число особей на единицу площади. Надо сказать, что абсолютные учеты далеко не всегда более точны, чем относительные, но они преследуют другие цели. Например, косвенный учет путем подсчета входных отверстий нор полевок, проведенный на маршруте без определения его ширины, будет относительным учетом. Подсчет таких же отверстий на площадке определенных размеров или на маршруте определенной длины и ширины будет абсолютным учетом, но это применяется редко.

Учеты численности мелких грызунов целесообразно вести на многолетних стационарах (площадь в несколько квадратных километров), а с целью оценки региональной ситуации — выборочно в нескольких местах. Перед началом учетов проводится подготовительная работа, заключающаяся в основном в изучении местности. На тех стационарах, где имеются пахотные земли, нужен план землепользования, составленный землеустроителями, а для лесных угодий — таксаторами. С помощью этих планов и собственных наблюдений составляют общий план стационара, на котором должны быть выделены пойменные и плакорные территории, а в свою очередь в пойме — участки уремы, луга; на плакоре — леса, вырубки, гари разного возраста и открытые биотопы (поля, занятые сельскохозяйственными культурами в данном году, пастбища), а также мелиоративные сооружения; обязательно наносятся населенные пункты и дороги. В зависимости от задач и объектов исследования участки, на которых проводят мониторинг, могут быть ограничены определенными биотопами.

В каждом из основных типов биотопов желательно проводить учеты на протяжении достаточно длительного времени, чтобы охватить годы с разным уровнем численности (низкая, подъем, пик, спад) и в разные сезоны (весной перед началом размножения, после выхода первого помета, осенью по окончании размножения и др.). Объем учетных работ должен быть достаточно велик для получения репрезентативных данных по численности грызунов изучаемых видов в разных биотопах, в разные сезоны и годы.

¹ В табл. 1 в последней графе виды животных перечислены в том порядке, как они описаны в тексте.

ТАБЛИЦА 1

Методы учета численности грызунов

№ п/п	Метод	Для каких грызунов применяется
ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ		
Относительные учеты		
1	Ловушко-линии и их варианты (отлов плашками, капканами, живоловками)	Все виды мелких грызунов, сурки, песчанки, водяная полевка, серая и черная крысы, домовая мышь
2	Ловчие канавки, заборчики и их варианты.	Лемминги и все другие виды мелких грызунов, водяная полевка
Абсолютные учеты		
3	Визуальный учет грызунов на маршруте или площадке (в том числе с автомобиля, мотоцикла или с ручной фарой), а также в помещении	Лемминги, белка, бурундук, сурки, тушканчики, бобр, водяная полевка, серая и черная крысы
4	Учет на площадке различными орудиями лова	Мелкие лесные грызуны
5	Полный вылов на огороженной площадке или в помещении	Лемминги, мелкие лесные грызуны, серая и черная крысы, домовая мышь
6	Учет с помощью мечения ампутацией пальцев и повторного вылова грызунов	Мелкие грызуны, обыкновенный хомяк
7	Учет нор и других убежищ с выловом зверьков (раскопка нор, выливание, отлов капканами и пр.), пересчет поголовья через «коэффициент заселения»	Мелкие грызуны открытых биотопов, обыкновенный хомяк, суслики, сурки, песчанки, обыкновенная слепушонка, ондатра, водяная полевка, (экзоантропная) серая крыса
8	Полный вылов обитателей стогов и ометов	Мелкие грызуны открытых биотопов
9	Учет изолированной популяции путем выпуска проб меченых особей с последующим отловом	Мелкие грызуны открытых биотопов (в стогах и ометах), сурки, серая крыса
10	Подсчет трупов после истребительных работ	Серая и черная крысы
КОСВЕННЫЕ УЧЕТЫ		
Относительные учеты		
11	Опрос населения, распространение анкет	Все виды мелких грызунов, серая и черная крысы
12	Анализ статистических данных пушных заготовок	Белка, обыкновенный хомяк, сурки, бобр, ондатра, водяная полевка

№ п/п	Метод	Для каких грызунов применяется
1	2	3
13	Балльные оценки численности по биоиндикаторам	Белка, водяная полевка, серая крыса, домовая мышь
14	Пылевые площадки	Серая и черная крысы, домовая мышь
15	Учет отверстий нор, выбросов земли прикопок, курганчиков (без пересчета на поголовье)	Мелкие грызуны открытых биотопов, обыкновенный хомяк, суслики, сурки, песчанки, тушканчики, слепыши, водяная полевка
16	Учет следов на снегу и на песке	Все виды мелких грызунов, белка, тушканчики
17	Анализ погадок хищных птиц, а также содержимого желудков и экскрементов млекопитающих-миофагов	Все виды мелких грызунов, суслики, песчанки, тушканчики
18	Учет численности миофагов — млекопитающих и птиц	Мелкие грызуны открытых биотопов
19	Учет поселений, хаток и следов жизнедеятельности (погрызов, кормовых столиков и др.)	Копытные лемминги, бобр, ондатра, водяная полевка, скальные полевки
20	Учет с самолета скоплений нор, сурчин, различных повреждений и плотин, сделанных бобрами	Обыкновенная полевка, малый суслик, бобр, водяная полевка
21	Учет по количеству съеденной за сутки приманки	Серая и черная крысы
22	Определение доли заселенных грызунами построек от числа обследованных	Серая и черная крысы, домовая мышь

Необходимо проводить учеты и в населенных пунктах: в жилых зданиях, надворных постройках, на пустырях, в огородах и на приусадебных участках, что, к сожалению, зоологи делают редко. Без этих учетов нельзя четко представить особенности распространения многих видов животных. Например, в Верхневолжской низменности по побережью Иваньковского водохранилища полевая мышь вне поселений человека (поймы рек, агроценозы, опушки леса) немногочисленна, однако на территории поселка, зверосовхоза, в зарослях бурьяна и на огородах она весьма обильна (табл. 2). Таким образом, без сведений о численности грызунов в населенном пункте сложилось бы ложное представление о том, что полевая мышь в данном месте относительно редкий вид. Таких примеров можно привести очень много.

ТАБЛИЦА 2

Численность полевой мыши (число зверьков на 100 ловушко-суток) и ее доля от всех выловленных зверьков (индекс доминирования) в июле–августе 1990–1992 гг. на Верхневолжской низменности (наши данные, отлов плашками)

Тип биотопа	1990 г.			1991 г.			1992 г.		
	Всего зверьков	Число зв. на 100 л.-с.	Индекс доминирования, %	Всего зверьков	Число зв. на 100 л.-с.	Индекс доминирования, %	Всего зверьков	Число зв. на 100 л.-с.	Индекс доминирования, %
Пойма реки	52	3,5	16,0	118	2,9	11,0	–	–	–
Агроценозы	126	0,5	5,0	340	1,1	4,0	290	0,2	3,0
Опушки и лесные поляны	286	0,3	0,2	582	0,1	0,2	691	0,1	1,0
Территория поселков	113	32,0	84,0	108	39,0	89,1	135	35,0	90,0

При обследовании большой территории (которое обычно проводится с использованием автомобиля), нужно иметь карту (1 : 100 000), на которой показаны границы геоботанических выделов. Необходимо охватить учетами, насколько позволяет время, все основные выделы. Точки обследования должны располагаться равномерно по всей обследуемой территории. Обычно в каждой точке учет проводится в течение 2–3 дней.

Зоолог не должен ограничиваться только формальным применением тех или иных методик. Исследователь, изучающий грызунов, так же как и других животных, обязательно должен быть натуралистом. Необходимо, чтобы он хорошо ориентировался на местности, мог точно описывать состояние биотопов, вести глазомерную съемку местности, хорошо различать следы животных и уметь «читать» по ним.

При рекогносцировочных обследованиях в новом месте перед проведением учетов наблюдательному зоологу особенно помогает следопытство. Разравнивая поверхность песка или создавая искусственные пылевые площадки, уже по следам животных можно получить представление о том, какие виды здесь обитают (Формозов, 1935; Ралль, 1947; Руковский, 1986). Следы могут быть связаны как с передвижением животных (отпечатки лап, наброды по росе, тропинки и тропы, лазы водных животных в берегах и т. п.), так и с их трофической деятельностью:

по «кормовым столикам», по копкам корневищ можно различить, какими грызунами они сделаны, а также определить обилие животных.

Необходимо учитывать следы деятельности грызунов, связанные с устройством и расчисткой убежищ, различать видовую принадлежность нор, входных отверстий в них, выбросов земли, лежки, а также гнезд на поверхности земли, в траве, под землей и на деревьях (Руковский, 1986).

Большое значение имеет регистрация некоторых жизненных отправлений грызунов (экскрементов и их скоплений («уборных»), мочевых точек), а также трупов. Например, по внешнему виду экскрементов можно судить, принадлежат ли они серой или черной крысе (*Rattus rattus* Linnaeus) (Калинин, 1995), что очень важно для дальнейших работ.

Особое место занимают зимние и ранневесенние наблюдения, когда можно учитывать не только следы на снегу, хорошо набитые тропы, но для мелких грызунов и отдушины на поверхности снега, подтаявшие снежные ходы и гнезда.

Рассмотрение всего многообразия методов учета численности грызунов мы считаем целесообразным проводить по основным типам биотопов от тундры к пустыням. Основная масса информации относится к лесным биотопам и к открытым необлесенным территориям (сельскохозяйственным землям и степям). При описании обитателей различных биотопов мы распределили их по степени адаптации к данному местообитанию. Отлов бывает необходим, когда в результате проведения учетов собрано мало материала для исследования других сторон биологии животных.

I. ОБИТАТЕЛИ ТУНДРОВЫХ БИОТОПОВ

Основные обитатели тундры — это лемминги, населяющие растительные сообщества невысоких кустарничков, мхов, лишайников, а также полевка Миддендорфа (*Microtus middendorffi* Polakov). Только на юге по речным долинам, ивнякам, лиственничникам и другим древесно-кустарниковым местообитаниям в тундру проникают некоторые виды полевок (красная — *Clethrionomys rutilus* Pallas, полевка-экономка — *M. oeconomus* Pallas и узкочерепная — *M. gregalis* Pallas).

I.1.1. ЛЕММИНГИ, ПОЛЕВКИ

В России обитают 4 вида настоящих леммингов (*Lemmus*): норвежский лемминг, или пеструшка (*L. lemmus* Linnaeus), сибирский, или обский (*L. sibiricus* Kerr), желтобрюхий — (*L. trimucronatus* Richardson) и амурский лемминг (*L. amurensis* Vinogradov) и два вида копытных леммингов (*Dicrostonyx*): копытный, или ошейниковый, лемминг (*D. torquatus* Pallas)

и лемминг Виноградова (*D. vinogradovi* Ognev). Лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Lilljeborg) — типичный обитатель леса, о нем мы напишем в соответствующем разделе.

Лемминги — обитатели зональной (равнинной и горной) тундры. Норвежский лемминг распространен лишь на Кольском полуострове; сибирский — от устья р. Онега до р. Колымы на Новосибирских островах и о. Врангеля; желтобрюхий — к востоку от р. Колымы, на Чукотке и на Камчатке; амурский встречается от Приамурья и Забайкалья до среднего течения р. Омолон; копытный — обитает в арктической и субарктической тундре от Северной Двины до Чукотки, включая многие полярные острова и изолированно на Камчатке. Лемминг Виноградова известен только для о. Врангеля.

Перечисленные виды леммингов значительно различаются по биотопическому распределению. Норвежский лемминг, населяя разнообразные биотопы, избегает чисто лишайниковых и каменистых участков, любит увлажненные места; в качестве убежищ использует, главным образом, прикорневые и каменистые пустоты; питается мхами, ягелем, вегетативными частями травянистой растительности и т. п. (Насимович и др., 1951). Сибирский лемминг селится в основном в пониженных заболоченных участках тундры; питается осоками разных видов и пушицей, а также ветками кустарничков, грибами и мхами (Некрасова, 1974; Карасева и др., 1976). Копытный лемминг обычен в более сухих местах и наиболее многочислен в кустарничковой тундре; питается в основном побегами, листьями и корой карликовой березы и ивы, а также голубикой и морошкой (Дунаева, 1948; Сдобников, 1957 и др.).

Всем видам леммингов, за исключением амурского, свойственны резкие колебания численности — они массовые фоновые виды. Особенно многочислен на протяжении большей части ареала сибирский лемминг. В местах совместного обитания с копытным леммингом плотность населения сибирского обычного выше, чем копытного (Тюлин, 1938; 1940; Карасева и др., 1971; Тупикова, Емельянова, 1975; Юдин, 1976; Чернявский, 2002 и др.). Исключение составляет о. Врангеля, где лемминг Виноградова в некоторые годы не уступает по численности сибирскому (Чернявский, 2002). Леммингам, особенно норвежскому, в годы подъема численности свойственны массовые миграции.

Из-за своей массовости лемминги играют немаловажную роль в структуре тундровых биоценозов. Медицинское значение их изучено слабо. Известно, что сибирский лемминг — носитель возбудителей лептоспироза и туляремии (Карасева, Телицина, Лапшов и др. 1971).

Учет леммингов труден: во-первых, потому что в мохово-пушицевых, мохово-лишайниковых и других тундровых ассоциациях не видно отверстий нор, а, во-вторых, лемминги плохо идут на приманку.

Существуют два подхода к решению этой задачи: усовершенствование стандартных ловушек и отлов леммингов с помощью собаки. Кроме

того, леммингов учитывают и ловчими канавками. При усовершенствовании ловушек Геро крючок для приманки заменяют на трапик или на проволочные «усики» длиной 4 см, или же на нитку, укрепленную на крючке и на колышке. Эти приспособления значительно повышают уловистость ловушек (Копейн, 1958; Куксов, 1975; Карасева и др., 1971 и др.). Такие ловушки лучше ставить поперек поверхностных дорожек. В этом случае пробегающий зверек наступает на трапик, задевает за «усики» или натывается на нитку, и ловушка срабатывает.

Используя усовершенствованные ловушки Геро, можно проводить полный вылов зверьков на определенной площади, устанавливая их абсолютную численность. Таким же способом иногда определяют численность и других обитателей тундры (табл. 3).

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Абсолютные учеты

Полный вылов на огороженной площадке (табл. 1, 5). Наиболее точно отражает численность леммингов учет на огороженной площадке. С. В. Ельшин (1983), работая в мохово-лишайниковой тундре Таймыра, закладывал площадки 50×50 м, огораживая их полосами полиэтиленовой пленки высотой 40 см. Затем с помощью собаки (лайки) раскапывал норы и вылавливал зверьков. При этом методе население площадки удается выловить полностью, так как собака добывает всех зверьков — как активно передвигающихся по площадке, так и находящихся в норах, включая новорожденных. Автор указывает на относительную легкость выполнения этой работы.

На огороженной площадке можно также проводить учет, облавливая ее модернизированными ловушками, но он менее адекватен, так как попадаться будут только зверьки, ведущие самостоятельный образ жизни.

Проводили учет и на неогороженных площадках: отмечали стороны и углы вешками и далее обставляли площадку модернизированными ловушками. Площадки закладывали разных размеров: 100 м^2 (Карасева и др., 1971); 2500 м^2 (Тупикова, Емельянова, 1975); произвольных размеров (Карасева и др., 1976). Количество выставяемых ловушек также неодинаково. Н. В. Тупикова и Л. Г. Емельянова (1975) ставили по одной на 6 м^2 . С. В. Ельшин (1983) считает, что количество ловушек должно зависеть от числа найденных кормовых тропинок, кормовых площадок, «уборных» и пр., которые должны быть максимально обставлены. Экспонировать ловушки целесообразно в течение трех суток и осматривать их дважды в сутки. Этот метод, конечно, менее точен, потому что часть зверьков уходит с площадок. Примером могут служить учеты грызунов на не огороженных площадках на Южном Урале в 1973 г. (табл. 3).

С. В. Ельшин провел сравнение трех методов учета мелких млекопитающих на огороженных площадках и на маршрутах с собакой и на неогороженных площадках с отловом усовершенствованными плашками (табл. 4).

ТАБЛИЦА 3

Биотопическое распределение некоторых видов грызунов
в долине р. Танловой на Южном Ямале
в июле–августе 1973 г. (цит. по: Карасева и др., 1976)

Биотопы тундры	Учетная площадь, кв. м	Поймано особей на 1 га биотоп тундры		
		полевка- экономка	обский лемминг	копытный лемминг
Водораздел				
Мохово-лишайниковый	6400	–	25,0	15,6
Мохово-осоково-ерниковый	1400	–	392,8	7,1
Пойма р. Танловой				
Обильно увлажненный пушицево-осоковый в понижениях	3380	215,8	50,3	–
Осоково-кочкарниковое болото	3180	113,2	53,4	–

ТАБЛИЦА 4

Плотность населения мелких млекопитающих
в различных биотопах тундры,
определенная разными методами в 1980–1981 гг.,
Ямал, мыс Каменный (цит. по: Ельшин, 1983)

Биотоп тундры	Год	Число особей на 1 га		
		Учет плашками	Учет с собакой	
		на неогорожен- ных площадках	на огороженных площадках	на маршрутах
Мохово-ли- шайниковый	1980	5,1	6,3	6,5
	1981	0,2	0,9	0,8
Осоково- пушицево- моховой	1980	12,1	13,7	13,9
	1981	0,1	1,3	2,1
Ивняково- ерниковый	1980	14,6	14,3	14,4
	1981	2,2	2,0	1,8

Все три метода сходно отражают общую тенденцию динамики численности зверьков: средний уровень численности в 1980 г. и резкий спад в 1981 г.

Однако Ельшин справедливо считает, что наиболее объективные результаты могут быть получены при использовании собаки на площадках. При учетах площадочно-ловушечном методе на не огороженных площадках показатели получаются несколько заниженными — как за счет мигра-

ции части зверьков, так и за счет того, что в ловушки не попадают молодые зверьки, еще не покинувшие норы.

Использование собаки при учетах леммингов в тундре весьма целесообразно. Е. М. Корзинкина (1946) и Т. Н. Дунаева (1948) принимали за единицу обилия число зверьков, добытых с собакой за конкретный отрезок времени или на определенном участке маршрута. Е. В. Ельшин (1983) указывает на использование западносибирской лайки. Т. Н. Дунаева и В. В. Кучерук (1941) применяли при работе в тундре фокстерьера. Мы также использовали собаку этой породы. Фокстерьеры прекрасно справляются со своей задачей, а так как они небольшого размера, то перевозить их и содержать в экспедиционных условиях много проще, чем лаек. Натасканная собака — незаменимый участник обследования и учета численности. С помощью собаки очень удобно учитывать в различных биотопах также и другие виды мелких грызунов. Конечно, с собакой необходимо провести предварительную работу. Молодой собаке надо показать норы грызунов, помочь раскопать их, дать возможность задавить зверька, но приучить ее не есть отловленных зверьков. Обученная собака поможет провести абсолютный учет с помощью сплошного вылова грызунов. В ряде случаев собака дает возможность зоологу ориентироваться в новом месте, покажет ему, где большие скопления грызунов, а где их вообще нет.

Относительные учеты

Ловушко-линии и их варианты (табл. 1, 1). Несмотря на то, что этот метод не оптимален для учета леммингов, он может быть незаменим при изучении популяционной динамики этих грызунов. В частности Ф. Б. Чернявский (2002 и др.) расставлял в линии плашки с трапиком при исследовании копытных и настоящих леммингов на о. Врангеля, в Колымской низменности и на Западной Чукотке. Он считает, что при единообразии проведения таких учетов и большом объеме отработанных ловушко-суток этот метод дает адекватное представление о характере многолетних колебаний численности леммингов в разных частях их ареалов (рис. 1).

Ловчие канавки (табл. 1, 2). Метод будет подробно описан нами в разделе «Обитатели лесных биотопов». В тундре канавки с конусами или цилиндрами наиболее целесообразно применять на возвышенных сухих местах в зарослях ив и в кочкарниках. В таких условиях Б. С. Юдин (1962) вкапывал по 5 цилиндров в канавки по 20 м длиной и использовал их в течение 20 дней, ведя расчет на 100 цилиндро-суток. В каждом биотопе автор делал по 3–6 канавок.

Косвенные учеты

Учет поселений и запасов корма (табл. 1, 19). Описывая методы учета леммингов, необходимо указать еще на один специфический прием, которым можно учитывать только копытного лемминга и лемминга Вино-

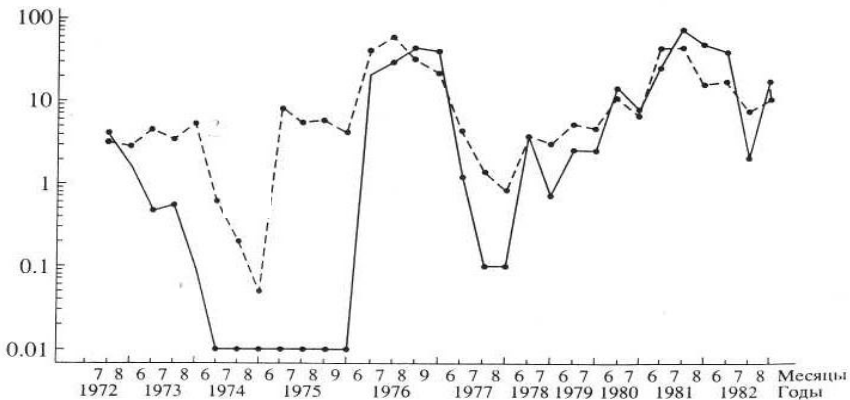


Рис. 1. Динамика численности сибирского (1) и копытного (2) леммингов на о. Врангеля в 1972–1982 гг.: по оси ординат — число леммингов на 100 ловушко-суток (цит. по: Чернявский, 2002)

градова. Учет основан на том, что зверьки этих видов летом живут семейными группами и делают запасы корма на зиму, расчищая для этого норы. Выбросы земли, расположенные у норных отверстий, хорошо маркируют отдельные поселения. Поэтому возможен учет таких поселений на маршрутах определенной длины.

Далее выборочно облавливают несколько поселений и определяют среднее число зверьков на одно поселение (Юдин и др., 1976; Бернштейн, Денисенко, 1990). Если есть возможность определить ширину маршрутной ленты, на которой учтено количество поселений, то число зверьков рассчитывают на площадь, что равносильно абсолютному учету.

II. ОБИТАТЕЛИ ЛЕСНЫХ (ЗАКРЫТЫХ) БИОТОПОВ

Россия — лесная страна, лес на ее территории занимает наибольшую площадь. Выделяются три лесных области: таежная, европейская широколиственная и дальневосточная хвойно-широколиственная (Лавренко, 1950). В этом разделе мы рассмотрим учеты грызунов лесных биотопов не только лесной, но и лесостепной зон.

Специфика леса как биотопа состоит в том, что он увеличивает жизненное пространство для животных. Чем сложнее лесное растительное

сообщество, чем больше его ярусность, тем разнообразнее в нем местообитания животных.

В лесу обитают грызуны, ведущие наземный и древесный образ жизни. Некоторые виды наземных грызунов немало времени проводят и на деревьях, например лесная (*Apodemus uralensis* Pallas) и желтогорлая (*A. flavicollis* Melchior) мыши, красная полевка. Азиатский бурундук (*Tamias sibiricus* Laxmann) ведет смешанный наземно-древесный образ жизни: зимует и размножается в земляных норах, но летом проводит большую часть времени на деревьях (Телегин, 1988).

К грызунам России, в наибольшей степени связанным с деревьями, относятся обыкновенная белка летяга (*Pteromys volans* Zinnacus) и сони (Gliridae). Однако сони нередко попадают и в ловушки, поставленные на земле. Белки во время гона также много бегают по земле.

В лесных биотопах, как правило, незаметны отверстия нор наземных грызунов, что усложняет характер учетов их численности. Учеты в основном связаны с отловом зверьков ловушками или ловчими канавками. В отличие от тундры, в лесных биотопах работало очень много зоологов, и методы учета для большинства видов разработаны достаточно полно. Исключение составляют сони, для которых надежных методов учета практически нет.

II.1. ЗВЕРЬКИ, ВЕДУЩИЕ НАЗЕМНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ

II.1.1. ПОЛЕВКИ, МЫШИ, ЛЕСНОЙ ЛЕММИНГ, ЛЕСНАЯ МЫШОВКА

Из мелких грызунов наиболее адаптированы к жизни в лесу лесные, или рыжие, полевки (*Clethrionomys*): рыжая (*Cl. glareolus* Schreber), красная (*Cl. rutilus* Pall), красно-серая (*Cl. rufocanus* Sundevall) и шикотанская (*Cl. sicotanensis* Tokuda). Эти виды заселяют зоны тайги и широколиственных лесов. Рыжая полевка — западный вид, населяет в основном европейскую часть России от западных границ до Саян.

Красная и красно-серая полевки распространены от Кольского полуострова до Дальнего Востока, а шикотанская — на Сахалине и Курилах.

Рыжая полевка наиболее многочисленна в европейских хвойно-широколиственных лесах. Красная — в южно-таежных, а также в лиственных лесах, преимущественно пойменных: на севере проникает в лесотундру, а на юге — в островные леса лесостепья. Красно-серая полевка обитает, главным образом, в горно-таежных районах; широко распространена в Алтайско-Саянской горной стране и на Дальнем Востоке.

В более северных областях в пище полевок большую роль играют мхи и лишайники. Рыжая полевка экологически более пластична и использует самый широкий спектр кормов. Красная полевка на большей части ареала — наиболее семеноядный вид. В рационе красно-серой и шикотанской полевок преобладают вегетативные части растений.

Благодаря своей многочисленности лесные полевки играют немалую роль в функционировании лесных биоценозов, в частности, являясь основной кормовой базой для многих хищников. Их численность подвергается резким колебаниям, но не столь значительным, как у серых полевок (*Microtus*). Относительно состава популяционных циклов для популяций, обитающих на периферии ареала и нарушенных территориях, наблюдаются более длительная фаза низкой численности (1–2 года), а для популяций центра ареала более длительной будет фаза средних численностей. При близких длительностях циклов в этих популяциях (4–5 лет), структура их различна. Для популяций из оптимума ареала следует ожидать более коротких популяционных циклов (3 года) (Krebs, Maer, 1975; Bernshtein et al, 1980; Иванкина, 1987, 1988; Жигальский, 1999, 2000 и др.).

Лесные полевки являются носителями многих опасных для человека инфекций, из которых наибольшее значение имеют геморрагическая лихорадка с почечным синдромом (ГЛПС) и клещевой энцефалит. Существование вируса последнего обеспечивается массовым паразитированием на лесных полевках личинок и нимф клещей *Ixodus persulcatus* Schulce и *I. ricinus* Linnaeus — основных переносчиков возбудителя этой болезни (Окулова, Мясников, 1979).

Вторую группу мелких грызунов — обитателей леса составляют лесные мыши (*Apodemus*). Систематика этой группы за последние годы претерпела значительные изменения. По современным представлениям (Павлинов, 2003) на территории России наибольшее распространение имеет лесная, или малая лесная, мышь (*A. uralensis* Pallas), которую ранее объединяли с европейской (*A. sylvaticus*). Малая лесная мышь обитает по всей Средней полосе России, а также на Кавказе, Урале, Алтае, в Казахстане и Средней Азии. Ареал собственно *A. sylvaticus* расположен в Европе в основном за пределами России, в частности в Белоруссии и Украине. Ее распространение в западных областях России требует дальнейшего уточнения. Помимо малой лесной, в Европейской части наиболее многочисленна желтогорлая мышь, а на востоке — восточноазиатская (*A. peninsulae* Thomas). Первые два вида, вместе с рядом других, выделенных в последнее время, объединяют в отдельный род или подрод *Sylvaemus* (Млекопитающие Евразии, 1995; Павлинов и др., 2002; Павлинов, 2003).

Лесные мыши связаны в основном с широколиственными и смешанными лесами. Малая лесная мышь предпочитает смешанные леса, восточноазиатская — осветленные с высоким травостоем, желтогорлая — широколиственные леса. При совместном обитании лесной мыши с желтогорлой последняя вытесняет лесную в березняки и в хвойные леса.

Все лесные мыши — семянояды, но в их рационе постоянно присутствуют также животные корма и небольшое количество вегетативных частей растений. Мыши являются носителями возбудителей туляремии, токсоплазмоза, лимфоцитарного хориоменингита, лептоспирозов, листериоза, токсоплазмоза и др. Кроме того, они прокармливают личинок и

нимф иксодовых клещей, медицинское значение которых общеизвестно (Никитина, 1979).

Условно мы относим к обитателям лесных биотопов и зверьков-эврибионтов — полевую мышь и мышь-малютку (*Micromys minutus* Pallas), так как для их изучения применимы все перечисленные в этом разделе методы. Оба вида обитают в основном в поймах рек, на высокотравных лугах, в зарослях тростника, а также среди бурьянной растительности. Встречаются также на лесных опушках, горах и полянах, но глубоко в лес не заходят. В конце лета скапливаются на посевах сельскохозяйственных культур.

Ареал полевой мыши состоит из двух частей: от западных границ России до Прибайкалья и отдельно в Приамурье и Приморье. Ее численность подвергается большим колебаниям, особенно на периферии ареала (Карасева и др., 1992 а). Медицинское значение полевой мыши определяется в основном тем, что она является носителем хантавируса — возбудителя геморрагической лихорадки.

Мышь-малютка распространена в лесной зоне от западных границ России до Приморья (исключая среднетаежную и северотаежную Сибирь, а также в степной и лесостепной зонах. Носитель возбудителей туляремии, лептоспирозов и некоторых других инфекций.

В роду серых полевков есть виды, которые не столь тесно связаны с лесными биотопами, но, тем не менее, многие из них обычны на открытых участках леса. Это пашенная, или темная, полевка (*Microtus agrestis* Linnaeus), полевка-экономка (*M. oeconomus* Pall), полевка Максимовича (*M. maximowiczi* Schrenck), дальневосточная, или большая, полевка (*M. fortis* Buchner), сахалинская (*M. sachalinensis* Vasin) и др.

Пашенная полевка распространена от западных границ России до Лено-Енисейского водораздела, ареал полевки-экономки в пределах России фактически занимает всю лесную зону от западных до восточных границ. Полевка Максимовича и дальневосточная встречаются от Забайкалья до среднего Приамурья, сахалинская — в северной и центральной частях Сахалина.

Все эти виды имеют много общих биологических черт. Они почти всегда обитают в увлажненных биотопах; в сырых заболоченных лесных участках, на открытых травянистых болотах (преимущественно осоково-злаковых), по берегам рек, стариц и ручьев, в приозерных котловинах и пр.

Некоторые виды — пашенная полевка, полевка-экономка, дальневосточная и др. — достигают высокой численности.

Полевка-экономка и пашенная полевка — носители лептоспир серогруппы *Gripotryphosa* — играют большую роль в природных очагах этого лептоспироза. Установлено заражение полевков-экономок туляремией, эризипеллоидом, листериозом и другими инфекциями.

Лесной лемминг заселяет сырые биотопы хвойных и хвойно-широколиственных лесов с обильным моховым покровом от западных границ России до Колымы и изолированно на Камчатке и Сахалине. Питается

лесной лемминг главным образом различными мхами. Известны вспышки его массового размножения и миграций.

Лесная мышовка (*Sicista betulina* Pallas) заселяет преимущественно лиственные и смешанные леса от западных границ России до Прибалтики. Избегает сырых заболоченных мест. Селится в основном по опушкам, зарастающим вырубкам и в зарослях кустарников. При понижении температуры впадает в оцепенение. Зиму проводит в спячке. Питается как растительной, так и животной пищей. Иногда достигает немалой численности. Многолетние изменения численности происходят не синхронно с изменениями численности других мелких грызунов.

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Ловушко-линии и их варианты (табл. 1, 1). Этот универсальный метод применяется необычайно широко не только в лесу, но и во многих других биотопах. Одними из первых учет ловушками применили Ч. Элтон с соавторами (Elton et al., 1931), изучая в течение трех лет динамику численности мышей и полевок в окрестностях Оксфордского университета. У нас в стране учет зверьков таким путем впервые предложил В. Н. Шнитников (1929). Н. И. Калабухов и В. В. Раевский (1933) усовершенствовали и конкретизировали этот метод. Они предложили использовать стандартную приманку, расставляя ловушки (плашки) в линии и определяя численность зверьков из расчета процента попадания в ловушки (отсюда и название метода — метод ловушко-линий). В дальнейшем А. Н. Формозов (1937) свел все сведения об учетах ловушко-линиями. В. В. Кучерук (1952, 1963), а также В. В. Кучерук с соавторами (1963) уточнили и расширили ряд приемов использования этого метода.

Метод ловушко-линий имеет много достоинств: одновременно с данными о численности зоолог получает и самих зверьков, т. е. пробу из популяции; добытые грызуны в зависимости от поставленных задач могут быть использованы как коллекционный материал, по данной выборке могут быть определены возрастной состав и интенсивность размножения, особенности питания (по содержимому желудков); зверьки могут быть исследованы на зараженность инфекциями, на присутствие и обилие паразитов и др.

У нас в стране такой учет в большинстве случаев проводят с помощью малых плашек (ловушек Геро), которые расставляют в линию.

Попадаемость в плашки зверьков и, следовательно, результаты учета во многом зависят от конструкции ловушек и того, как их подготовили к работе. Плашки бывают двух типов: с трапом и без трапа. Чтобы попасть в ловушку, зверек должен наступить на трапик или, во втором случае, потянуть за приманку, которая надета на крючок. При применении плашек с излишне тугой пружиной зверек часто съедает наживку, а пружина не спускается и он не попадает в плашку.

При более слабой пружине и хорошей насторожке попадаемость значительно увеличивается. В. А. Попов (1967) придавал большое значение размеру рабочей площади плашки. Если рабочая площадь плашки меньше 20 см^2 , то возрастает число случаев, когда пружина срабатывает, а зверек не попадает. Лучшие результаты дают плашки с рабочей площадью $25\text{--}30 \text{ см}^2$. При увеличении этой площади удар дужки часто приходится позади зверька, перебивает хвост, и грызун убегает. Намного снижается уловистость плашек, если их делают на фанерных дощечках, так как фанера от влаги разбухает и коробится, затрудняя работу пружины, дужка ложится неплотно и плохо прижимает зверька. Желательно использовать плашки с дощечками, пропитанными органическим маслом. Перед работой плашки должны быть тщательно отрегулированы с помощью напильника и пассатижей.

Кроме плашек на дощечках употребляют плашки облегченного типа, без деревянной основы. Такие «ловушки-стульчики» (ловушки Соколова) имеют большое преимущество, так как они очень легкие (100 штук весят всего около 2,5 кг, тогда как такое же количество обыкновенных плашек — 8–9 кг). Они незаменимы в тех случаях, когда зоолог вынужден переносить на большие расстояния ловушки на себе. Недостаток их в том, что в природных условиях их труднее находить и поэтому их больше теряется. Применяя эти ловушки, нельзя забывать, что каждую из них надо укреплять с помощью металлического штыря или палки, так как иначе зверек, попавший одной лапой, часто утаскивает легкую ловушку.

Польские ученые при учете численности обычно применяют живоловки. При этом есть два подхода — с изъятием, когда отловленных зверьков оставляют в виварии, и без изъятия — животных выпускают обратно (Adamczewska-Andrzejewska et al., 1990 и др.).

В качестве приманки в плашках чаще всего используют корку хлеба, отрезанную снизу или сбоку, смазанную подсолнечным нерафинированным маслом и разрезанную на квадратики, примерно по $1\text{--}1,5 \text{ см}^2$. Иногда хлебную корку предварительно поджаривают для увеличения твердости кусочков хлеба.

Н. Н. Воронцов (1963) предложил вместо хлеба использовать кусочки пенопласта, также смоченные подсолнечным маслом. Применение той и другой приманки показало, что они действуют идентично, поскольку грызунов привлекает запах подсолнечного масла.

За рубежом в большинстве случаев в качестве приманки используют арахисовое масло, которым живоловку смазывают внутри. Живоловки наживляют также маленькими мешочками с овсом. На все эти приманки особенно хорошо ловятся зверьки, в рационе которых преобладают семена (мыши, хомячки), а полевки, питающиеся в основном вегетативными частями растений, ловятся несколько хуже.

Для отлова представителей рода серых полевок иногда применяют свежую морковь (Карасева и др., 1957 б). Однако для того чтобы данные

учетов были более сравнимы, плашки целесообразно наживлять стандартной приманкой, т. е. корочками хлеба, смоченными подсолнечным маслом. Целесообразно наживлять плашки на стационаре и укладывать их рядами в небольшие мешочки, рассчитанные на 25 ловушек, что облегчает труд ловца (Кучерук, 1963).

Плашки выставляют в линии, при этом число ловушек в линиях бывает различно. Ставят их и по 100 штук (Наумов, 1948; Карасева и др., 1957; Кулик, Никитина, 1960 и др.), и по 50 (Кошкина, 1967 а и др.), и по 25 (Кучерук, 1952). Наиболее целесообразен последний способ, так как при постановке 50 и 100 штук линия не всегда укладывается в контуры однотипного выдела, пересекая несколько биотопов, что затрудняет характеристику обилия зверьков в каждом из них. Кроме того, постановка линий по 25 штук дает возможность оценить дисперсность распределения грызунов; т. е. число (или процент) линий, на которых пойманы зверьки определенного вида.

Плашки расставляют через 5 м одну от другой, выбирая в радиусе не более 1 м наиболее подходящее место, т. е. какое-либо укрытие, например у корней деревьев, вдоль лежащего дерева и т. п., а также у отверстия норы или на поверхностной дорожке. А. Н. Формозов (1937) рекомендовал, когда нет естественных укрытий, устраивать их самим, например, в лесу из коры деревьев делать над ловушкой подобие маленького шалашика, который предохраняют приманку от намокания во время дождя.

При работе на стационарах линии плашек в пределах каждого из выделенных биотопов ставят на расстоянии не меньше чем 150–200 м одну от другой в объеме не менее 100–200 ловушко-суток в каждый тур учетов. Чем ниже численность, тем ловушко-линий должно быть поставлено больше. В среднем учеты должны охватывать 2–3 % обследуемой площади.

Польские ученые закладывают квадратные площадки со стороной, равной 10 м, и по углам их ставят живоловки. Число пойманных зверьков рассчитывают на 100 ловушко-суток (Adamczewska-Andrzejewska et al., 1990; Adamczyk et al., 1988). При таком распределении орудий лова достигается большая равномерность в облове территории, но такой отлов более трудоемок. В России его применял И. А. Жигарев (1990).

Ю. В. Ковалевский и др. (1971) на площади 12 км² в лесу хвойно-широколиственной подзоны с целью картографирования размещения и численности мелких грызунов выставляли линии по 25 ловушек, насыщая ими отдельные геоботанические выделы, карта которых была составлена в ходе предварительной крупномасштабной геоботанической съемки. Общий объем работы составлял 109 учетных линий, т. е. по 9 линий на 1 км². В результате была составлена крупномасштабная карта плотности населения рыжей полевки — массового для этих мест вида. Авторам не удалось привязать места наибольшей численности рыжей полевки к каким-либо определенным геоботаническим выделам. Они объясняют это недостаточной подробностью (точностью) ботанической карты. Но, может

быть, это объясняется очень высокой экологической пластичностью вида, которая нивелирует степень его привязанности к тем или иным лесным биотопам.

В Верхневолжской низменности (Тверская обл.) мы вели работу на площади в 7 км², в которую входил участок леса, пахотные поля, пойма реки с лугом и населенный пункт. Ловушко-линии по 25 штук выставляли на двое суток в определенных точках в шахматном порядке через 300 м одну от другой. Таким образом, учетами были охвачены равномерно все биотопы, включая населенный пункт. Этот метод дал возможность сделать крупномасштабную съемку распределения всех видов грызунов, населяющих данную местность. Путем соединения точек с одинаковыми показателями численности были сделаны карты изолиний, показавшие приверженность грызунов разных видов к определенным типам биотопов. Например, обнаружено, что рыжая полевка достигает наибольшей численности в наиболее захламленных участках леса (с кучами хвороста, поваленными деревьями и пр.) вне зависимости от типа растительности. Чтобы получить сопоставимые результаты, таким методом необходимо проводить учеты на всей обследуемой территории в сжатые сроки. Это возможно только при участии многих ловцов и наличии достаточного количества орудий лова.

О. Л. Лукьянов с соавторами (1982), Г. В. Кузнецов с соавторами (1990) располагали плашки иначе: в форме так называемых «трансектов», проходящих через разные биотопы очень длинных линий из нескольких сотен плашек, которые держат по несколько дней.

Ловушки должны стоять на одном и том же месте, по мнению Н. П. Наумова (1948) — 3 дня, В. К. Попова (1960) — 5 дней. Многие экспонируют ловушки одни сутки, вернее одну ночь (Карасева, 1957; Кулик, Никитина, 1960; Никитина, Кулик, 1962; Кучерук, 1963; Бернштейн и др., 1987 и др.), т. е. ловушки выставляют в конце дня, а проверяют и снимают на другое утро. Так работает вся противочумная система (Организация и методика зоологических работ, 1959; Фенюк и др., 1963) и санэпидслужба. В этом способе есть свои преимущества, так как зверьки попадают в руки зоолога «свежими», что особенно важно для дальнейших микробиологических и вирусологических исследований. Кроме того, в первые сутки обычно ловится больше зверьков, чем в последующие, и, следовательно, если ловушки держать больше одной ночи, данные по численности будут несколько занижены (Кучерук, 1963). О. А. Лукьянов и др. (2002), используя метод многосуточного безвозвратного изъятия для оценки численности и миграционной активности животных, показал, что по мере увеличения длительности отловов существенно изменяются численность и половозрастная структура выловленных животных, что в свою очередь может привести к неадекватным оценкам. Следует иметь в виду, что в разные дни ловятся зверьки разных возрастных групп: в первый день чаще попадают взрослые особи, в последующие дни — молодые, что объясняется

ТАБЛИЦА 5

Попадаемость в плашки сеголеток полевой мыши
в разные дни отлова (Терско-Кумская низменность)

Месяц	1961 г.					
	1-й день		2-й день		3-й день	
	всего зверьков	доля сеголеток, %	всего зверьков	доля сеголеток, %	всего зверьков	доля сеголеток, %
Апрель	20	–	40	–	22	–
Май	48	4,0	49	9,3	82	60,6
Июнь	57	10,0	54	70,0	–	–
Июль	35	85,7	45	68,5	78	100
Месяц	1962 г.					
	1-й день		2-й день		3-й день	
	всего зверьков	доля сеголеток, %	всего зверьков	доля сеголеток, %	всего зверьков	доля сеголеток, %
Апрель	32	–	85	5,9	43	6,9
Май	–	–	–	–	–	–
Июнь	84	24,3	76	76,3	136	100
Июль	31	67,7	121	100	134	100

большей активностью взрослых. Они более уверенно чувствуют себя на своих участках и поэтому скорее попадают в ловушки, тогда как молодые зверьки более робки и осторожны. Это особенно выражено при учетах серой крысы, о чем будет сказано дальше, но достаточно четко проявляется и у грызунов других видов. Например, по материалам, полученным нами в Терско-Кумской низменности в 1961 г., среди полевых мышей в мае и июне в первый день ловились преимущественно перезимовавшие особи, а на второй и третий день — сеголетки. Эта закономерность несколько нарушилась только в июле, так как к этому времени сеголетки, родившиеся ранней весной, уже были вполне взрослыми особями, а перезимовавших ловилось очень мало (табл. 5). Аналогичные результаты получены нами и в отношении других видов: полевки-экономки, обыкновенной полевки (*Micritus arvalis Pallas*) и восточноевропейской. А. Д. Бернштейн с соавторами (1994) сообщают, что в первые сутки отлова сеголетки рыжей полевки, недавно приступившие к самостоятельной жизни, редко попадают в ловушки, как в плашки, так и в живоловки.

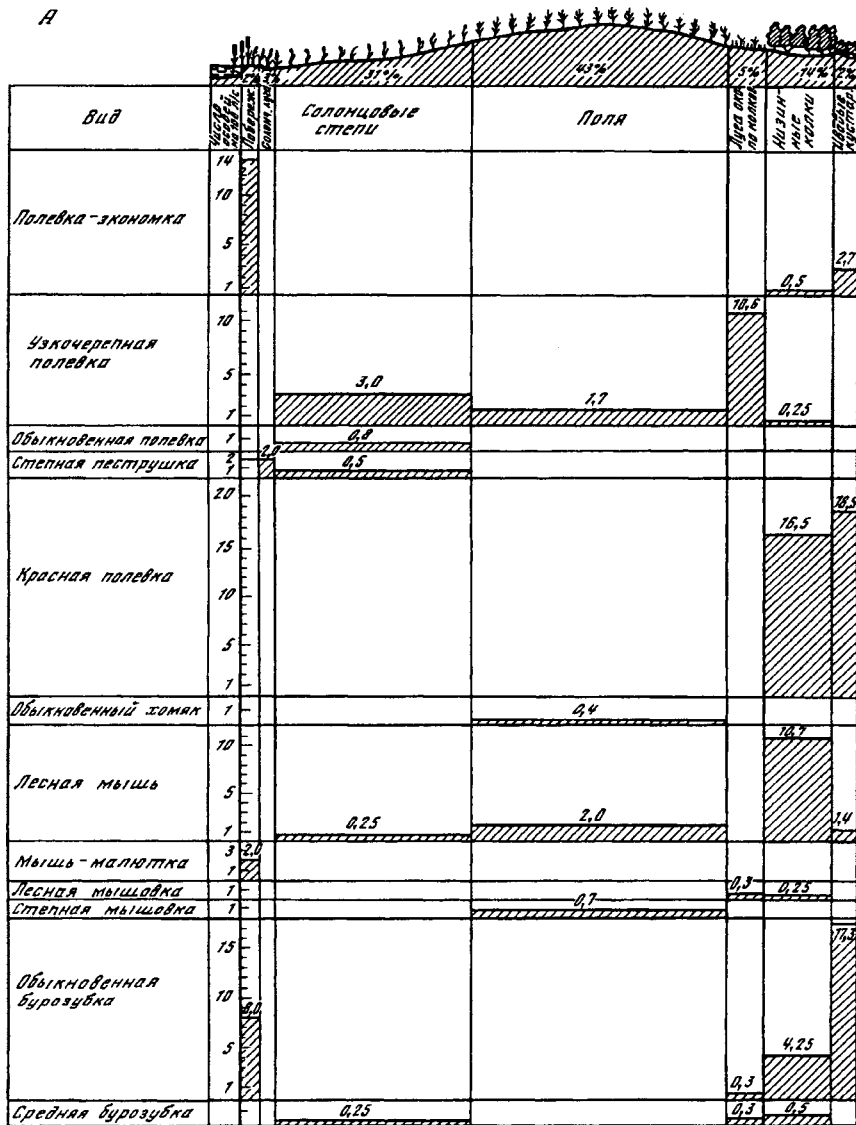


Рис. 2(А). Распределение мелких млекопитающих по разнотипным угодьям южной лесостепи (цит. по: Никифоров, 1959)

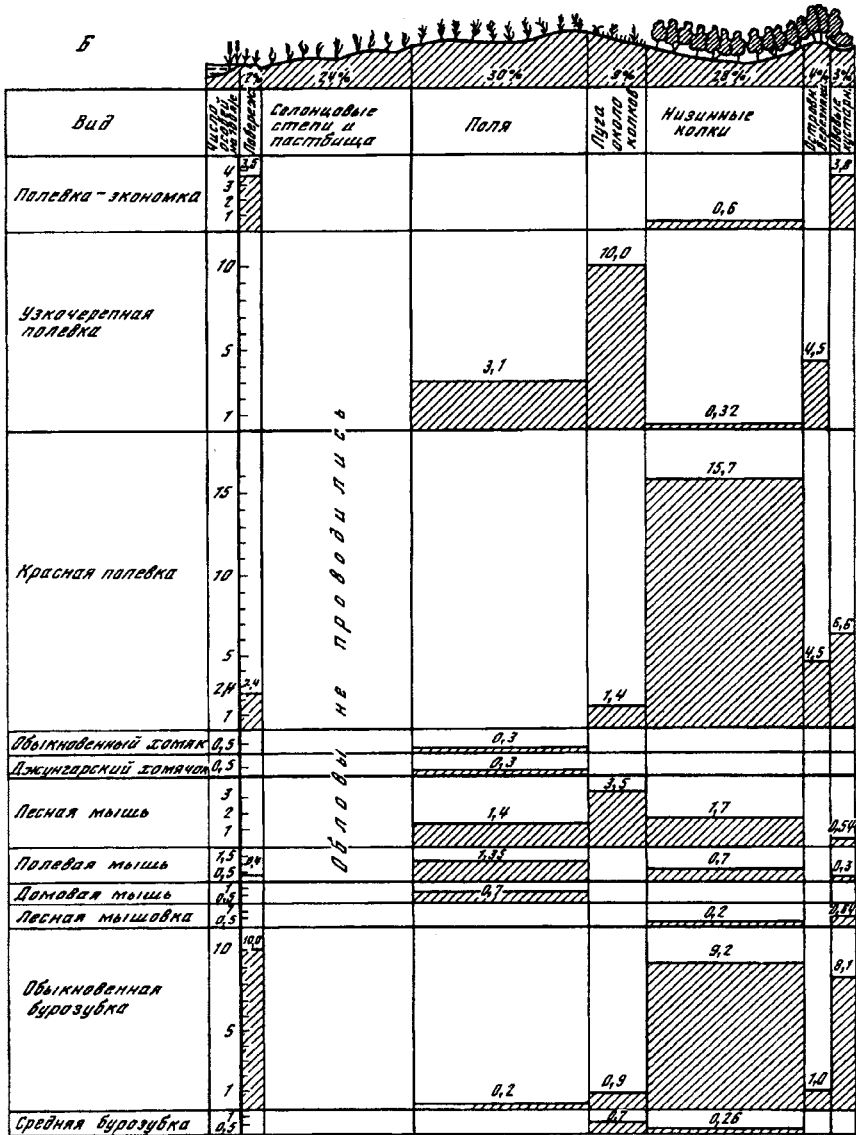


Рис. 2(Б). Распределение мелких млекопитающих по разнотипным угольям средней лесостепи (цит. по: Никифоров, 1959)

Таким образом, более достоверные выборки из популяции можно получить при отлове грызунов в течение нескольких суток. В тоже время, для сопоставления численности в разных географических точках, в разные годы и сезоны, полученные таким образом результаты сделает эти сравнения более корректными.

В итоге учет ловушко-линиями дает возможность в каждом биотопе определить количественное соотношение видов, выделить виды-доминанты, определить относительную численность особей каждого вида (процент попадания) и выявить распределение животных по территории, т. е. процент линий, в которых встретился данный вид, от общего числа выставленных линий.

Для общей характеристики всей обследуемой территории стационара целесообразно пересчитывать данные учетов на «объединенный гектар». Это понятие введено Ю. М. Раллем (1936, 1947). Он пишет, что «объединенный гектар» как бы составлен из всех населенных грызунами местообитаний пропорционально их территориальному удельному весу в изучаемой местности. В. В. Кучерук с соавторами (1964) ввели понятие «средней взвешенной численности», что вообще сходно с предыдущими показателями, но относится не к гектару, а к среднему на 100 ловушко-суток, где учитывается удельный вес каждого обследованного биотопа. Этот метод пересчета использовали многие зоологи (Кучерук, 1952, 1963; Окулова, 1963; Никифоров, 1959 и др.).

Л. П. Никифоров (1959) предложил графически изображать численность зверьков на «объединенном гектаре». На [рис. 2](#) представлено соотношение обилия видов в пределах биотопов и их удельный вес на обследованной территории.

Несомненно, метод ловушко-линий имеет свои недостатки. Так, улов грызунов сильно зависит от условий погоды: во время дождя приманка размокает и ловушки не работают, а при мелком дожде подвижность зверьков увеличивается и соответственно возрастает число попавших в ловушки. Зверьки разных видов по-разному реагируют на предлагаемую им приманку. Кроме того, попадаемость в ловушки определяется видовыми различиями подвижности зверьков: виды с большей исследовательской активностью чаще попадают в ловушки, чем менее активные. Примером может служить высокая попадаемость в плашки землероек бурозубок (*Sorex*). Весьма справедливо общепринятое мнение, что обычно землеройки более обильно ловятся в канавки, но в годы высокой численности процент их попадания в плашки тоже велик. Вряд ли для этих насекомоядных зверьков особенно привлекателен запах подсолнечного масла. Очевидно, дело в том, что беспрерывно снующие в разных направлениях в поисках живого корма землеройки натываются на ловушки и попадают в них. Вследствие их высокой активности иногда они буквально забивают плашки, так что зверьки других видов попадают меньше и реальное соотношение видов несколько искажается. Например, в некоторых районах Северного Казахстана землеройки

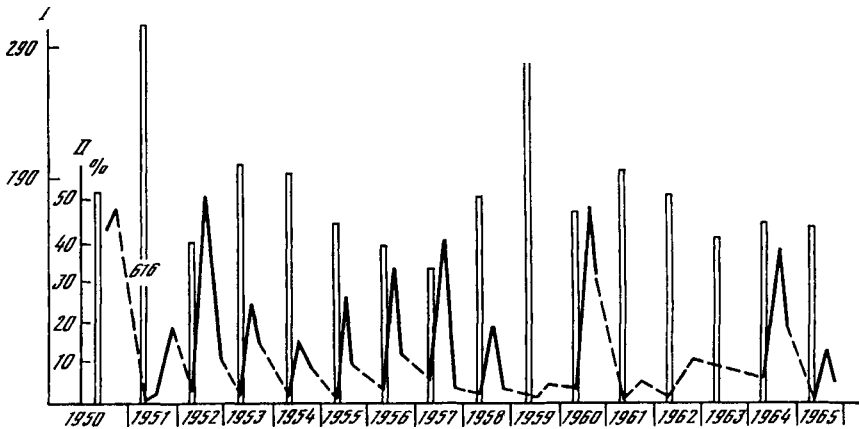


Рис. 3. Изменение численности полевки-экономки за 15 лет (кривая) в зависимости от уровня воды в оз. Неро (столбики) (цит. по: Карасева, 1971): I — показатель уровня воды в озере; II — доля попадания полевок (в %)

очень многочисленны в прибрежных тростниковых зарослях степных озер. По нашим данным в конце 50-х гг. численность землероек достигала здесь 30–35 % попадания, а в общих уловах среди всех мелких млекопитающих землеройки составляли 60–70 %. Все это надо по возможности учитывать. Обязательно выбраковывать учеты, проводимые во время сильных дождей, и повторять учеты, если из-за погодных условий численность оказывается явно искаженной. Более 40 лет назад В. В. Кучерук (1963) и В. В. Кучерук с соавторами (1963) критически рассмотрели метод ловушко-линий и пришли к заключению, что показатели обилия зверьков, полученные с помощью ловушко-линий, лишь весьма приблизительно отражают их действительную численность.

Посмотрим, что же дало применение метода ловушко-линий за последние десятилетия. Этот метод использовали очень широко во всех природных зонах. С его помощью прослежена многолетняя динамика численности многих видов грызунов: рыжей полевки (Кошкина, 1957, 1967а; Иванкина, 1982; Bernshtein et al., 1989; Бернштейн и др., 2004 и др.), красной и красно-серой (Кошкина, 1957, 1967 б; Окулова и др., 1982; Курышова, Курышова, 1990 и др.), лесной и желтогорлой мышей (Кузнецов и др., 1990), обыкновенных полевок (Ердаков, 1986) и других видов.

Для полевки-экономки показаны изменения численности в приозерной котловине оз. Неро (Ярославская обл.) в зависимости от весеннего уровня воды в озере, а также особенности биотопического распределения грызунов (Карасева, 1971) (рис. 3). В основном при помощи метода ловушко-линий собран обширный материал по грызунам — обитателям построек человека

ТАБЛИЦА 7

Амплитуда колебаний численности полевой мыши
в разных частях ареала (Карасева и др., 1992)

Природная зона (область, край)	Месяц	Относительная численность (% попаданий)		Автор
		годы низкой численности	годы высокой численности	
Южная тайга (Тюменская обл.)	Май	–	0,01–0,02	В. В. Попов (устн. сообщ.)
	Сентябрь	0,01–0,2	–	
Зона смешанных лесов (Ярославская обл.)	Апрель	–	0,01–0,03	Наши данные
	Сентябрь	0,01	3,0	
Сельхозугодья на месте лесостепи (Украина, Полтав- ская обл.)	Май	0,2	2,2	Полтавская санэпидем- станция
	Сентябрь	2,4	15,1	
Предгорная лесо- степь (Алтайский край)	Май	2,0–3,1	4,2–6,1	Наши данные
	Сентябрь	6,0–8,1	14,8–16,1	
Сельхозугодья на месте лесостепи (Северная Осетия)	Апрель– май	5,2	15,2	А. П. Тонконо- женко (устн. сообщ.)
	Август	13,7	35,1	
Сельхозугодья на месте широколист- венных лесов (При- морский край)	Апрель	1120	11–20	В. В. Шкилев (1962)

(Кучерук, 1988). Применение этого метода дало основную массу материала по географическому распространению многих видов мелких грызунов, что нашло отражение в больших фаунистических сводках (Ивантер, 1975; Млекопитающие Казахстана, 1977, Т. 1, Ч. 2; 1978, Ч. 3 и др.) и значительно пополнило наши представления не только о географическом распространении видов, но и о структуре их ареалов. Н. В. Тупикова (1989) составила карту численности ряда видов грызунов в пределах Алтайской горной страны.

На основании огромного материала, собранного многими зоологами с помощью ловушко-линий, составлена подробная справочно-кадастровая карта распространения полевой мыши на территории бывшего СССР (масштаб 1 : 10 000 000), на которой обозначены пункты, где зверек обнаружен, и места, где проводились учеты, и он не обнаружен. Эта карта дала возможность более точно определить границы ареала и выявить его «кружево» (Карасева и др., 1992 а, б).

На основании обработки материалов по учетам численности полевой мыши выделено пять градаций численности, что позволило составить карту структуры ареала вида (Карасева и др., 1992 б). Показаны сезонные и годовые различия в амплитуде колебания численности полевой мыши в разных частях ареала (табл. 7). В оптимуме ареала (Северная Осетия) от весны к осени численность возрастает всего в 2–3 раза, тогда как в пессимуме ареала (Ярославская обл. и др.) она может изменяться в сотни раз. Также велики различия амплитуды колебаний в разные годы с низкой и высокой численностью. Обработка этого же материала дала возможность Г. Н. Тихоновой с соавторами (1992) показать ход изменений ареала вида за последние 30–40 лет.

Несмотря на то, что многие зоологи широко применяли метод ловушко-линий, усовершенствованием методических приемов почти никто не занимался. В тоже время, стали более дифференцированно подходить к анализу полученных результатов. Помимо общего процента попадания зверьков рассчитывали этот показатель отдельно для особей — лептоспироситителей (наши данные) и носителей хантавируса — возбудителя ГЛПС (Бернштейн и др., 2000) или только для беременных самок (Bernshtein et al, 1989). Такие данные оказываются иногда более информативными, чем экстенсивные показатели (процент группы среди добытых особей).

Об объективности метода ловушко-линий можно судить при сопоставлении его результатов с данными, полученными другими методами. Мы проведем это сравнение позже.

Ловчие канавки, заборчики (табл. 1, 2). Ловчие канавки, в которые вкопаны ловчие цилиндры или конуса, — постоянно действующие ловушки, которые чаще всего применяются для учета и отловов землероек, однако они используются и при работе с грызунами.

Впервые у нас в стране ловчие канавки применил А. А. Першаков (1934); он окапывал канавками учетные площадки. Впоследствии Е. М. Снигиревская (1939) в лесных станциях разбивала площадку на квадраты, по углам которых вкапывала глиняные крышки. В. А. Попов (1945), работая в Татарии, предложил менее громоздкий и более эффективный способ траншей, или канавок, с вкопанными в них металлическими цилиндрами. Все мелкие млекопитающие легко вылезают из канавок, но они любят бегать по уплотненному гладкому дну канавки, в результате сваливаясь в цилиндры.

Разные исследователи применяли канавки различной длины, оснащенные разным количеством цилиндров: В. К. Попов (1945) — 15 м с двумя цилиндрами; Е. В. Карасева и др. (1960) — 20 м с 4 цилиндрами; Б. И. Шефтель (1983) и А. В. Сапогов (1983) — 20 м с 2 цилиндрами; Г. А. Королькова (1977) — 30 м с 3 цилиндрами. Большинство зоологов использовали канавки по 50 м, вкапывая в них 5 цилиндров (Наумов, 1955; Реймерс, Воронов, 1963; Окулова, Кошкина, 1967; Юдин и др., 1976 и др.).

Мы считаем, что наиболее целесообразно копать канавки длиной 20 м с двумя цилиндрами, поскольку 50-метровая канавка — достаточно сложное и громоздкое сооружение, выкопать ее довольно трудно. Кроме того, как и при постановке в линию большого количества плашек, такая длинная канавка не везде укладывается в контуры одного биотопа. Канавку копают глубиной на «штык» лопаты (25–30 см) и примерно такой же ширины. Стенки должны быть вертикальными, дно — гладким, утрамбованным. В дно канавки на расстоянии 10 м один от другого вкапывают металлические цилиндры так, чтобы стенки канавки вплотную подходили к цилиндру, а верхний край цилиндра был на 1–2 см ниже дна канавки. В дне цилиндра должно быть пробито несколько отверстий для стока дождевой воды, чтобы грызуны не тонули в ней. Такие канавки надо осматривать каждое утро, извлекая из них зверьков. Цилиндры периодически чистят, выбирая из них земноводных, насекомых и пр. В каждом биотопе роют несколько канавок.

С. В. Вишняков (1953) рекомендовал применять вместо цилиндров конусы высотой 50 см и верхним диаметром 30 см. Б. С. Юдин и др. (1976, 1979), исследуя фауну севера Дальнего Востока и Алтае-Саянской горной страны, тоже стали употреблять не цилиндры, а конусы.

Они установили, что конусы ловят с той же эффективностью, что и цилиндры, но преимущество конусов в том, что их легче вкапывать в землю. Е. Панкаоски (Pankakoski, 1978) применял конус меньших размеров (высота 35 см, верхний диаметр 11,5 см) и наливал воду (до половины), что препятствовало выпрыгиванию зверьков. Несмотря на небольшие размеры конусов, грызуны в них попадались чаще, чем землеройки и пашенная полевка.

А. Н. Формозов (1948) предложил использовать для отлова мелких млекопитающих в лесу заборчики, вдоль которых вкапывал цилиндры. Впоследствии этот метод был апробирован и усовершенствован Н. В. Тупиковой и др. (1963). Принцип этой долго действующей ловушки такой же, как и канавки. Зверькам свойственно бегать вдоль какого-либо укрытия (например, поваленного дерева), поэтому, наткнувшись на заборчик, они обычно бегут вдоль него и падают в цилиндр. Заборчик может быть изготовлен из разного материала: толя, фанеры, дюралюминиевых полос, а также из естественных материалов — кусков коры и др. Его длина, как и канавки, может быть различной — 20, 40 или 50 м, а высота — 25 см. На протяжении заборчика через каждые 10 м вкапывают металлические цилиндры или конусы высотой 70 см.

Н. В. Тупикова с соавторами (1963) экспериментально доказали, что ловистость заборчиков и канавок одинакова. Однако заборчики за последние 30 лет применялись сравнительно редко, в основном из-за их дороговизны. Например, чтобы соорудить заборчик в 50 м, надо затратить шесть стандартных листов фанеры, что мало кто может себе позволить. В дальнейшем для изготовления заборчиков стали широко применять

ТАБЛИЦА 8

Распределение полевки-экономки в трех подзонах енисейской тайги на 9 участках (1–9) по результатам отлова канавками (цит. по: Сапогов, 1983)

Биотоп	Добыто зверьков в среднем на 100 цилиндра-суток								
	южная тайга			средняя тайга			северная тайга		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Окрестности поселков	12,5	5,3	5,7	1,0	3,4	25,5	7,5	98,4	4,5
Пойменные луга с ивняками	26,8	41,4	9,6	8,7	30,4	48,0	14,6	26,5	11,8
Хвойно-широколиственный лес	21,5	3,4	17,8	0,7	0,2	–	0,8	14,7	–
Темнохвойная тайга	5,1	4,0	3,9	–	0,6	1,5	3,8	3,3	1,6
То же на верховом болоте	0,7	0,5	0,5	0,4	0,4	–	–	4,9	–
Темнохвойно-таежное низкогорье	15,4	1,9	3,8	0,4	–	–	–	–	–

полиэтиленовую пленку, что, конечно, очень рентабельно (Охотина, Костенко, 1974; Ельшин, 1983 и др.).

Расположение цилиндров или конусов по отношению друг к другу может быть различно. Большинство исследователей рыли канавку по прямой линии (Наумов, 1955; Попов, 1945; Шефтель, 1983 и др.), Б. С. Юдин и др. (1976, 1979) — перпендикулярно к основной канавке отводил вправо и влево двухметровые ответвления. Ю. В. Ревин с соавторами (1982) в заболоченных местах, используя заборчики из полиэтиленовой пленки, помещали конус в центре и от него под прямым углом отводили 4 крыла заборчиков длиной по 25 м.

Оригинальный способ расположения цилиндров предложили канадские ученые Кланд и др. (Kland et al., 1990). Они располагали ловчие цилиндры следующим образом: один цилиндр помещали в центре, и от него радиально в трех направлениях под углом 120° ставили заборчики и вкапывали по 3 цилиндра, расстояние между которыми 5 м; радиальные заборчики не доходили до центрального цилиндра, вокруг которого было свободное пространство радиусом 2,5 м. Авторы считают, что для характеристики численности зверьков необходимо закладывать в каждом биотопе по несколько таких систем.

Чешские ученые Я. Цукал и Ю. Гейслер (Zukal, Gaisler, 1992; Zukal, 1993) применяли этот метод в лиственном лесу, где преобладали желто-

горлые мыши, и на травянистом склоне, где обитали обыкновенные полевки. Они заложили восемь систем, по четыре в каждом биотопе. При этом они частично заменили ловчие цилиндры плашками. Авторы пришли к заключению, что учет цилиндрами лучше отражает соотношение видов и их численность, чем учет плашками. По их мнению, экспонировать такие ловчие системы наиболее целесообразно 5 суток.

За последние десятилетия ловчие канавки применялись очень широко в разных природных зонах, в основном для учета численности землероек, но немало данных получено и по численности грызунов. В большинстве работ учет канавками проводили одновременно с учетом ловушко-линиями, но, например, А. В. Сапогов (1983) весь учет осуществлял только с помощью канавок. Работа проводилась в енисейской тайге, где было вырыто 128 канавок по 20 м длиной с двумя цилиндрами в каждой. Канавки были выкопаны одновременно на девяти ключевых участках по три в каждой подзоне тайги (южной, средней и северной). Расположены они были так, чтобы наиболее полно охватить многообразие мест обитания животных. С помощью этого метода автору удалось показать различия в приуроченности к отдельным подзонам тайги разных видов грызунов: красной, красно-серой и узкочерепной, водяной полевки (*Arvicola terrestris* Linnaeus) полевков, восточноазиатской мыши и наиболее детально — полевки-экономки (табл. 8).

Учеты А. В. Сапогова (1983) сопоставимы друг с другом, потому что они проводились канавками одинаковой конструкции. Что же касается результатов, полученных другими исследователями, то в большинстве случаев их нельзя сравнивать друг с другом не только потому, что учеты проведены совершенно по-разному (Емельянова, 1988), но и потому, что в неодинаковых условиях и в различные сезоны подвижность животных существенно отличается.

Один из основных недостатков метода ловчих канавок заключается в том, что их можно выкопать далеко не везде. В заболоченных биотопах в большинстве случаев нельзя применять не только канавки, но и заборчики, так как цилиндры или конусы быстро заполняются водой, а конусы, к тому же, выгалькиваются напором воды на поверхность земли. Кроме того, канавки нельзя копать на территории населенных пунктов, на многих агроценозах и в других местах. Таких территорий становится все больше и больше, а поскольку учет на них совершенно необходим, его проводят методом ловушко-линий, который в этих случаях незаменим.

Работая с канавками, необходимо принимать во внимание, что число зверьков, попадающих в них, в значительной степени определяется погодными условиями. Так, Н. П. Наумов (1955) показал, что обыкновенная полевка ловится в канавки в большем количестве в дождливую погоду, и предположил, что это свойственно и другим видам зверьков. Наши наблюдения в Терско-Кумской низменности подтвердили это предположение на примерах полевой мыши, надвидов домовый мыши и обыкновенной полевки (рис. 4). Даже небольшие дожди увеличивали активность зверьков,

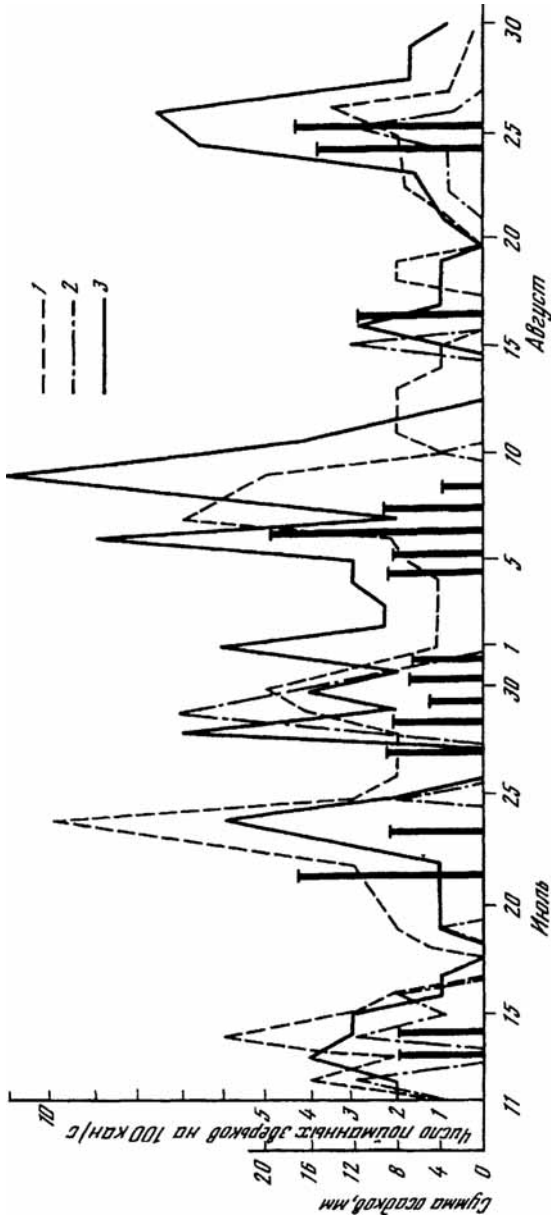


Рис. 4. Влияние осадков на подаемость грызунов в канавки (Терско-Кумекая низменность, 1962): 1 — полевая мышь; 2 — надвид обыкновенная полевка; 3 — надвид домовая мышь. Столбиками показана сумма осадков



и их больше попадало в канавки. Только очень сильные ливневые дожди, особенно в сочетании с осенним похолоданием, резко снижали подвижность животных и, следовательно, их попадаемость. Зависимость попадаемости зверьков в канавки от количества осадков подтвердили и многие другие зоологи (Ивантер, 1975; Gentry et al., 1968 и др.).

На активность зверьков и попадаемость их в канавки влияет также температурный фактор. Зверьки с круглосуточной активностью (например, обыкновенная полевка) в жаркие дни менее активны, чем в пасмурные. Опыты по изучению активности обыкновенной полевки в биотопах разной защищенности показали, что в жаркие часы дня там, где защищенность низкая (на скошенном лугу), полевки вообще не выходят из нор (Карасева, 1960). Следовательно, их попадаемость в канавки и другие ловушки в такие часы снижается.

Широкое применение ловчих канавок за последние десятилетия показало, что они вполне оправдывают себя как метод учета не только насекомых (землероек), но и грызунов.

Совершенно очевидно, что с помощью ловчих канавок возможно изучение особенностей подвижности животных и многих других сторон их образа жизни, на что указывал Н. П. Наумов (1955). Однако ловчие канавки, конечно, не могут заменить ловушко-линий, о чем подробно будет сказано ниже, при сопоставлении результатов учетов этими методами.

Абсолютные учеты

Помимо относительных учетов (ловушко-линии и ловчие цилиндры) были предприняты попытки разработки методов абсолютного учета в условиях лесных биотопов.

Комбинированный метод учета грызунов различными орудиями лова на ограниченной площадке (табл. 1, 4). Г. Н. Гасовский (1930) предложил метод с использованием в течение 7 дней на площадке в 1 га набора разных орудий лова: десять больших и малых плашек, десять дуговых капканов, трех ловчих цилиндров, двух ящичных ловушек. Единицей учета этот автор считал попадаемость на весь комплекс ловушек. Мы согласны с мнением В. В. Кучерука (1952), что этот метод очень громоздкий и не оправдывает себя.

Полный вылов на огороженной площадке (табл. 1, 5). Точный метод абсолютного учета лесных грызунов впервые предложил А. А. Першаков (1934). Он закладывал прямоугольные площадки со сторонами 100 и 200 м, которые окапывались двойными параллельными канавками. Во внутреннюю канавку попадали зверьки, которые мигрировали с площадки, внешняя канавка предохраняла от проникновения зверьков со стороны. На площадке выставляли плашки и таким образом вылавливали ее обитателей. Кроме того, на площадке выкапывали крест-накрест еще две канавки и дополнительно проводили отлов с помощью собаки лайки и даже

выкорчевывали имеющиеся на ней пни. Этот метод очень трудоемок и громоздок.

В дальнейшем для изоляции площадки применяли проволочную сетку высотой 70 см, укрепленную на кольях. Низ сетки закапывали в землю на глубину 10 см. Наверху сетки устраивали двусторонний козырек из жести, на котором устанавливали линии плашек (Орлов, Лозингер, 1937; Орлов и др., 1939). Проведенные авторами опыты показали, что при загибе краевого козырька в одну и в другую сторону по 12,5 см он для мелких грызунов практически непреодолим. Несомненно, что этот интересный метод малопригоден из-за дороговизны материалов и больших трудозатрат. Поэтому он не нашел применения, и вряд ли его можно рекомендовать в наше время. Мы приводим его описание лишь для полноты сводки методов учета грызунов.

Л. П. Никифоров (1963) применял для абсолютного учета численности мелких лесных млекопитающих огороженные площадки в 1 га. Он огораживал площадку заборчиком из кровельного железа высотой 25 см и вкапывал вдоль него цилиндры. Применяя этот метод, он получал неплохие результаты, но сам пришел к заключению, что метод малодоступен, так как заборчики и цилиндры для одной площадки весят более тонны.

Учет с помощью мечения ампутацией пальцев и повторного вылова (табл. 1, 6). Метод индивидуального мечения применяют главным образом для изучения характера использования территории, подвижности и многих других сторон образа жизни грызунов. Однако он с успехом может быть применен и для учета численности.

Этот сравнительно нетрудоемкий способ дает возможность оценить абсолютную численность грызунов, т. е. число особей, постоянно живущих на площадке мечения. Численность оценивают в среднем на 1 га, делая пересчет с фактической величины учетной площадки. Учет можно считать законченным, когда на площадке остаются лишь единичные немеченые особи. Число дней учета зависит от биологии вида и его численности на площадке. Если она велика, учет прекращают раньше, если низка — ведут его дольше. Н. И. Ларина (1957, 1968) пишет, что в том случае, когда ежедневно ловилось 70 лесных мышей, учет было целесообразно заканчивать через 15 суток, а при ежедневном вылове 20–30 зверьков, их полного вылова можно достичь лишь через 40 суток. Н. А. Никитина (1961) считает, что в среднем учет надо проводить 10–15 дней. А. Д. Бернштейн с соавторами (1994, 1995) считают, что при работе с рыжей полевкой в оптимальных для нее условиях обитания достаточно 5–6 дней.

Для объективной оценки мы приводим данные, отражающие интенсивность вылова в разные пятидневки зверьков различных видов (табл. 9). В год высокой численности основная масса обыкновенных полевков была помечена за 5 дней, а лесных и полевых мышей — за 10 дней. Домовая мышь, которая и в основном не жила на лесной площадке, а, видимо, только

ТАБЛИЦА 9

Интенсивность вылова грызунов разных видов на площадке мечения в Терско-Кумской низменности в июле 1961–1962 гг.
(Е. В. Карасева, неопубликованные данные)

Вид	Число зверьков на 1 га	Пятидневка					
		I		II		III	
		всего зверьков	доля немеченых, %	всего зверьков	для немеченых, %	всего зверьков	доля немеченых, %
1961 г.							
Надвид обыкновенная полевка	72,4	1706	5,2	1080	3,5	1021	–
Лесная мышь	10,4	602	21,6	709	8,6	811	4,2
Полевая мышь	36,3	1020	12,3	928	10,2	1003	3,1
Домовая мышь	–	580	80,0	511	82,0	463	76,3
1962 г.							
Надвид обыкновенная полевка	49,4	843	18,6	542	9,1	511	5,2
Лесная мышь	6,9	312	31,5	358	26,0	398	15,6
Полевая мышь	21,8	511	16,4	367	20,9	586	9,7
Домовая мышь	–	190	89,0	121	92,0	112	86,0

проходила через нее, дала очень мало повторных ловов. Судя по данным табл. 9, интенсивность вылова немеченых зверьков значительно различается в годы с разной численностью: в 1961 г., когда численность была высокой, требовалось меньше времени, чтобы пометить основную массу зверьков, чем в 1962 г., когда численность была ниже.

Н. М. Окулова и др. (1971) указывают, что 10 дней — это минимальный срок, за который оказываются помеченными практически все красные и красно-серые полевки, обитающие на площадке, а попадающиеся в ловушки позже немеченые особи — это мигранты или молодые зверьки, впервые вышедшие из гнезда.

При работе в штате Мичиган с хлопковым хомяком (*Sigmodon hispidus* Say et Ord) в первые 5 дней было поймано только 42 % населения хомяков огороженной опытной площадки (Wiegert, Mayenenschein, 1966; цит. по: Olsen, 1975), а чтобы пометить основную массу зверьков, потребовалось не менее 14 дней.

Учет грызунов с помощью индивидуального мечения и повторных отловов имеет и некоторые недостатки. Основной из них: зверьки «при-

кармливаются» к живоловкам. Для нивелирования этого дефекта и получения более точных результатов желательно осматривать ловушки не 2 раза в сутки, а 3 или 4 и, следовательно, чаще выпускать зверьков. Для того чтобы зверьки меньше привыкали к ловушкам, в часть их периодически не кладут приманку.

Метод можно использовать круглогодично, применяя некоторые меры предосторожности. Например, летом в сильную жару попавшиеся зверьки могут погибать от перегрева, поэтому ловушки надо прикрывать травой или закрывать совсем, чтобы они не были доступны для грызунов.

КОСВЕННЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Для мелких грызунов, обитателей лесов и зарослей кустарников косвенные учеты применимы мало, так как в этих биотопах весьма сложно находить входы в норы, кормовые столики или какие-либо другие следы жизнедеятельности зверьков.

Анализ содержимого желудков или экскрементов млекопитающих-миофагов (табл. 1, 17). Этот метод в некоторых случаях может быть применим как косвенный учет мелких грызунов. А. А. Насимович (1948) и Т. В. Кошкина (1957) показали зависимость процента встреч остатков рыжих полевок в экскрементах кунниц от численности этих грызунов. Однако В. В. Кучерук (1952) считает, что применение этого метода не всегда соответствует поставленным задачам, так как в питании хищников существует определенная избирательность, меняющаяся по сезонам; они ловят и поедает животных в иных количественных соотношениях, чем они встречаются в природе.

Для оценки особенностей численности и поведения грызунов могут быть использованы не только данные о питании млекопитающих-миофагов, но и хищных рыб. Е. Н. Теплова (1952) установила на территории Печоро-Илычского заповедника (р. Унье) наличие миграций у лесных леммингов, о которых раньше здесь не было известно (табл. 10).

В заключение мы приведем данные разных исследователей по сравнению результатов трех наиболее распространенных методов учета мелких лесных млекопитающих: ловушко-линий, ловчих канавок и мечения с повторными выловами.

Сопоставление результатов учетов плашками и канавками неоднократно проводили многие зоологи (Кучерук, 1952, 1963; Наумов, 1954; Ивантер, 1975; Попов, 1989 и др.). Данные по видовому составу мелких млекопитающих, полученные путем отлова их канавками, всегда и везде значительно отличаются от полученных при отлове плашками. В плашки чаще, чем в канавки, ловятся все виды мышей, лесные полевки, а из обитателей открытых биотопов — хомячки: Эверсманна (*Allocricetulus evermanni* Brandt),

ТАБЛИЦА 10

Обнаружение млекопитающих в желудках хищных рыб
(цит. по: Теплова, 1952)

Вид рыб	Число желудков с млекопитающими	Общее число млекопитающих	Лемминги	Полевки	Землеройки
Щука	8	12	11	–	1
Хариус	13	15	11	2	2

ТАБЛИЦА 11

Видовой состав и степень доминирования
мелких млекопитающих, выловленных различными
методами отлова: ловчими канавками (I) или плашками (II)
(Карасева, Тоцигин, 1993)

Вид	Доля вида от числа всех пойманных в разных регионах, %							
	Средняя полоса России		Целинный край		Предгорья Алтая		Якутия	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Мыши (полевая, лесная, желтогорлая, восточноазиатская)	5	10	12	21	15	24	–	5
Мышь-малютка	10	2	12	–	5	1	–	–
Лесные полевки (рыжая, красная, красно-серая)	8	3	15	18	12	16	11	31
Серые полевки (обыкновенная, пашенная, узкочерепная, экономка)	47	73	21	28	42	41	68	64
Мышовки	5	1	2	–	4	2	–	–
Хомячки (Эверсманна, джунгарский, серый)	–	–	15	30	2	5	–	–
Лемминги	–	–	–	–	–	–	17	–
Землеройки	25	11	23	3	20	11	4	–
Всего поймано зверьков	1080	526	750	321	1121	820	209	145

ТАБЛИЦА 12

Сопоставление доли зверьков разных видов в учетах ловушкочиниями и ловчими канавками на садово-огородном участке (Верхневолжская низменность, июнь–август 1994 г.)
(Е. В. Карасева, неопубликованные данные)

Способ учета	Всего особей	Процентное соотношение видов					
		обыкновенная полевка	восточноевропейская полевка	рыжая полевка	полевая мышь	лесная мышовка	землеройки
Ловушкочиниями	286	48,9	5,2	3,4	10,5	1,2	30,8
Канавками	276	25,3	1,4	5,4	2,8	18,4	50,3

джунгарский (*Phodopus sungorus* Pallas), серый (*Cricetulus migratorius* Pallas), т. е. те животные, которых привлекает запах подсолнечного масла. Для серых полевок разница в попадаемости в канавки и плашки не всегда выражена. В канавки чаще попадают землеройки, лесной лемминг, мышь-малютка и мышовки (*Sicista*) (табл. 11).

Вероятно, эти отличия определяются не только кормовой специализацией и величиной исследовательской активности, но и размерами животных. Очень мелкие зверьки, потянув за крючок с приманкой, часто не спускают пружину и в ловушку не попадают. Так, крошечная бурозубка (*Sorex minutissimus* Zimmermann), как правило, в плашки не попадает. Самый мелкий вид среди мышей — мышь-малютка — тоже редко попадает в плашки, но обычно — в канавки. Особенно наглядны различия в попадаемости мышовок. Например, на территории Верхневолжской низменности при учете плашками лесную мышовку вылавливали редко, за 4 года работы на садово-огородных участках она составила всего 0,3 % от выловленных зверьков (Тихонов, 1991). В то же время, при учете канавками летом 1994 г. на этой территории мышовки составили значительную долю населения мелких млекопитающих (табл. 12).

Сопоставление учета плашками и ловчими канавками хорошо демонстрирует и различное соотношение видов в разных биотопах (табл. 13).

Таким образом, ценность использования ловчих канавок очень велика, так как они позволяют более полно охарактеризовать видовой состав населения мелких млекопитающих и количественное соотношение животных разных видов. К этому выводу пришли многие авторы, работавшие с ловчими канавками. В отношении возможности использования канавок непосредственно для учетов численности грызунов мнения исследователей расходятся.

Н. П. Наумов (1955) провел анализ результатов многолетней работы 35 канавок в Ступинском районе Московской области и пришел к заклю-

ТАБЛИЦА 13

Различия в биотопическом распределении мелких млекопитающих, выявленные по учетам ловушко-линиями и ловчими канавками в лесостепной части предгорьях Алтая (с. Суртайка, 1958 г.; Е.В. Карасева, неопубликованные данные)

Биотоп	Способ учета	Всего зверьков	Доля вида в общем вылове, %								
			полевая мышь	мышь-малютка	навид обыкновенная полевка	полевка-экономка	пашенная полевка	узкощипная полевка	красная полевка	лесная мышовка	землеройки
Пахотные поля	Ловушко-линии	183	56,8	0,5	30,7	1,6	–	2,2	3,2	0,5	4,7
	Канавки	210	40,0	10,3	19,0	0,9	1,8	0,4	3,2	2,4	18,5
Заросли кустарников и сырой луг в пойме	Ловушко-линии	430	36,4	0,4	13,0	9,7	6,7	1,4	9,0	0,6	23,2
	Канавки	154	26,7	8,4	22,6	6,4	3,3	4,5	1,8	2,8	23,5
Суходольные луга с колками	Ловушко-линии	204	52,1	2,7	5,8	5,8	1,9	4,9	2,8	–	33,0
	Канавки	164	15,2	9,1	19,4	1,8	3,6	5,4	9,1	5,4	32,7

чению, что канавки отражают только очень крупные колебания численности грызунов и в основном показывают степень подвижности зверьков. Таким образом, по его мнению, канавки не могут служить адекватным методом учета, и он должен быть использован только как способ изучения подвижности животных. К такому же заключению пришла и Н. В. Тупилова (1983), что попадаемость в канавки в конкретные отрезки времени отражает подвижность, а не численность зверьков.

Однако ряд авторов при учетах численности ловчими канавками и ловушко-линиями получают идентичные результаты. Так, Э. В. Ивантер (1975) сравнил эти показатели при изучении динамики численности полевки-экономки в Карелии за 15 лет (рис. 5). Численность вида была стабильно низкой, за исключением резкого подъема в 1963 г., когда улов полевки на

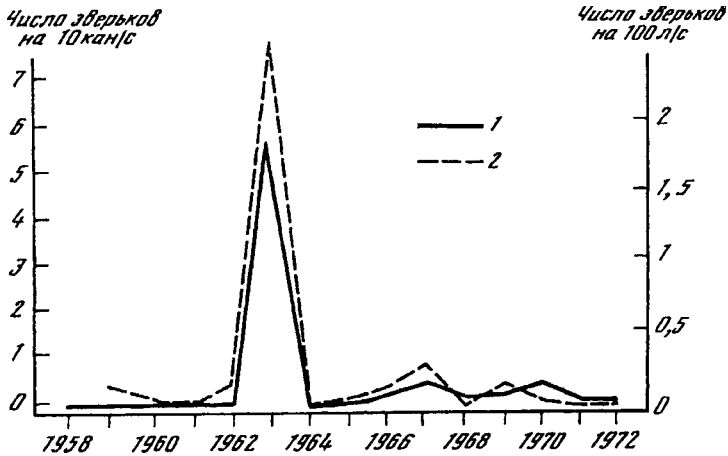


Рис. 5. Изменение численности полевки-экономки по данным учетов плашками и канавками (цит. по: Ивантер, 1975): 1 — число зверьков на 100 л/с; 2 — число зверьков на 10 кан/с

100 ловушко-суток и на 10 канавко-суток превысил средние многолетние показатели в 36 раз. При учетах рыжей полевки в течение 12 лет (1959–1972) он также обнаружил, что оба метода с равной точностью показывают годы подъема и падения численности. Эта закономерность справедлива и для других видов (Попов, 1989 и др.). Однако все эти примеры касаются регистрации только очень резких колебаний численности.

Нельзя не согласиться с мнением Н. П. Наумова (1955) о том, что канавки вылавливают в основном мигрантов. Конечно, это определяется не спецификой устройства этой ловушки, а продолжительным сроком ее действия. Линии ловушек все время переносят с одного места на другое, так что они вылавливают преимущественно тех зверьков, на индивидуальные участки которых попали. Ловчая канавка работает на одном месте, поэтому только в первые дни в нее попадает аборигенное население, а в последующем она отлавливает в основном мигрирующих, преимущественно молодых расселяющихся зверьков.

Метод ловушко-линий незаменим при изучении природно-очаговых инфекций, так как инфицированные зверьки чаще попадают в плашки, чем в канавки (табл. 14). Это связано с тем, что в канавки попадают более подвижные молодые особи, зараженность которых всегда ниже, чем у взрослых. При нахождении зверька — носителя инфекции надо быстро обставить территорию вокруг места его поимки ловушками для выявления других зараженных особей, оконтуривания ядра очага и учета численности в нем и за его пределами. Это возможно осуществить, конечно, только с помощью ловушко-линий, но не ловчих канавок.

ТАБЛИЦА 14

Сравнительная зараженность лептоспирозом полевков-экономок, отловленных канавками и плашками (Ярославская область и Алтайский край, 1958–1960 гг.; Е. В. Карасева, неопубликованные данные)

Место исследования	Способ отлова	Добыто зверьков	Доля носителей лептоспир, %
Ярославская область	Плашки	827	24,0
	Канавки	623	8,0
Алтайский край	Плашки	425	19,0
	Канавки	18	5,5

Таким образом, метод ловчих канавок не может заменить метод ловушко-линий. Оба метода желательно применять одновременно, и тогда будут получены результаты, более объективно характеризующие количественное соотношение и численность животных разных видов, характер пространственного распределения особей. Если обстоятельства вынуждают воспользоваться только одним из методов, им должен быть метод ловушко-линий.

Самый точный метод учета численности мелких грызунов — это мечение с повторным выловом. Поэтому очень перспективно сопоставление характера изменения численности грызунов, полученного с помощью ловушко-линий и посредством индивидуального мечения. Л. П. Никифоров (1963), Т. В. Плешек и В. Г. Сафонов (1976), Е. В. Иванкина (1987), А. Д. Бернштейн с соавторами (1994, 1995), Н. М. Окулова, Н. В. Тупикова (1998) сравнили результаты абсолютного и относительного учетов численности рыжей полевки и пришли к заключению, что показатели численности при этом изменяются синхронно. Л. П. Никифоров (1963), работая в Сибири, рассчитал для лесных полевков и мышей переводной коэффициент (т. е. отношение абсолютной численности к относительной), равный, примерно, четырем.

А. Д. Бернштейн с соавторами (1994, 1995) сопоставили для рыжей полевки в оптимуме ареала (юг Удмуртии) результаты, полученные при абсолютном и относительном учетах в разные сезоны и годы при разном демографическом составе популяции. Было показано, что как сезонные, так и многолетние колебания численности хорошо улавливаются обоими способами учета, которые в равной мере отражают периоды спадов и подъемов численности (рис. 6). Однако в годы минимума и максимума показатели абсолютного учета отличались почти в 4 раза, а процент попадания в ловушки — только в 2 раза. В периоды, когда плотность популяции превышает 100 особей на 1 га, общепринятый метод ловушко-линий не дает адекватных результатов, так как не может учесть всех имеющих

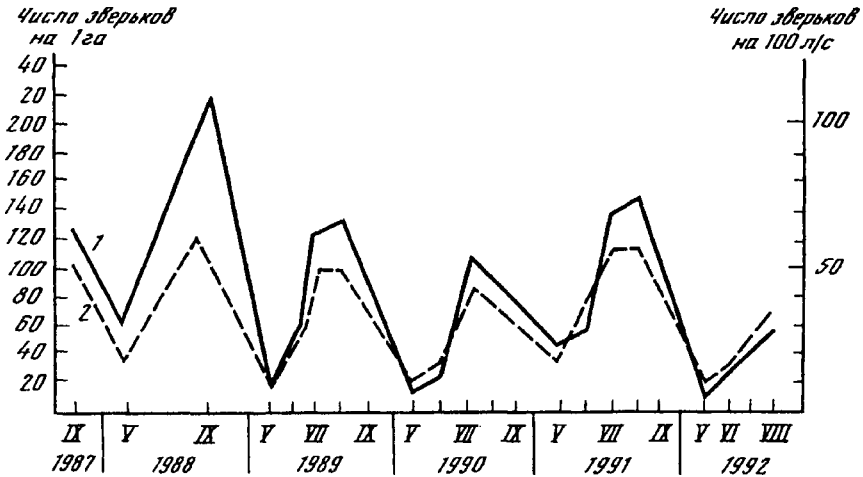


Рис. 6. Динамика численности рыжей полевки по результатам абсолютного (1) и относительного (2) учетов (цит. по: Бернштейн и др., 1995)

ТАБЛИЦА 15

Соотношение показателей абсолютной и относительной численности рыжей полевки на юге Удмуртии (Бернштейн и др., 1994)

Сезон	Показатели численности		Переводной коэффициент	Число «точек»	Годы и сезоны (л — лето, о — осень)
	абсолютные	относительные			
Весна	8,0–18,0	5,0–9,0	1,3–1,9	3	1989, 1990, 1992
	42,5	18,0	ср. 1,5	1	1991
	59,9	19,0	2,4	1	1988
Лето и осень	23,0–61,0	17,0–36,5	1,4–2,0	5	1989(л), 1990(л), 1991(л), 1992(л), 1992(о)
	113,0–158,0	47,0–59,0	ср. 1,8	6	1987(о), 1989(л), 1989(о), 1990(о), 1991(л), 1991(о)
	227,0	65,0	2,3–2,7		1988(о)
			ср. 2,6		
			3,5		

полевков. Авторы считают, что при относительном учете более соответствующие действительности цифры можно в этом случае получить, выставляя по 2–3 ловушки на точку или проверяя линии по 2 и более раз в сутки. Однако при этом необходимо отдельно регистрировать результаты стандарт-

ных учетов (с однократной проверкой) для того, чтобы они были сравнимы с данными других авторов. Переводной коэффициент, полученный при сопоставлении показателей абсолютного и относительного учетов, колебался от 1,3 до 3,5 в разные сезоны и годы и закономерно увеличивался с ростом численности зверьков (табл. 15). Он может быть использован при сравнениях обилия рыжей полевки в разных районах оптимальной части ареала, но для других условий нужно рассчитывать свои переводные коэффициенты.

Н. М. Окулова и Н. В. Тупикова (1998) для рыжей полевки в Кировской области получили переводной коэффициент, близкий 2, для фоновых видов лесных полевок Западной Сибири — 3–4, а для подчиненных видов — до 6.

При сопоставлении показателей численности, полученных путем абсолютного и относительного учетов полевой мыши в год очень высокой численности (1961) в Терско-Кумской низменности, величина переводного коэффициента колебалась от 1,2 до 2 в разные месяцы (табл. 16).

Эти учетные работы проводились в сыром пойменном лесу, где численность мышей была очень велика не только в теплое время года, но и осенью и в начале зимы. Плашки экспонировали в течение одной ночи, снимали их рано утром, так что результаты относительного учета могут быть несколько заниженными. На площадке мечения постоянно стояло 150 живоловок, которые проверяли 4 раза в сутки, и при всех осмотрах почти в каждой ловушке обнаруживали пойманного зверька. Показатели колебаний численности по месяцам, полученные обоими методами, изменялись синхронно; наибольшее расхождение между ними наблюдалось в июле, когда численность достигла пика (переводной коэффициент 2,0), а во все остальные месяцы он был меньше (табл. 16).

Таким образом, метод ловушко-линий в большинстве случаев дает адекватное представление о динамике численности мелких грызунов, об особенностях их биотопического распределения и численности в разных частях ареала.

* * *

В заключение остановимся на тех недочетах, которые допускают зоологи при анализе данных по учету грызунов. Многие зоологи применяют одновременно учеты ловушко-линиями и ловчими канавками, но, к сожалению, результаты этих учетов приводят не дифференцированно (Максимов, 1964; Юдин и др., 1976; Мальшев, 1990 и др.), что затрудняет их сравнение с материалами других исследователей. При работе с ловушко-линиями авторы подчас не указывают точные даты учетов и сколько суток (ночей) стояли орудия лова на одном месте. Как мы уже говорили, нужно во всех случаях приводить результаты первых суток работы ловушек для сопоставления показателей численности в разных частях ареала, в разные сезоны и годы.

Характеризуя фауну мелких млекопитающих какого-либо района, исследователи часто игнорируют территории населенных пунктов, что является

ТАБЛИЦА 16

Соотношение показателей относительной и абсолютной численности полевой мыши в Терско-Кумской низменности в 1961 г. (Е. В. Карасева, неопубликованные данные)

Способ учета	Месяц							
	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Относительный учет (попадание в плашки, %)	40	42	55	35	30	40	29	27
Абсолютный учет (зверьков на 1 га)	–	60	111	52	43	–	38	32
Переводной коэффициент	–	1,4	2,0	1,5	1,4	–	1,3	1,2

большой ошибкой даже в том случае, если не ставится специальная задача изучения настоящих и факультативных синантропов. Есть целый ряд видов, обитающих в норме в природных биотопах, в жизни которых населенные пункты играют большую роль, о чем мы уже писали выше.

Недостатками работы некоторых исследователей является малое количество собранного материала (мало ловушко-суток), на основании которого делаются расчеты и обобщаются результаты (см., например: Стариков, Шмакова, 1985). На стационарных участках следует выставлять не менее 200 ловушек (по крайней мере, на одну ночь) в каждом биотопе за один тур учета и желательно проводить такие учеты не менее 3–4 раз в год. При маршрутах объем работ в каждой точке должен составлять 200–400 ловушко-суток, в зависимости от биотопического разнообразия ландшафта.

Недостатком ряда исследований по грызунам является то, что учеты проводятся только в теплое время года, чаще всего в июле и августе. Ранее мы говорили о том, какую большую ценность представляют учеты, проведенные ранней весной и осенью. Что же касается зимней жизни грызунов, то наши сведения здесь весьма ограничены: опубликованы итоги очень небольшого количества работ по зимней экологии грызунов (Фалькенштейн, 1941; Ротшильд, 1956; Реймерс, 1958; Ильенко, Зубчанинова, 1963; Карасева, Коковин, 1965 и др.), да и то в них не всегда приводятся результаты учетов.

II.2. ЗВЕРЬКИ, ВЕДУЩИЕ ДРЕВЕСНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ

Эта группа грызунов включает обыкновенную белку-летягу, сонь и азиатского бурундука. Менее всего разработаны методы учета численности летяги. Нам известна лишь 1 работа, где приведены результаты учета этих зверьков методом ловушко-линий с помощью беличьих живоловок (Млекопитающие... , 2004).

II.2.1. ОБЫКНОВЕННАЯ БЕЛКА

Обыкновенная белка (векша) — одни из самых широко распространенных и хорошо изученных представителей нашей фауны. Этот обитатель всей лесной и частично лесостепной зоны России населяет все типы лесов — как сосновые боры и субборья с елью, кедрачи, так и широколиственные леса с преобладанием дуба. Белка бывает немногочисленна в светлых старых борах-ягельниках, не имеющих ели, хотя урожай шишек здесь бывает довольно велик. По-видимому, разреженность, избыток света, отсутствие надежных укрытий от хищников делают боры-ягельники малопривлекательными для белки (Формозов, 1934 б).

Численность белки подвергается резким колебаниям, которые связаны с урожаем основных кормов. На громадной площади ареала белки в России характер этих колебаний различен: установлены четырех-, пяти-, шести- и семилетние циклы. Особенности цикла численности складываются под влиянием внешних условий, регулирующих темпы размножения и естественной смертности в популяциях белки. Чем более благоприятны условия среды (кормность, климатические факторы), тем короче циклы, чем суровее — тем они продолжительнее.

Метеорологические условия отдельных лет (ранние или поздние заморозки, дождливая весна и пр.), а также катастрофические изменения кормовой базы (лесные пожары, нападения вредителей на кормовые растения и т. д.) могут вмешаться в естественное течение процессов динамики численности и вызвать смещение обычных годов максимума и минимума (Наумов, 1934).

В связи с широким распространением и многочисленностью белки шкурки этого зверька занимают большую долю среди заготовок пушнины в России. Учеты численности необходимы для правильного прогнозирования и рационализации ее промысла. Трудно сказать, кто именно впервые начал учитывать белку, но, во всяком случае, уже в 30-е годы в литературе приводятся первые показатели численности белки (Стаховский, Лобачев, 1930; Лобачев, 1932).

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Относительные и абсолютные учеты

Визуальный подсчет зверьков на маршруте (табл. 1, 3). Наиболее целесообразен учет белки с помощью собаки (Теплов, 1952; Методические указания..., 1987, составленные Л. А. Гибет); он может быть как относительным, так и абсолютным. Основным «инструментом» при этом является собака, поэтому В. П. Теплов (1952) уделяет немало внимания описанию ее качеств, необходимых для учета. Это должна быть хорошо обученная и тренированная лайка, при этом она должна быть «бельчатница», т. е. работающая в лесу и только по белке. Для учета пригодна лишь

ТАБЛИЦА 17

Ширина поиска лайки при учете белки
в лесонасаждениях различных типов (Русанов, 1966)

Тип лесонасаждений	Характеристика древостоя			Ширина поиска лайки, м
	высота, м	сомкнутость крон	развитие крон	
Темнохвойные	25–30	0,8–1,0	Хорошее	80
	25–30	0,5–0,7	Среднее	100
	10–15	0,5–0,7	Среднее	120
	15–20	0,3–0,4	Плохое	140
Светлохвойные	25–30	0,8–1,0	Хорошее	180
	10–15	0,5–0,7	Среднее	210
	15–20	0,3–0,4	Плохое	220

лайка, проработавшая самостоятельно не менее двух сезонов. Молодые собаки, не имеющие достаточного опыта, нередко пропускают белку, ошибаются в определении точного ее местонахождения, что искажает и затрудняет учет. Надо, чтобы собака во время учета шла впереди учетчика «челноком», т. е. зигзагообразной линией с одинаковым отклонением как в одну, так и в другую сторону. Наконец, лайка должна быть достаточно послушна, должна легко отказываться от найденных белок, а также не пугать белку, прыгая на дерево, что заставляет зверьков прятаться в глубину кроны. Все эти качества, в общем-то, свойственны лайкам-бельчатницам, которых используют охотники в таежных лесах.

При учете с лайкой учетные маршруты должны охватывать все основные, характерные для белки станции, в каждой из которых следует проходить учетом не менее 5–6 км. Желательно, чтобы маршруты ежегодных учетов были постоянными. Объем учетных работ должен быть достаточно большим. Например, в Печоро-Ильчском заповеднике площадью 1 млн га учет ежегодно проводился в течение 3 дней на 15–20 маршрутах, длиной по 30 км (Теплов, 1952).

Учет достаточно проводить один раз в год в октябре–ноябре, перед началом промыслового сезона. Белка имеет дневную активность и наиболее деятельна утром с 8 до 11 час. В это время лучше всего и проводить учет. Ширина маршрутной ленты зависит от ширины поиска собаки (табл. 17). Чем лучше защитные свойства древесных насаждений и чем больше захламен лес, тем меньше ширина поиска собаки. Следует помнить, что активность белки резко меняется в зависимости от погоды, которая к тому же влияет на работоспособность лайки. Оптимальны тихие безветренные дни без значительного дождя или снегопада. Оптимальны для учетов тихие безветренные дни без значительного дождя или снегопада. Морозные дни (-20°C

ТАБЛИЦА 18

Многолетняя динамика численности белки
в Тебердинском заповеднике (Хрусталева, 1976)

Годы	Плотность населения (число особей на 1000 га)	Общее число белок в заповеднике	Годы	Плотность населения (число особей на 1000 га)	Общее число белок в заповеднике
1939	145	2390	1962	450	8500
1940	263	4340	1963	170	2800
1941	222	3360	1964	225	3000
1947	170	2800	1965	175	2850
1948	254	4190	1966	195	3000
1953	320	5000	1967	150	2480
1954	380	6270	1968	150	800
1955	288	4664	1969	197	2800
1956	374	6180	1970	252	3810
1957	490	8090	1971	257	3880
1958	614	11 000	1972	301	4550
1959	425	7000	1973	368	5000
1960	240	3690	1974	–	2000
1961	370	5610	–	–	–

ТАБЛИЦА 19

Численность белки в разных угодьях весной 1956 г.
в горной части бассейна р. Адыги (цит. по: Егоров, 1961)

Тип угодий	Длина учетного маршрута, км	Число белок на 10 км
Лиственничные разреженные древостой с кедровым стлаником в подлеске	52	8,1
Высокоствольные лиственничники, чистые по берегам ручьев	97	4,3
Высокоствольные лиственничники, чистые по берегам рек	55	2,5
Заросли кедрового стланика по вершинам гольцов	15	1,3
Лиственничники багульниково-ерниковые по водоразделу	12	0,8
Гари с лиственничным возобновлением	31	0,3
Угнетенные лиственничники по крутым северным склонам	25	0
Всего по всем угодьям	287	3,6

ТАБЛИЦА 20

Зависимость численности белки-телеутки от урожайности ели Шренка в Заилийском Алатау (Жиряков, 1976)

Год	Длина учетных маршрутов, км	Число белок на 10 км маршрута	Урожай еловых шишек, тыс. шт.
1968	18	2	0
1969	13	14–17	13,0
1970	46	18–20	4,8
1971	3	10–13	12,0
1972	22	15–17	36,2
1973	41	5–8	0,9

и ниже) и первый день после выпадения снега (пороша) не благоприятны для проведения учетов, в такие периоды белка обычно не выходит из гайна. Плохо также учитывать ее в дни заморозков после дождя, при ледяной корке, когда белка издали слышит приближение собаки, под ногами которой эта корка шуршит.

С. М. Сокольский и В. П. Теплова (Млекопитающие..., 2004) обобщили данные по учету белки с помощью лайки с 1937 по 2001 г. в Печеро-Илычском заповеднике и показали, что за последние 30 лет численность этих грызунов сократилась по всей территории, но особенно заметно (в среднем с 32 до 15 особей на 100 км маршрута) в равнинной части. В предгорных районах поголовье белки остается более высоким и служит источником пополнения популяции в равнинных лесах. По результатам этих учетов выявлены 5 и 10-летние циклы динамики численности белки на территории заповедника.

Белку учитывают и без собаки, просто по числу встреч зверьков на определенном маршруте. С помощью этого метода С. И. Хрустальевым (1976) в Тебердинском заповеднике были получены интересные результаты при наблюдениях за акклиматизированной там белкой (табл. 18). Своиственные белке колебания численности в последние годы в заповеднике не наблюдались. Относительная стабильность численности объясняется тем, что белка с момента акклиматизации заняла все подходящие для нее станции и полностью вошла в широкий круг биоценологических связей с аборигенными видами (Карпунин, 1982). Последние стали сдерживать нарастание ее численности, и таким образом наступило «биологическое равновесие» (Михеева, 1982).

В отношении белки используют и относительные учеты, т. е. подсчитывают зверьков на определенном маршруте без пересчета на единицу площади. Например, О. В. Егоров (1961) приводит данные таких учетов в разных лесных угодьях Якутии (табл. 19). Они показывают, что в Якутии

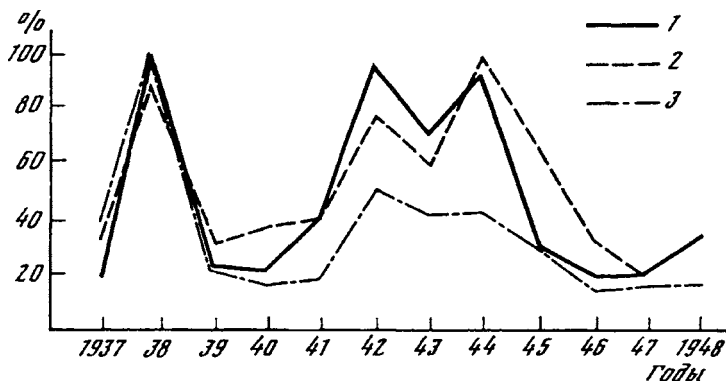


Рис. 7. Сравнение результатов учета белки различными методами в Печоро-Илычском заповеднике (Теплов, 1952): 1 — число белок, найденных лайкой на маршруте в 100 км; 2 — число следов на маршруте в 100 км (в марте); 3 — число белок, встреченных в течение 100 экскурсий (в июне–сентябре). Все показатели выражены в процентах от показателя года максимальной численности

для белки оптимальны разреженные лиственничники с зарослями кедрового стланика в подлеске.

В. А. Жиряков (1976) с помощью такого же метода учета сопоставил изменения численности белки по годам с урожайностью ели (табл. 20).

КОСВЕННЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Учет следов на снегу (табл. 1, 16). Косвенные учеты сводятся к зимнему подсчету следов белки на снегу (Теплов, 1952; Кельбешев, Черкашин, 1990). На рис. 7 сопоставлены результаты зимнего учета белки с лайкой с учетом по следам и с числом встреч. Как видно, результаты обоих учетов изменяются синхронно. Однако Л. А. Гибет (устн. сообщ.) считает, что количество следов в значительной степени зависит не от численности белки, а от характера снежного покрова, погодных факторов, обеспеченности кормом и т. п. По ее наблюдениям, в зависимости от погоды количество следов белки в одном месте и в одном сезоне изменяется в 30–40 раз.

В условиях горной тайги средней Сибири Н. Ф. Реймерс (1958) в течение ряда лет весной и осенью учитывал белку по следам на постоянном маршруте длиной в 5 км и установил, что учеты целесообразно проводить многократно, отмечая места частых пересечений следов на маршруте. Это позволяет установить распределение белки на участке и определить приблизительно число особей.

Одним из методов учета белки может служить анализ статистических данных пушных заготовок (табл. 1, 12) (Карпухин, 1990).

II.2.2. Сони

На территории России обитают четыре вида сонь: орешниковая соня (*Muscardinus avellanarius* Linnaeus), полчок (*Glis glis* Linnaeus), лесная (*Dryomys nitedula* Pallas) и садовая (*Eliomys quercinus* Linnaeus). Большинство видов населяют лесную и лесостепную зоны европейской части России до Уральского хребта.

Орешниковая соня и полчок — обитатели широколиственных лесов, в основном дубовых, но они поселяются и в мелколиственных сообществах (осиновых, березовых). Полчок, кроме того, имеет большую склонность селиться в местах с дикими и культурными фруктовыми деревьями. Лесная соня придерживается старых широколиственных и смешанных лесов с развитым подлеском, часто встречается в лесополосах, садах и парках. Садовая соня предпочитает сосновые боры (Айрапетьянц, 1983). Все сони преимущественно обитают в кронах деревьев, но зимовочные норы устраивают в земле, главным образом в полостях под корнями деревьев.

Систематических учетов численности сонь никто не проводил, и поэтому заключения о численности вида в разных частях ареала основаны лишь на общих впечатлениях (Лихачев, 1972).

Попытку провести прямой относительный учет лесной сони сделала Т. М. Иванова (1968) в окрестностях Алма-Аты. При этом стандартные плашки прикреплялись к стволам деревьев в вертикальном положении на высоте 1 м от земли. На линии длиной 100 м размещали 20 плашек. Для сравнения то же количество плашек расставляли на земле (табл. 21).

Е. В. Нарская в Воронежском заповеднике учитывала заселенность лесными сонями искусственных дуплянок. Дуплянки, сделанные из обрезков осиновых стволов, были в большом количестве развешены в лесу. Вероятно, в лесах, бедных естественными дуплами, подобный учет может дать результаты, близко отражающие действительную численность сонь (Кучерук, 1952). Однако Б. З. Голодушко и Е. Е. Подутов (1961), работавшие в заповеднике «Беловежская Пуща», отмечали, что этот метод не точен, так как помимо искусственных дуплянок и дупел сони нередко поселяются в открыто расположенных гнездах.

В Терско-Кумской низменности в припойменном лесу в июле 1962 г. лесные сони неоднократно попадались в живоловки, расставленные на земле. Число повторных ловов одной особи равнялось 4,5. Это позволило выявить их индивидуальные участки и рассчитать, что в среднем на 1 га обитало 10 зверьков.

Конечно, лесную соню, ведущую в основном древесный образ жизни, надо учитывать на деревьях, но то, что она нередко ловится и на земле, говорит о ее немалой численности. При дальнейшей разработке методов учета этих зверьков следует учесть, что сонь привлекает запах рыбы, поэтому в качестве наживки ловушек успешно употребляли кусочки поролона или пенопласта, смоченного небольшим количеством ухи (Н. Н. Воронцов, 1963). Оригинальную ловушку для сони-полчка предложил В. Г. Гептнер (1932).

ТАБЛИЦА 21

Сравнительная попадаемость лесной сони в плашки, расположенные на деревьях и на земле (Иванова, 1968)

Способ расстановки плашек	Всего ловушко-суток	Добыто зверьков		Доля от числа выловленных, %	
		лесная соня	прочие грызуны	лесная соня	прочие грызуны
На земле	950	37	153	3,9	15,9
На стволах деревьев	950	144	2	15,2	0,2

II.2.3. АЗИАТСКИЙ БУРУНДУК

Азиатский бурундук широко распространен в России, населяя всю лесную и частично лесотундровую и лесостепную зоны Сибири и Дальнего Востока, и значительную часть европейской России. В европейской части ареала обычен в светлых разреженных участках леса с обилием полей, поваленных деревьев и густого кустарника, в азиатской части — в кедрачах, сосновых борах-брусничниках и черничниках (Вартапетов и др., 1983; Цыбулин, Богомолова, 1983).

Избегает заболоченных территорий и лесов паркового типа, например, боров-беломошников без подлеска. Численность бурундука в разных частях ареала изменяется мало, повсюду он особенно многочислен по опушкам, по берегам рек и ручьев (Вартапетов и др., 1972; Телегин, 1980).

Многие охотники и жители таежных поселков сообщали, что не замечали изменений численности бурундуков по годам (Телегин, 1980). Например, в Якутии численность бурундука в разных районах на протяжении ряда лет оставалась одной и той же (от 4 до 5,3 зверьков на 10 км маршрута) (Егоров, 1961). Напротив, в районе Печеро-Ильчского заповедника за 15 лет этот показатель изменялся от 0 до 8 (Млекопитающие..., 2004).

Шкурки бурундуков — дешевая пушнина. Бурундук — прокормитель нимфальных стадий клеща иксодовых клещей — переносчиков клещевого энцефалита. Учитывают бурундука в основном прямым способом.

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Абсолютные учеты

Визуальный учет зверьков на маршруте (табл. 1, 3). Основной метод учета — регистрация зверьков с лайкой. Проводится обычно в августе — начале сентября, когда зверьки наиболее деятельны — собирают запасы на зиму (Теплов, 1952).

По данным В. П. Тепловой и С. М. Сокольского (Млекопитающие..., 2004) в 1987–2000 гг. численность бурундука на 10 км маршрута составила

ТАБЛИЦА 22

Сравнение результатов учета бурундуков по следам и по свисту (Реймерс, 1958)

Метод учета	1954 г.			1956 г.			
	04.07	01.08	15.09	07.06	11.06	13.06	18.06
По свисту	17	34	4	41	27	17	33
По следам (весной)	52			55			

в среднем 2,1 особей в Печеро-Ильчском заповеднике и 3,9 на сопредельной с ним территории, при значительных годовых колебаниях этого показателя (0–5 и 0–8 особей соответственно). Бурундуков учитывают также по свисту напуганных особей. Этот учет лучше всего проводить после восхода солнца (Скалон, Тарасов, 1946), однако этим методом выявляется только часть зверьков, так как не все они одновременно находятся на поверхности земли, часть сидит в норах.

Н. Ф. Реймерс (1958) предлагает более эффективный метод — весенний учет вышедших из зимней спячки зверьков, которые в этот период наиболее активны, а их норы легко обнаружить по следам на снегу, расходящимся в разные стороны от входа. В норе в это время года живет только один бурундук, поэтому число обнаруженных нор отражает число бурундуков. Если определить количество нор на полосе определенной ширины и длины, то можно получить данные абсолютного учета (Кисленко, Каротков, 1990). Сложность этого учета в том, что трудно уловить момент для его проведения, т. е. когда лежит мягкий снег, на котором хорошо видны следы бурундуков, и в то же время тайга еще проходима для человека.

Интересны сделанные Реймерсом (1958) сопоставления результатов учетов бурундуков по следам у нор и по свисту (табл. 22).

При их сравнении хорошо видно, что первый дает заниженные показатели численности. В августе 1954 г., когда происходил выход молодых, по свисту удалось выявить только 34 зверька, тогда как весной на этой же учетной полосе по норам было учтено 52 особи. Несомненно, необходима разработка более совершенных методов учета бурундука.

III. ОБИТАТЕЛИ ОТКРЫТЫХ БИОТОПОВ

Рассмотрим учеты численности грызунов, населяющих открытые безлесные территории в пределах лесной зоны (в большинстве случаев это сельскохозяйственные угодья), а также учеты животных, населяющих степи и пустыни в пределах России.

Несмотря на большое экологическое разнообразие грызунов — обитателей открытых биотопов, принципы учета их численности близки. Они определяются тем, что здесь у животных отверстия нор обычно хорошо заметны. Оценка численности основывается на подсчете этих отверстий и отлову зверьков (раскопка нор, выливание водой, облов капканами и т. п.). При обработке результатов широко применяется «коэффициент заселения», т. е. отношение среднего числа отверстий одной норы к среднему количеству зверьков, добытых из одной норы. Это дает возможность определить количество животных на больших площадях. Учеты возможно проводить только в бесснежные периоды года. Конечно, в местах с высоким травостоем учет можно вести лишь весной или после покоса. То же самое относится и к агроценозам.

Мы рассмотрим в этом разделе методы учетов серых полевков, степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pallas), экзоантропных форм домовых мышей (*Mus*), хомячков и хомячков (подсемейство *Cricetinae*), сусликов (*Spermophilus*), сурков, песчанок (*Meriones*) и тушканчиков (ряда родов), а также грызунов, ведущих подземный образ жизни: слепышей (*Spalax*), цокор (*Myospalax*) и слепушонка (*Ellobius*).

III.1. ЗВЕРЬКИ, ВЕДУЩИЕ НАЗЕМНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ

III.1.1. СЕРЫЕ ПОЛЕВКИ, СТЕПНАЯ ПЕСТРУШКА, ЭКЗОАНТРОПНЫЕ ФОРМЫ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ, ХОМЯЧКИ

С помощью описанных ниже методов учитывают численность большинства видов рода серых полевков, степной пеструшки, курганчиковой (*M. spicilegus* Petenyi) и домашней (*M. musculus* Linnaeus) мышей, ведущих экзоантропный образ жизни, хомячков — серых (*Cricetulus*), крысовидного (*Tscherskia triton* de Winton) и мохноногих (*Phodopus*). Все они, кроме мохноногих хомячков, в большинстве случаев — массовые виды, многие из которых составляют наибольшую долю биомассы грызунов агроценозов лесной зоны и значительной части территории лесостепной и степной зон России. Экология их изучена достаточно полно.

Большинство представителей рода серых полевков обитает в открытых биотопах: обыкновенная, восточноевропейская, узкочерепная и общественная полевки (*M. socialis* Pallas) и др. Обыкновенная и восточноевропейская¹ распространены от западных границ России до Алтая; узкочерепная — в европейской части только в тундре, в азиатской — в тундре и в

¹ В последние годы восточноевропейская полевка обнаружена в Минусинской котловине и лесостепном Предбайкалье (Ковальская, Малыгин, 1985; Липин и др., 1987).

степи, а к востоку от р. Лены также и в таежной зоне; общественная полевка населяет степные районы юга европейской части России и Предкавказье.

Все эти зверьки предпочитают биотопы с хорошо развитым травяным покровом, в котором преобладает луговое разнотравье. Достигают высокой численности на полях сельскохозяйственных культур. Многие виды, особенно восточноевропейская полевка, осенью обычно концентрируются в стогах сена, копнах и ометах соломы. Зверьки надвидовая обыкновенная полевка бывают очень многочисленны, и им свойственны особенно резкие подъемы и спады численности, поэтому их роль в структуре биоценозов велика, в частности в связи с уничтожением массы растений в годы подъемов. В питании этих видов доминируют зеленые части растений, а семена, корни, беспозвоночные животные имеют небольшое значение. Они массовые вредители посевов, особенно на юге России. Серые полевки — основные носители возбудителей туляремии, лептоспироза, а на Кавказе — и чумы. Они массовые вредители огородов и посевов зерновых.

Степная пеструшка — типичный обитатель степной зоны европейской части России, Предкавказья, Урала, Западной и Средней Сибири. Чаще селится в полынно-типчачковых степях, избегает разнотравно-злаковых и ковыльных. Основу питания составляют типчак и полынь (особенно белая). Она бывает многочисленна по краям пахотных полей, на межах и «огрехах». В южной части ареала это доминирующий вид среди всех мелких млекопитающих; иногда достигает огромной численности. Передает туляремию, восприимчива к возбудителю чумы (Дубровский, 1979).

Домовая мышь обитает в населенных пунктах во всех природных зонах России. Степень синантропизма в разных частях ареала неодинакова: 1) на севере круглый год живет только в постройках человека, 2) в центре ареала регулярно выселяется в естественные биотопы, 3) на юге круглый год живет в природных условиях, заселяя при этом также и постройки человека (Туликова, 1947; Кучерук, 1994). В этом разделе речь идет об учетах домовой мыши в естественных условиях.

Домовая мышь в европейской части России заселяет целинные степи, пески, полупустыни, луга и бурьянистые заросли, осенью копны соломы. Основной корм — семена. Характерны очень высокие подъемы численности мышей и резкие ее спады. Это особенно относится к южной части России. Здесь в большинстве случаев домовая мышь доминирует среди мелких млекопитающих. Массовые размножения повторяются несколько реже, чем у обыкновенной полевки. В связи с тем, что домовая мышь периодически достигает огромной численности, она наносит большой ущерб человеку как вредитель сельскохозяйственных культур и носитель ряда инфекций. При этом особое эпидемиологическое значение имеет переселение части популяции зимой в жилища человека. Домовая мышь известна как носитель возбудителей чумы, псевдотуберкулеза, туляремии, визигулярного риккетсиоза, лептоспирозов и многих других опасных инфекций (Кулик, 1979 б). В последние годы как самостоятельный вид рассматривают курганчиковую

мышь, которая всегда ведет экзоантропный образ жизни. В России она встречается только в Приазовье (Ростовская область).

Из подсемейства Cricetinae в этом разделе рассматриваются хомячки: серый, барабинский (*Cricetulus barabensis* Pallas), крысовидный и мохноногий.

Серый хомячок распространен в степи и пустынных ландшафтах от западных границ России до Забайкалья; в западной части ареала заходит в лесостепь. Барабинский населяет южную Сибирь от Павлодарского Прииртышья до Приморья, крысовидный — Приморский край. Серый и барабинский хомячки обитают в различных агроценозах и в степи, крысовидный селится по лугам, зарослям кустарников и берегам рек.

Из рода мохноногих хомячков в России представлены три вида: джунгарский хомячок, хомячок Кэмпбелла (*Phodopus campbelli* Thomas) и хомячок Роборовского (*P. roborovskii* Satunin). Джунгарский хомячок распространен в лесостепной и степной частях Западной Сибири и в Минусинской котловине. Хомячок Кэмпбелла заходит из Монголии на юго-восток Алтая, в южную Туву и южное Забайкалье. Хомячок Роборовского встречается в южной Туве. Численность всех видов невысока и не подвергается резким колебаниям. Джунгарский хомячок обитает в основном в ковыльной степи и по обочинам полей; хомячок Кэмпбелла предпочитает заросли караганы, хомячок Роборовского — песчаные пустыни.

При учетах зверьков открытых биотопов в большинстве случаев могут быть применены методы ловушко-линий и ловчих канавок, подробно описанные нами в предшествующем разделе. Первый из них может быть использован для картографической интерпретации структуры ареалов грызунов открытых биотопов. Например, этим методом было показано, что в Северном Казахстане наибольшая численность хомячка Эверсмана (в 1954–1959 гг.) была приурочена к подзоне типчаково-ковыльных степей (Карасева, 1963) (рис. 8). Кроме того, есть еще и специфические приемы учетов зверьков открытых биотопов. Эту работу обычно начинают с подсчета отверстий нор, поэтому в этом разделе мы в первую очередь рассмотрим косвенные учеты.

КОСВЕННЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Учет отверстий нор (табл. 1, 15). Это самый распространенный способ учета грызунов, обитающих в открытых биотопах. Он незаменим благодаря своей простоте и доступности, что дает возможность быстро ориентироваться в размещении грызунов и судить об их численности. Применяя его, учетчик пересекает биотоп или ряд биотопов, подсчитывая все отверстия нор, измеряя длину своего маршрута саженкой, шагомером или просто шагами. Далее рассчитывают, сколько отверстий нор приходится в среднем на 100 или 1000 м.

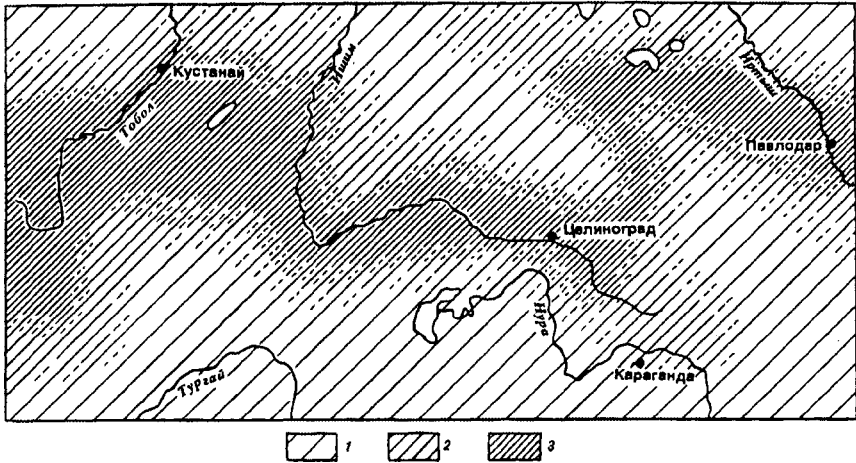


Рис. 8. Структура ареала хомячка Эверсманный в годы освоения целины (1956–1959) в Северном Казахстане по данным учетов ловушко-линиями: 1 — 0,1–2 % попадания; 2 — 3–9 % попадания; 3 — 10 % попадания и выше

Распространение анкет (табл. 1, 11). Этот метод не может претендовать на точность, но с его помощью можно оценить изменения численности на очень большой территории. А. Н. Формозов (1937) указывал на необходимость таких анализов, дающих возможность строить прогнозы всплеск массового размножения и проводить борьбу с грызунами до того, как они нанесут вред урожаю.

Для сбора сведений о численности грызунов были разработаны анкеты, которые рассылались сети корреспондентов (Chitty, 1940; Chitty, Chitty, 1941; Башенина, 1947, 1951; Наумов, 1948; Грибова, 1951, 1953; Динесман, 1955 и др.). Полученные данные показали, что этот способ сбора материала вполне себя оправдывает. Впоследствии В. В. Груздев (1963) разработал более полную анкету.

Анализ погадок хищных птиц (табл. 1, 17). Изучение содержимого погадок в первую очередь дает возможность определить состав местной фауны грызунов. Метод анализа погадок ввел И. Г. Пидопличко (Підоплічко, 1926, 1929). Большое значение ему придавали А. Н. Формозов (1937), Н. И. Калабухов (1937), и В. В. Кучерук (1952; Кучерук и др., 1980).

Ю. М. Ралль (1947) для регулярного учета рекомендовал собирать погадки в одних и тех же пунктах: в степи и пустыне — у развалин старых землянок, на казахских кладбищах и у отдельных могил, на высоких буграх, словом везде, где любят присаживаться совы (*Asio*), филин (*Bubo bubo* Linnaeus), сычи (*Aegolius funereus* Linnaeus, *Athene noctua* Scopoli), орлы (*Aquila*), луны (*Circus*), канюки (*Buteo*) и другие пернатые хищники.

Очень удобно подбирать погадки под телеграфными столбами. Ю. М. Ралль (1947) считает, что учет с помощью погадок может дать материал не только для выяснения видового состава грызунов, но и для выявления количественного соотношения видов, а также их численности. Он полагает, что на всех постоянно действующих стационарах надо вести сбор погадок регулярно, например раз в месяц, и при этом собирать все погадки, чтобы к следующему сбору старых погадок не оставалось. Этот метод при определении видового состава зверьков и подсчете их особей (отдельно по левым и правым половинкам нижних челюстей) дает очень много. При широких обследованиях территории сбор погадок незаменим, так как за короткие сроки при относительно малых затратах труда удается получить много проб (Формозов, Осмоловская, 1953; Кучерук и др., 1980 и др.).

Недостатки этого метода заключаются в том, что в питании различных хищных птиц преобладают грызуны разных видов. Кроме того, их рацион и количественное соотношение компонентов питания изменяются в зависимости от сезона года (Осмоловская, 1948 и др.). Например, полевой лунь (*Circus cyaneus* Linnaeus) в период выкармливания молодых пуховичков кормит их исключительно мясом птиц и не нападает на грызунов, но когда птенцы начинают оперяться, взрослые переходят на добычу грызунов (Карасева и др., 1957 а). Вероятно, это сказывается и на питании взрослых птиц и, следовательно, на содержимом их погадок.

Сбор и микробиологический анализ погадок получил широкое применение при изучении природной очаговости туляремии и чумы. В погадках регистрируют антигены возбудителей этих инфекций, что позволяет при относительно малых затратах труда выяснить степень эпидемиологической опасности на больших территориях (Доброхотов, Мещерякова, 1969; Черненко и др., 1972).

Учет численности миофагов: млекопитающих и птиц (табл. 1, 18). Учеты численности специализированных хищников-миофагов также косвенным образом способствуют выявлению численности грызунов. Численность горностая (*Mustela erminea* Linnaeus), ласки (*M. nivalis* Linnaeus), хорьков — лесного (*M. putorius* Linnaeus) и степного (*M. eversmanni* Lesson), обыкновенной лисицы, а из птиц — сов, филина, сычей, орлов, канюков, луней, — дает представление о распределении и численности грызунов (Зверев, 1931; Формозов, 1934 а; Свириденко, 1935; Насимович, 1948).

Учет с самолета (табл. 1, 20). Дистанционная оценка обилия грызунов с помощью самолета или вертолета разработана главным образом для надвида обыкновенной полевки. За основу аэровизуальных оценок принята система баллов, характеризующая плотность размещения жилых нор и земляных выбросов (Тимофеев, 1990). Для учета самолет должен перемещаться примерно на высоте 80–100 м. Учеты проводятся преимущественно

но весной и осенью. Сплошные обследования на территории 10–15 тыс. га позволили изучить особенности стаиального распределения полевков (Саулич, Карлик, 1983, 1990) и выделить отдельные, локально расположенные скопления поселений зверьков.

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Абсолютные учеты

Учет нор с пересчетом поголовья через «коэффициент заселения» (табл. 1, 7). При этом учете также подсчитывают отверстия нор на маршрутных лентах, но определяется не только длина маршрута, но и его ширина (т. е. площадь). Обычно учет проводят два человека, идущие на расстоянии 2 м (или при редкой растительности 4 м) друг от друга. Для этого учетчики связывают себя веревкой соответствующей длины. Оба считают все отверстия нор на полосе между собой. При этом один учетчик записывает, на каком метре встречена каждая нора, а другой шагомером определяет длину маршрутной ленты. В результате получают площадь, на которой учтено фактическое количество отверстий нор, и рассчитывают число отверстий в среднем на 1 га (Кучерук, 1952; Карасева, 1960).

Если учетчик один, то в качестве ограничителя ширины ленты целесообразно использовать две рейки, соединенные планкой длиной 2 м в виде буквы П. Укрепив на шее это приспособление, учетчик имеет возможность считать все отверстия нор, встреченные только в пределах этой ленты. Длина маршрута измеряется шагами.

Расстояние между маршрутными лентами определяется плотностью населения зверьков: чем их меньше, тем чаще должны располагаться ленты. В зависимости от частоты расположения лент (через 75, 100 или 150 м) учетом охватывают от 0,5 до 2,5 % всей обследуемой площади (Карасева, 1960). Зная среднее количество отверстий на 1 га и имея «коэффициент заселения», можно рассчитать величину поголовья зверьков для конкретного биотопа, например, какого-либо поля, а также среднее число полевков на «объединенный гектар».

Примером графического изображения значения различных стадий в жизни популяции обыкновенной полевки служат результаты исследований в Ступинском районе Московской области с применением метода «объединенного гектара» (рис. 9). Ранней весной до покоса больше всего зверьков сохраняется на лугах. По мере их выкашивания и в результате последующего выпасания на них скота роль этого биотопа в поддержании численности полевков становится ничтожной. Летом нарастание общей численности полевков идет главным образом за счет роста их населения на полях многолетних трав и в меньшей степени на полях ржи. Осенью после уборки ржи численность полевков растет преимущественно за счет увеличения поголовья зверьков на полях овса, которые убирают поздней осенью, и на клеверищах.

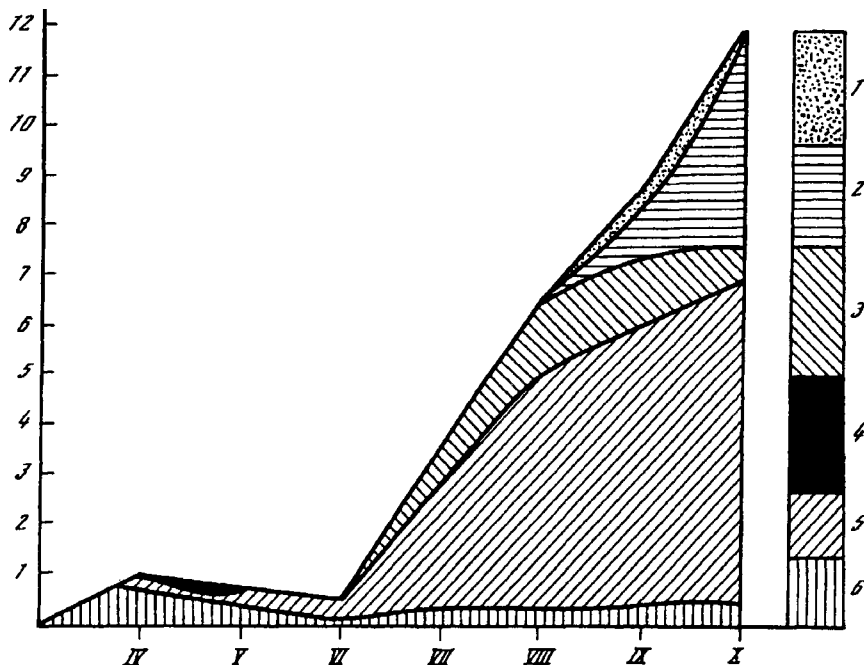


Рис. 9. Значение различных стадий в жизни популяции надвида обыкновенной полевки в год низкой численности (1947) (цит. по: Карасева, 1960, с изм.). Кривая — изменение численности полевки на 1 га в разных стадиях. По оси ординат — число зверьков на 1 га. Столбики — доля стадий на опытном участке: 1 — пар; 2 — яровые посева (овес); 3 — озимые посева (рожь); 4 — кустарники; 5 — клеверище; 6 — луга

Есть и другой вариант этого метода учета. На обследуемой территории выбирают площадку (четырёхугольную или круглую), типичную для данного биотопа. Прямоугольные площадки закладывают размером 0,25, 0,5 и 1,0 га; причем целесообразнее закладывать несколько маленьких площадок, чем одну большую. После того как площадка размечена по сторонам и углам, учетчики идут цепью, подсчитывая отверстия нор с одной стороны от себя.

Круглые учетные площадки (Н. Б. Бируля, 1934) более рентабельны, поскольку на них не надо измерять стороны и «сводить углы». В центре площадки вбивают кол и надевают на него веревку с петлей. На колу на высоте 1 м должен быть упор, не позволяющий петле упасть на землю. К веревке через каждые 2 м прикрепляют метки-ограничители — тряпочки или веревочки с привязанными к ним прутиками. Учетчиков может быть несколько — до 5–6 человек, но может быть всего двое или даже один. Чем больше человек участвуют в работе, тем скорее будет проведен учет. Верев-

ку натягивают, и учетчики становятся у ограничителей, т. е. через 2 м друг от друга, начиная от конца веревки. Далее все движутся по кругу, и каждый учетчик считает и записывает все отверстия нор между своими ограничителями. После того как учетчики пройдут полный круг, веревку сматывают, и учетчики располагаются ближе к центру и делают новый круг. Площадь круглой площадки может быть разной и определяется величиной радиуса, т. е. длиной веревки (площадь круга — πr^2). Если ее длина равна 28,2 м, площадь равняется 0,25 га, если 40 м — 0,5 га и 56,5 м — 1 га.

Все найденные на площадке норы зверьков тщательно раскапывают и вылавливают их население (раскопку нужно проводить перед пахотой^{IV}). При раскопке жгутами травы забивают все отверстия норы, кроме одного, с которого начинают копать. Делать это лучше вдвоем. Пока один копает, другой ловит разбегающихся зверьков. Хорошим помощником при этом может быть специально обученная собака (особенно фокстерьер). Необходимо, чтобы она осторожно придавив зверьков, отдавала их хозяину.

В результате проведенного учета (как на четырехугольных, так и на круглых площадках) зоолог может рассчитать величину всего поголовья грызунов на 1 га. Этот метод достаточно трудоемок, но имеет большие преимущества. Прежде всего, при раскопке нор и отлове зверьков всех возрастных категорий, зоолог получает полную пробу из популяции, включая совсем маленьких детенышей, добытых из гнезд. Таким образом, этот учет много достоверней, чем все учеты с помощью различных ловушек, когда добываются только особи, ведущие самостоятельный образ жизни. Далее, если наносить на план площадки все найденные и раскопанные норы, то можно оценить степень дисперсности распределения нор, что также немало важно. Наконец, в результате раскопки нор на площадке должен быть рассчитан «коэффициент заселения», который можно использовать и в других случаях, когда учтены только отверстия нор. «Коэффициент заселения» может быть получен не только при закладывании площадок, но и просто при раскопке нор с учетом их отверстий и выловленных из них животных. Надо заметить, что этот показатель различается в разных биотопах и сильно изменяется во времени.

Недостаток этого метода, кроме его большой трудоемкости, в основном состоит в том, что его нельзя применять на агроценозах, огородах, на территории населенных пунктов и в других местах, используемых с хозяйственными целями.

Полный вылов обитателей стогов и ометов (табл. 1, 8). Осенью многие виды полевок, хомячков и домовые мыши сосредотачиваются в ометах соломы и стогах сена, иногда достигая здесь высокой численности. Это относится, в первую очередь, к восточноевропейской полевке, которая размножается и зимой. Скопление зверьков и интенсивный контакт между особями может привести к возникновению эпизоотии, чаще всего туляремии (Олсуфьев, Дунаева, 1970).

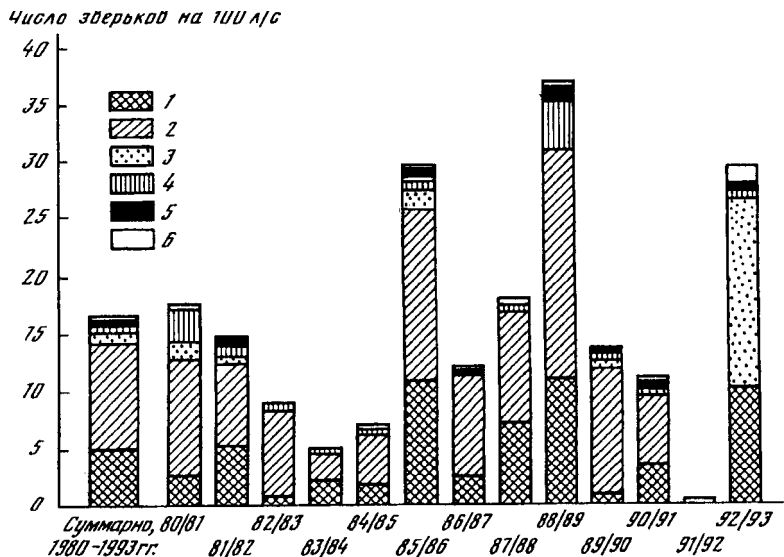


Рис. 10. Соотношение видов мелких млекопитающих в ометах Молдовы по результатам учетов плашками (цит. по: Михайленко, Кирильчук, 1994). Попадаемость в плашки: 1 — надвид обыкновенная полевка; 2 — надвид домовая мышь; 3 — мышь-малютка; 4 — мыши рода лесных мышей; 5 — малая белозубка; 6 — прочие виды

В связи с этим необходимо контролировать численность зверьков в стогах и ометах, в частности путем их перекладки. Перед перекладкой их обмеривают рулеткой и вычисляют объем. Ометы чаще всего бывают с круглым основанием и закругленным верхом. В этом случае измеряют длину окружности основания (C) и длину так называемой «перекидки» (Π), т. е. расстояние от основания омета с одной стороны до основания с другой, промеренные через вершину поперек омета. Объем омета (V) вычисляют по формуле: $V = (0,4 \cdot \Pi - 0,2 \cdot C) \cdot C^2$ (Кучерук, Коренберг, 1964). Перекладку соломы или сена производят вилами, начиная с верхних слоев. Верхние слои переносят большими порциями, а нижние мелкими, так как именно внизу концентрируется основная часть зверьков. Всех грызунов вылавливают и подсчитывают. Показателями обилия служит число особей на 1 м^3 субстрата. Этим методом прослежен сезонный и многолетний ход изменения численности грызунов в ометах, скирдах и стогах (Кучерук, Рубина, 1953; Милютин, 1956; Рубина, Кучерук, 1957; Зоря, Наглов, 1990).

Помимо перекалывания соломы ометов (что, конечно, не всегда возможно) грызунов учитывают в ометах с помощью плашек (Кучерук, Рубина, 1953; Михайленко, Кирильчук, 1994). Плашки наживляют обычным способом и расставляют в омете, делая небольшие углубления — ниши на разной его

ТАБЛИЦА 23

Результаты учетов мелких млекопитающих* в ометах в Молдове (холодные сезоны 1980–1992 гг.) (цит. по: Михайленко, Кирильчук, 1994)

Ландшафтные провинции Молдовы	Отработано ловушечных	Добыто мелких млекопитающих								Доля поймаемости в ловушки, %
		серые полевки	домовая мышь	мышь-малютка	мышь полевая <i>Sylvaeus</i>	полевая мышь	малая белозубка	прочие виды*	всего	
Северомолдавская лесостепная	2961	188	116	67	15	–	9	8	403	13,6
Бельцкая степная	1784	126	217	14	21	1	11	2	392	22,0
Кодринская лесная	436	8	107	–	3	1	4	–	123	28,2
Гырнецово-степная	4321	212	400	25	38	–	27	2	704	16,3
Буджакская степная	1970	46	200	3	3	–	14	1	267	13,6
Итого	11 472	580	1040	109	80	2	65	13	1889	16,5
Соотношение видов в %		30,7	55,1	5,8	4,2	0,1	3,4	0,7	100,0	

* Желтогорлая мышь, серая крыса, серый хомячок, обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* Linnaeus), малая бурозубка (*Sorex minutus* Linnaeus) и ласка.

высоте. В этом случае численность определяют по проценту попадания (табл. 23, рис. 10). С помощью этого метода можно определить, какие виды преобладают в омете в разных пластах соломы на разной высоте.

Однако перекаладывание соломы наиболее объективно отражает численность и количественное соотношение зверьков разных видов, так как при этом можно выловить все население омета полностью. При учете плашками в первую очередь в них попадают семенные виды и, следовательно, нарушается истинное количественное соотношение видов.

В настоящее время солома в поле чаще всего хранится в прессованном виде в рулонах. Однако в ряде случаев она лежит и в больших копнах или ометах (Михайленко, Кирильчук, 1994).

Учет изолированной популяции путем выпуска проб меченых особей с последующим отловом (табл. 1, 9). Этот непростой метод может быть



использован только при специальных исследованиях. Он заключается в выборочном мечении. В основе его лежит допущение о более или менее равномерных перемещениях особей внутри отдельной полузамкнутой популяции, в частности обитателей омета или стога (Раевский, 1934). Суть метода в следующем: при перекладывании соломы или сена отлавливают, метят и выпускают обратно некоторую часть животных. В. В. Раевский предлагал кольцевать их мелкими птичьими кольцами, но можно метить отрезанием пальцев. Через 1–2 суток при вторичном облове полученная проба будет содержать меченых и немеченых зверьков, и по их соотношению можно вычислить общую численность грызунов — обитателей стога. Если первоначально окольцовано m зверьков, а в выловленной пробе A содержится меченных экземпляров a , то процент меченых зверьков P составит $P = (a \times 100)/A$, откуда численность грызунов всего омета или стога $N = (m \times 100)/P$. На этом можно остановиться, но можно для большей точности повторить облов еще раз, т. е. снова выпустить всех зверьков, в том числе меченых, обратно в омет или стог, и затем взять среднее арифметическое двух уловов.

В. В. Раевский при проверке этого метода вселил в пустой омет 195 курганчиковых мышей, из которых 26 было окольцовано. Через 5 дней обловил их и поймал 108 зверьков (A), в том числе 13 меченых (a). Следовательно, $P = 12\%$, а $N = 216$. Еще через 5 дней облов повторил и при этом получил $L = 105$, $a = 17$ ($P = 16\%$), следовательно, $N = 161$, среднее $M = (216 + 161)/2 = 188$. Эта величина отличалась от истинной всего на 7 особей, т. е. на 3,6 %.

Относительные учеты

Ловушко-линии (табл. 1, 1). Кроме всех перечисленных методов, представителей рода серых полевок и других мелких грызунов, обитателей открытых биотопов можно с успехом учитывать и с помощью ловушко-линий. Вряд ли можно согласиться с мнением В. В. Кучерука (1952), что «учет ловушко-линиями совсем не пригоден для серых полевок». На самом деле обыкновенная и восточноевропейская полевки достаточно хорошо идут в плашки. Их попадаемость доходит до 20–30 % (Карасева и др., 1994). Причем характер изменения численности по учетам ловушко-линиями совпадает с изменениями числа отверстий нор (табл. 24). Хорошо попадают в плашки и другие представители рода серых полевок: пашенная полевка (Гашев, 1977; Чернышев и др., 1985; Попов, 1989), полевка-экономка (Карасева и др., 1957), общественная полевка (Нургельдыев, 1969), большая полевка (Шкилев, 1962) и др.

III.1.2. ОБЫКНОВЕННЫЙ ХОМЯК

Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus* Linnaeus) распространен от западных границ России до Алтая и Саян. Обитает на юге лесной, в лесостепной и степной зонах.

ТАБЛИЦА 24

Сопоставление результатов учетов численности обыкновенной и восточноевропейской полевок путем подсчета отверстий нор и ловушко-линиями (территория Верхневолжской низменности) (Е. В. Карасева, неопубликованные данные)

Год	Прямой учет		Косвенный учет	
	число ловушко-суток	попадание, %	площадь маршрутной ленты, м	число входов на 1 га
1990	1020	2	3020	50
1991	2000	10	4100	118
1992	1000	30	3000	190

Наиболее многочислен в лесостепи, разнотравной и разнотравно-злаковой степи, преимущественно вблизи посевов. Селится в населенных пунктах, часто на огородах. До недавнего прошлого достигал немалой численности по обочинам полей фильтрации в черте г. Москвы (Телицына и др., 1994); селится по оврагам на окраине этого города (Косолапова и др., 1978; Телицына и др., 1994). В Симферополе населяет не только парки, сады, палисадники, но и поселяется в подвалах домов, где хранятся овощи (Товпинец, Алексеев, 1992) (рис. 11). Типичный норник. Ведет одиночный образ жизни. На зиму хомяк делает запасы и впадает в неглубокую спячку. Нередко зимой на некоторое время покидает норы.

Вредитель сельского хозяйства. Носитель ряда инфекций, опасных для человека — туляремии, лептоспирозов и др. (Олсуфьев, Дунаева, 1970; Карасева, Свешникова, 1971).

Численность резко колеблется. Имеются сведения о трехлетней цикличности в ее колебаниях (Грулих, 1977). В некоторых районах бывшего СССР численность обыкновенного хомяка достигала немалых величин. Например, среднее количество нор на 1 га под Киевом доходило до 50 (Дукельская, Степанов, 1932), а на орошаемых землях Валуйской опытной мелиоративной станции — до 80 (Строганова, 1952).

При анализе карты заготовок шкурок обыкновенного хомяка на территории бывшего СССР выделяют следующие регионы, отличающиеся наиболее высоким уровнем добычи и, следовательно, наиболее высокой численностью этого грызуна: Молдавско-Украинский, Предкавказско-Обско-Уральский, Башкирский, Притобольский и Иртышско-Обско-Предалтайский. В этих пяти регионах заготавливали свыше 90 % шкурок хомяка (Неронов, 1965).

Большая вспышка численности обыкновенного хомяка наблюдалась в Восточной Словакии, где в окрестностях г. Кошицы в долине р. Горнад на 1 га приходилось по 1000–1500 отверстий нор (Грулих, 1977).

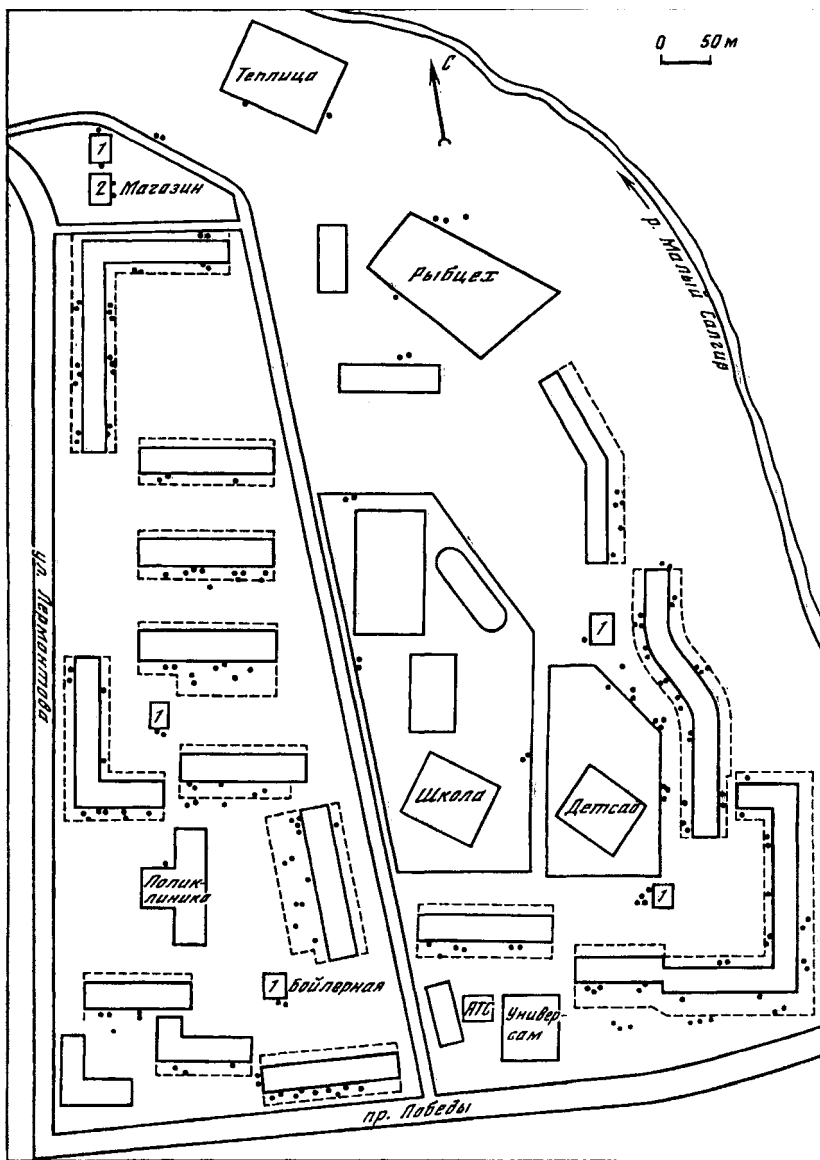


Рис. 11. Поселения обыкновенного хомяка в современном жилом микрорайоне г. Симферополя (1986–1990) (по материалам Н. Н. Товпинца и А. А. Алексева, 1992). Точками обозначено расположение жилых нор

ТАБЛИЦА 25

Результаты абсолютного учета нор* и поголовья обыкновенного хомяка в предгорьях Алтая (Карасева, 1962)

Показатель численности	1957 г.		1958 г.		1959 г.
	весна	лето	весна	лето	весна
Фактическое число нор	38	–	21	–	24
Фактическое число хомяков	9	207	61	92	88
Нор на 1 га	1,4	–	0,8	–	0,9
Хомяков на 1 га	3,7	8,0	2,3	3,4	3,1

* Норы были обнаружены ранней весной до появления высокой травы и отмечены вешками, что позволило их обнаружить и летом.

ТАБЛИЦА 26

Численность обыкновенного хомяка, установленная различными методами в предгорьях Алтая (цит. по: Кулик, 1962)

Метод учета	Место учета	Дата	Объем учетных работ			Средняя численность хомяков
			учетная площадь, га	число ловушко-суток	учтено зверьков	
Абсолютный (подсчет нор и их раскопка)	Саразон пасака	август 1956	14	–	28	2 на 1 га
	Саразон ручей	июнь 1957	15	–	9	0,6 на 1 га
Относительный (живоловками)	Саразон пасака	июль–август 1956	–	851	75	8,8 на 100 ловушко-суток
		июнь 1957		225	1	0,4 на 100 ловушко-суток
Относительный (ловушко-линиями, плашками)	Еронда Саразон	июль 1957	–	339	9	3 на 100 ловушко-суток
		июль 1957	–	163	3	1,8 на 100 ловушко-суток



ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Абсолютные учеты

Учет отверстий нор (табл. 1, 15). Наиболее часто учитывают обыкновенного хомяка по отверстиям нор. Норы обычно располагаются группами¹, и при невысокой численности надо пройти немалое расстояние, пока дойдешь от одной группы нор до другой. Поэтому здесь речь пойдет не о подсчете отверстий на маршрутной ленте определенной ширины, а об их поиске. Летние норы хомяка чаще всего располагаются в верхней части склонов оврагов, на буграх, по краям полей. Их можно отличить от нор других грызунов такого же размера (серой крысы, сусликов) по расположению входных отверстий, а также по выбросам земли, на которых у хомяка видны слипшиеся комочки земли.

При учете нор необходимо описывать пересекаемые биотопы и определять длину маршрута. Это лучше всего делать по крупномасштабной карте. Пройдя 5–6 км, учетчик может рассчитывать число входных отверстий на 1 км и иметь объективное представление об относительной численности хомяка.

Для пересчета на поголовье хомяков надо получить «коэффициент заселения», т. е. раскопать несколько нор и выловить их обитателей. Копать норы хомяков — нелегкая работа, так как обычно летние выводковые гнезда находятся на глубине 80–100 см. Значительно легче обловить несколько нор капканами, выловив всех зверьков (табл. 25). Хомяки неплохо идут в дуговые капканы (№ 0 и 1), но капканы надо хорошо маскировать, устанавливая так, чтобы «тарелочка» была точно на одном уровне с основанием входного отверстия. И. Л. Кулик (1962) учитывала хомяков, расставляя крупные крысиные плашки в линию по 25 шт. через 5 м.

Учет с помощью мечения ампутации пальцев и повторного вылова (табл. 1, 6). Наблюдения за характером использования территории индивидуально мечеными зверьками на определенной площади позволяют определить их абсолютную численность. В предгорьях Алтая она колебалась в весенне-летний период от 2 до 8 особей на 1 га (см. табл. 25). И. Л. Кулик (1962) в этом же регионе сопоставила результаты учетов хомяка, проведенных путем подсчета нор и их раскопки, а также при отлове хомяков плашками и живоловками (табл. 26). Всеми методами учета, а также путем мечения зафиксирована низкая численность хомяка.

Ш.1.3. СУСЛИКИ

В России обитают 9 видов сусликов: желтый, или песчаник (*Spermophilus fulvus* Lichtenstein), малый (*S. pygmaeus* Pallas), кавказский (*S. musicus*

¹ Групповое распределение нор хомяков определяется не стремлением зверьков жить рядом друг с другом, а тем, что мест, удобных для норения, не так много и поэтому они часто располагаются скудно и неравномерно (Карасева, Шилиева, 1965).

Menetries), крапчатый (*S. suslicus* Guldenstaedt), даурский (*S. dauricus* Brandt), длиннохвостый (*S. undulatus* Pallas), берингийский (*S. parryi* Richardson), рыжеватый, или большой (*S. major* Pallas), и краснощекий (*S. erythrogenys* Brandt).

Желтый суслик распространен в сухих степях и полупустынях к востоку от нижней Волги до Южного Урала; малый — от юго-восточных границ России до Каспийского моря и до Южного Урала; крапчатый — в лесостепной и степной зонах Русской равнины от юго-западных границ России до р. Волги; даурский живет в Юго-Восточном Забайкалье; длиннохвостый — по горным степям от Алтая до Центральной Якутии и Приамурья; берингийский распространен на северо-востоке Якутии, а также на Колыме, Чукотке и Камчатке; рыжеватый суслик — лесостепной и степной вид — распространен от Волги к востоку до Иртыша; краснощекий обитает в степях от Иртыша до Алтая и Кузнецкой котловины.

Все они населяют открытые биотопы лесостепи, степи, полупустынь, пустынь и горно-степного пояса.

Типичные норники, обычно ведущие колониальный образ жизни. Впадают в зимнюю спячку, многие виды и в летнюю. Активность у всех дневная. Суслики избегают посевов, но селятся вблизи них и наносят существенный вред сельскому хозяйству. В местах интенсивного полеводства распространены спорадично, так как распашка земель сокращает места их обитания. Суслики — распространители возбудителя чумы (Никитина, 1989). В России суслики, обитающие в Прикаспии и в Забайкалье, являются основными или важными второстепенными носителями этой инфекции.

Многолетние изменения численности сусликов в центральных частях ареала обычно невелики, но на границах ареалов наблюдаются значительные колебания — от десятых долей особи на 1 га до десятков особей. В настоящее время численность сусликов в центральных областях Европейской части России сильно сократилась, особенно крапчатого суслика. Ранее эту территорию относили к зоне «постоянного вреда сусликов». Сокращение численности этих зверьков произошло в результате распашки и культивирования неудобных для земледелия мест. Это резко изменило условия жизни зверьков, и они подверглись большому угнетению. Теперь наибольший вред сельскому хозяйству суслики приносят в Волгоградской, Астраханской и Оренбургской областях, а также в Калмыкии и в некоторых регионах Сибири, где их коренные местообитания еще не подверглись столь резкому антропогенному воздействию (Быковский, 1994).

Разработка и усовершенствование методов учета численности сусликов были связаны, с одной стороны, с задачами противоэпидемической практики, с другой — со службой защиты растений. Их стали впервые разрабатывать и применять еще в середине двадцатых годов работники противочумных станций в связи с необходимостью массовых истребительных работ, получивших название «сплошных очисток от сусликов»

(Траут, 1929). Учет был необходим для определения эффективности уничтожения этих носителей чумы.

Поскольку суслики являлись чуть ли не основными вредителями полеводства на юге страны, борьба с ними также требовала разработки методов учета. В двадцатые годы учеты проводили примитивно — они сводились к подсчету нор, т. е. были косвенными (Оболенский, 1931). Современные методы хорошо обоснованы. Они заключаются в определении плотности населения сусликов и возраста их поселений. При этом регистрируются важнейшие элементы поселений: количество и размеры курганчиков (сусликовин), количество вертикальных и наклонных входов в норы (Варшавский, 1952). Учеты сусликов проводят два раза в год: ранней весной, когда суслики выходят из нор после спячки (учитывается исходная численность популяции до начала генеративного процесса), и летом, когда регистрируется прирост численности в результате размножения (Лобков и др., 1990; Скалинов, Васильев, 1990).

КОСВЕННЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Учет отверстий нор и сусликовин (табл. 1, 15). Этот метод был предложен Ю. М. Раллем и М. Демяшевым (1934); он применяется ранней весной во время пробуждения сусликов от спячки. Учет основан на том, что в каждой зимовочной норе имеется вертикальный ход, не доведенный до поверхности земли на 30–50 см. Ранней весной суслик прокапывает это расстояние и выходит наружу, при этом образуется сусликовина. Число сусликов соответствует числу свежих вертикальных нор. Эти весенние входные отверстия легко отличить от прошлогодних вертикальных ходов по равному круглому контуру хода и еще не успевшим засохнуть корешкам растений (Ралль, 1947).

Большое значение учету открывающихся зимних нор — «веснянок» придают В. А. Лобков и Ю. Н. Олейник (1990). Изучая крапчатого суслика на Украине, они пришли к заключению, что в качестве эталона плотности населения зверьков надо принимать количество перезимовавших особей на 1 га. Результаты учетов сусликов, проводимых в другое время года, для получения сопоставимых данных следует сравнивать с численностью перезимовавших зверьков.

Анализ погадок хищных птиц (табл. 1, 17). Этот метод вполне пригоден для учета численности сусликов, так как они — зверьки с дневной активностью, живут в открытых биотопах и часто становятся жертвой пернатых хищников, в основном степного орла (*Aquila garax*) (Кучерук и др., 1980).

Учет с самолета (табл. 1, 20). Метод в основном разработан для малого суслика. Его проводят весной, фиксируя территории, на которых вид-

ны свежие выбросы земли из нор. Позднее, в июне–июле, определяют поврежденность зерновых для выяснения мест концентрации сусликов в период расселения молодняка. Этот метод дает информацию для оперативного контроля распределения грызунов на большой территории (Саулич, Карлик, 1990).

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Абсолютные учеты

Учет отверстий нор с выловом сусликов (табл. 1, 7). Этот учет проводится как при маршрутном обследовании, так и на площадках. Там, где позволяют условия, целесообразно учитывать сусликов на маршрутах. С. Н. Варшавский (1952) пишет, что при учете сусликов на длинных лентах (маршрутах) последними охватывается большое число разных местообитаний, связанных с отличиями мезо- и микрорельефа и растительных группировок, чем на равной величине квадратной или круглой пробной площади. Весьма важно направление маршрутных лент: они должны прокладываться поперек доминирующего направления элементов рельефа: не вдоль ложбин, а через межложбинные возвышения, так как поселения сусликов, как правило, бывают приурочены к положительным элементам микрорельефа. Площадь учетных лент обычно равняется 1 га (2 км в длину и 5 м в ширину) (Варшавский, 1952). Ширину маршрутной ленты определяют с помощью прикрепленной к машине палки с прутьями на концах. Длину маршрута — по спидометру машины. Подсчитывают все норы с вертикальными и наклонными ходами и заливают их водой. Воду для этого доставляют в степь на автомашине. Чтобы добыть из норы малого суслика, необходимо вылить 5–6 ведер воды, для более крупных видов — 10–12 ведер. Всех добытых сусликов регистрируют, дифференцируя их по полу и возрасту.

Там, где условия не позволяют проводить учет на маршрутах, его проводят на площадках. Этот метод с успехом применяют и в горных условиях, и на супесчаных почвах шлейфов песчаных массивов (малый, желтый, даурский суслики). Учет капканами проводят только на относительно больших площадках — не менее 1 га. При меньшем размере площадки учеты неточны, так как суслики забегают на нее со стороны, и чем меньше площадка, тем больше забегов. Площадка в 1 га пригодна для учета только мелких видов сусликов, а для учетов крупного желтого суслика требуется площадка больших размеров. Однако вопрос о размерах площадок зоологами окончательно не решен. Чаще применяют площадки четырехугольной формы, но некоторые специалисты считают, что удобнее круглые (Бируля, 1934; Ралль, 1947; Кучерук, 1952).

Если данный участок обследуемой территории представляет собой биотопически относительно однородную местность, на нем достаточно

заложить 2–3 площадки, если участок занимает две и более разностей рельефа, то соответственно нужно увеличивать количество площадок (Ралль, 1947). На площадке предварительно находят все используемые зверьками входные отверстия в норы и затем обставляют их дуговыми капканами (№0 и 1). Ю. М. Ралль (1947) рекомендует все входные отверстия прикапывать, а затем на другой день обставлять капканами только открывшиеся, т. е. заведомо живые норы. Капканы при благоприятной солнечной погоде надо держать одни сутки, в пасмурную — двое. Опыт показывает, что осматривать капканы надо 6–9 раз в сутки (Варшавский, 1952). В случае необходимости в дополнение к сусликам, добытым в процессе учетов, их отлавливают капканами, донскими ловушками, петлями и с помощью выливания водой. Б. Д. Абагуров (1984), сравнив результаты двух методов учета — капканно-площадочного и подсчета нор «веснянок», — выявил тесную корреляцию между ними.

III.1.4. СУРКИ

В России обитает 4 вида сурков: байбак, или степной сурок (*Marmota bobak* Muller), серый, или алтайский (*M. baibacina* Kastschenko), тарбаган, или монгольский (*M. sibirica* Radde), и черношапочный, или камчатский, сурок (*M. camtschatica* Pallas).

Байбак еще в XVIII в. был широко распространен в разнотравных и злаковых степях европейской части России. В результате распашки целинных земель и неумеренного промысла его численность и ареал резко сократились. В настоящее время вид сохранился лишь в юго-восточной части европейской России, но в последние годы благодаря усилиям охотоведов его численность постепенно восстанавливается (Бибиков, Дежкин, 1987). Серый сурок — типичный обитатель горных ландшафтов. В России он распространен на Алтае, а на равнине встречается в лесостепье Западной Сибири. Численность этого вида постепенно сокращается (Бибиков, 1989). Ареал тарбагана в пределах России состоял из трех не связанных между собой частей: в Туве, до недавнего прошлого обитал в Юго-Западном и в Юго-Восточном Забайкалье (Летов, 1967), где теперь он почти полностью уничтожен. Черношапочный сурок распространен шире, чем другие сурки, однако плотность населения его ниже, чем у других сурков (Капитонов, 1961). В России этот вид встречается от устья р. Лены до оз. Байкал и Камчатки, т. е. в значительной степени в зоне многолетней мерзлоты, где зверьки живут лишь на южных малоснежных и оттаивающих летом склонах (Бибиков, 1989).

В России сурки — самые крупные грызуны после бобров. Эти типичные норники с дневной активностью, колониальные, зимоспящие, зеленоядные животные. Значительную часть жизни они проводят под землей. Обитают в трех основных типах ландшафтов: в зональных степях, в горных и высокогорных лугостепях, в каменистых биотопах различных вы-

сотных поясов гор. При этом везде сохраняют повадки, свойственные животным открытых ландшафтов: наблюдение за окружающей местностью с возвышенных участков и специфический предупреждающий об опасности крик. Колониальность в поведении проявляется в основном в коллективном наблюдении за возникшей опасностью и во взаимном оповещении друг друга криком и сигнальными позами.

Сурков нельзя причислить к активным вредителям сельского хозяйства, так как они питаются в основном дикими растениями. Их негативная роль состоит в хранении инфекций, опасных для человека. Например, раньше в Забайкалье они выступали носителями сальмонеллеза, эризипелоида ку-лихорадки и, что особенно опасно, чумы (Бибииков и др., 1973; Бибииков, 1979).

В последние десятилетия численность всех сурков резко сократилась. Основная причина — воздействие антропогенного фактора. Благодаря вкусному мясу, жиру и ценной шкуре на сурков издавна охотились и перепромышляли их, на них чрезвычайно пагубно сказалась распашка целинных земель. Для представления о бывшей численности сурков (когда они промышлялись) можно было использовать статистические данные пушных заготовок. В Забайкалье сотрудниками противочумной системы проводилось с помощью ядохимикатов массовое истребление сурков как носителей возбудителя чумы, в результате чего здесь сурки почти полностью уничтожены.

Для управления популяциями сурков в очагах чумы необходим систематический учет их численности. Кроме того, учет сурков нужен для мониторинга и поддержки островных популяций, образовавшихся в процессе повсеместного сокращения ареалов.

КОСВЕННЫЕ УЧЕТЫ

Относительные и абсолютные учеты

Учет отверстий нор (табл. 1, 15). Впервые метод учета сурков по отверстиям нор разработал И. П. Бром (1945) и применил его для составления карты поселения тарбагана в Юго-Восточном Забайкалье. Позже был описан метод учета нор на маршрутах (Бибииков, 1956).

Учет нор сурков ведется на маршруте длиной 1–5 км и шириной 10–30 м, ширина учетной ленты измеряется на глаз, длина — шагомером (шагами). Общая площадь учетных лент должна составлять не менее 2 % всей обследуемой территории. Они должны пересекать неровности рельефа, в том числе небольшие хребты. В дальнейшем ведется расчет числа нор на 1 км маршрута или на 1 га.

В настоящее время на учете нор обычно не останавливаются, а облавливают их или визуально определяют число особей в поселении и ведут пересчет через «коэффициент заселения», т. е. получают результаты абсолютного учета.

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Учет сурков путем вылова их капканами (табл. 1, 7). Капканный способ учета применяли главным образом на высокогорьях Тянь-Шаня И. Г. Иофф и Н. П. Наумов (1951). Он сводится к расстановке капканов у жилых нор, далее ведется расчет процента попадаемости в них сурков, исходя из числа капкано-суток и числа пойманных зверей. Этот метод, конечно, имеет существенные недостатки, так как уловистость сурков зависит не только от их численности, но в значительной степени и от погоды, квалификации ловцов и других причин. Кроме того, капканный метод не может быть широко применим из-за его большой трудоемкости, ведь для полного вылова сурков на изолированной площадке нужно затратить 5–10 дней. Полученные данные трудно экстраполировать на всю обследуемую территорию.

Абсолютные учеты

Визуальный учет на площадках и маршрутах (табл. 1, 3). Впервые этот метод учета применил Г. А. Кайзер (1940) в Казахстане. Он учитывал численность красного, или длиннохвостого, сурка (*Marmota caudata* Geoffroy), подсчитывая на площадках число активных особей.

Обычно площадки закладывают размером от 3 до 5 га (иногда до 15). Углы их отмечают издали заметными холмиками («турами») из дерна или камней. Учетчик должен находиться в укрытии, так как сурки весьма осторожны и пугливы. Подсчет зверей проводится с помощью бинокля в часы максимальной их активности, обычно трижды в день, причем в течение каждого учета подсчет ведется дважды с интервалом в 20–30 мин. По окончании наблюдения нужно вспугнуть сурков и, когда они бросятся в норы, учесть тех особей, которые были скрыты за неровностями рельефа. Таким образом получают результаты абсолютного учета сурков, которые пересчитывают на 1 га. Наблюдения за сурками во время их учета дают очень много, так как кроме данных об их численности зоолог получает сведения о поведении сурков, их активности и т. п. (Ралль, 1947).

Визуальный учет сурков ведется и на маршрутных лентах на основе крупномасштабной карты. С помощью ее и рекогносцировочных объездов выбирают направление маршрутов. Перед проведением учета на пересеченной местности учетчик, выйдя на возвышенное место, находит какой-либо ориентир и двигается по направлению к нему. На участках площадью более 10 км² целесообразно закладывать 2–3 парных маршрута с тем, чтобы в каждом случае в паре линий по одной идти вперед, а по другой возвращаться назад. Расстояние между линиями должно быть 1–1,5 км. Учетчик двигается пешком или верхом на лошади по азимуту и учитывает всех сурков в полосе шириной примерно 200 м. В итоге вычисляют среднее

ТАБЛИЦА 27

Поправки к результатам визуального учета сурков в Центральном Тянь-Шане с учетом сезонных изменений их наземной активности (Бибиков, 1963)

Период жизнедеятельности сурков	Поправки к результатам визуального учета	Часы учета
От полного выхода после зимней спячки до появления молодняка на поверхности	1,4	7–12
Первый месяц после появления молодняка	1,7	6–9
Второй месяц после появления молодняка	2,0	6–9
Последний месяц наземной активности	2,0–4,0	8–10

ТАБЛИЦА 28

Число особей в семье сурков (Токарский и др., 1990)

Номер площадки	Число семей	Число особей			Среднее количество особей на семью		
		взрослых	сеголеток	всего	взрослых	сеголеток	всего
1	14	32	17	49	2,3	1,4	3,7
2	25	105	28	133	4,2	1,0	
3	14	58	12	70	4,2	1,6	5,8
4	16	46	44	90	2,9	2,7	5,6
5	71	147	91	138	2,1	1,3	3,4
6	34	126	71	197	3,7	2,0	5,8
7	7	28	16	44	4,0	2,3	6,3
8	18	49	41	90	2,7	2,3	5,0
9	2	7	8	15	3,5	4,0	7,5
10	20	55	49	104	2,8	2,5	5,2

количество зверьков на 1 га и далее эти данные экстраполируют на всю обследованную площадь (Бибиков, 1963; Капитонов, 1983).

К недостаткам этого метода надо отнести то, что не учитываются те зверьки, которые остаются в норах. В связи с этим ряд авторов разработал поправочный коэффициент, который значительно уточняет результаты

визуального учета (Берендяев, 1961; Тарасова, Суязов, 1961; Бибииков, 1963) (табл. 27).

Степень точности учета сурков также очень сильно зависит от погоды, которая меняет их активность. Если в первой половине дня идет дождь, то сразу после его прекращения сурки становятся очень активными, если же ясная погода держится несколько дней, сурки менее активны. Надо заметить, что в местах, где недавно проводился промысел сурков или истребительные работы, звери становятся более осторожными и учитывать их нецелесообразно.

Таким образом, наиболее точным надо считать маршрутный учет численности в сочетании с картированием и с использованием соответствующих поправок (Ралль, 1947; Бибииков, 1989).

На участках с ровным рельефом (в степях) можно с успехом применять как разновидность визуального учета с автомашины или мотоцикла Учет с автомобиля был впервые проведен А. М. Андрушко (1939). Впоследствии его широко применяли в Забайкалье, Монголии (Кучерук, 1952; Тарасов, Хрущелевский, 1956) и Северном Казахстане (Карулин, Карасева, 1961; Карулин, 1961; Бибииков, 1989 и др.). При этом по спидометру отмечают расстояние и записывают число встреченных сурков. Автомобильный учет удобен тем, что сурки не боятся машины и не прячутся от нее, и их можно легко учесть с достаточной полнотой. С помощью этого метода проведено много исследований. Например, составлена карта сохранившихся сурочьих поселений после распашки целинных земель в пятидесятых годах в Северном Казахстане, Тургайской и Целиноградской областях (Бибииков, 1989).

В. А. Токарский с сотрудниками (1990) проводили аналогичные учеты в заказниках на Украине с помощью мотоцикла, сочетая их с визуальными учетами сурков на площадках. Они определяли степень заселенности территории байбаком на маршрутах по следующей шкале: высокая степень — более 0,4 семьи/га, средняя — от 0,1 до 0,4 семьи/га и низкая — менее 0,1 семьи/га. Затем визуально устанавливали на площадках или на маршрутах среднее число особей в семье и рассчитывали общее поголовье животных (табл. 28). Авторам удалось проследить ход восстановления численности сурков в заказнике.

В целом метод визуальных наблюдений с автомашины имеет большие преимущества потому, что с его помощью можно охватить большие территории, и кроме того сурки не боятся автомобиля и не прячутся от него. Например, на сыртах Тянь-Шаня за 7 рабочих часов сурки были учтены на площади в 56 км² (Тарасов, Хрущелевский, 1956).

Целесообразно сопоставление результатов учетов сурков, проведенных разными методами. Д. И. Бибииков (1956) сравнил результаты визуального учета сурков на маршруте и учета путем отлова капканами. Установлено, что в большинстве случаев показатели изменяются идентично (табл. 29).

ТАБЛИЦА 29

Сопоставление результатов учета сурков на маршрутах с учетом отлова капканами (цит. по: Бибиков, 1956)

Площадь участка в га	Учет на маршруте			Учет с помощью капканов		Сурки, не учтенные на маршруте в % к фактической численности
	площадь учета в га	число сурков	число сурков на 1 га	выловлено сурков	число на 1 га	
457	173	82	0,47	383	0,92	49
340	58	13	0,22	110	0,35	37
223	42	4	0,09	31	0,15	33
544	100	13	0,13	91	0,19	32
462	120	37	0,31	156	0,37	16
609	100	43	0,43	300	0,53	24
421	119	55	0,46	275	0,73	41

Учет изолированной популяции путем выпуска проб меченых особей с последующим отловом (табл. 1, 9). Этот способ из-за сложности осуществим только при выполнении специальной (научной) программы. Об этом методе мы рассказывали, описывая учеты численности мелких зверьков в ометах и стогах (Раевский, 1934). Он сводится к вылову и мечению животных и затем через определенный срок к повторному их вылову. Так, Д. И. Бибиков с сотрудниками (1961) в относительно обособленной популяции в апреле 1956 г. выловили, поместили и выпустили обратно 29 сурков. При повторном облове в мае–июне было поймано 90 сурков (не считая сеголеток) и среди них 9 помеченных особей. Таким образом, меченые зверьки составили 10 % от числа выловленных, следовательно, на участке обитало 290 взрослых особей.

В настоящее время учет численности сурков обычно ведут методом подсчета их нор и визуального определения числа зверьков на маршрутах. Большим его преимуществом является возможность получения относительно достоверных данных о численности сурков на значительной площади и малая затрата труда, особенно при использовании автомобиля (Бибиков, 1989; Капитонов, 1983).

Добывание сурков ведется в основном с помощью капканов, которые маскируют у входа в нору или на сурчине. В Забайкалье, на Алтае, в Монголии раньше широко использовали проволочные петли. Ведут также отстрел сурков из мелкокалиберной винтовки. Д. И. Бибиков (1989) пишет, что в условиях расчлененного рельефа на сурков охотятся с помощью

ТАБЛИЦА 30

Зависимость осенней численности полуденной и тамарисковой песчанок от суммы осадков в теплую половину года в Волго-Уральских песках (Телегенов и др., 1981)

Показатели	1961	1962	1965	1968	1970	1972	1974	1978
Сумма осадков за март–сентябрь, мм	174	46	129	58	128	48	178	103
Средняя численность двух видов песчанок (число особей на 1 га)	19,3	6,4	12,5	7,5	15,7	5,0	20,0	16,0

охотничьих собак. Неожиданно появляясь из-за гребня, собаки, сопровождающие верхового охотника, бросаются наперерез бегущему к норе сурку и давят его.

Интересно, что в Поволжье при появлении пастушьих собак байбаки бежали к своим норам, вставляли «столбиками», тревожно свистели, но в норы не уходили, если собака не преследовала зверьков; в последнем случае сурки подпускали собаку на 4–5 м, после чего скрывались в норе (Коритин, 1986).

III.1.5. ПЕСЧАНКИ

В России обитают три вида рода малых песчанок (*Meriones*): тамарисковая, или гребенчуковая, песчанка (*M. tamariscinus* Pallas), полуденная (*M. meridianus* Pallas) и когтистая, или монгольская (*M. unguiculatus* Milne-Edwards). Это обитатели пустынных степей, полупустынь и предгорий, ареалы которых в своих северных частях заходят на территорию России.

В России тамарисковая песчанка распространена в Прикаспийской низменности; полуденная — там же и, кроме того, на двух изолированных участках: к западу от Прикаспийской низменности до р. Дон и в долинах Тувы; когтистая — на юге Тувы и на двух изолированных участках в Забайкалье.

Тамарисковая и полуденная песчанки обитают преимущественно в мелкобугристых песках различных стадий закрепления, поросших кустарником. Полуденная песчанка предпочитает заросли караганы, песчаной полыни, дурнишника, кияка на супесчаных грунтах. Поселения когтистой песчанки приурочены к открытым участкам степи с суглинистым и мелкощепнистым грунтом. Все песчанки часто селятся в развалинах кошар, на зимних стоянках чабанов, где много сорняков, семена которых входят в их рацион. Питаются травянистой растительностью, вегетативными частями кустарников и полукустарников, семенами многих растений (солянок, кумарчика, джужги и др.), луковицами тюльпанов, гусяного лука; роль животных кормов незначительна. На зиму делают запасы

кормов из семян кияка, кумарчика, верблюдки, солянок и пр. (Бекенов, Есжанов, 1981). Песчанки играют немаловажную роль в структуре биоценозов. Поедают растения, укрепляющие пески, что вместе с роющей деятельностью приводит к развеиванию песков (Некипелов и др., 1980). Вредители сельскохозяйственных культур имеют немалое значение в эпидемиологии, являясь носителями чумы (Кулик, 1979 а).

Особенно высокой численности не достигают. Отмечены регулярные подъемы численности каждый 4–5 лет (Павлов и др., 1977; Телегенов и др., 1981). Численность песчанок зависит также от количества осадков (табл. 30). Численность полуденной и когтистой песчанок в Туве колеблется от 2 до 5 % попадания в плашки. На пахотных полях численность когтистой песчанки доходит до 6–9 нор на 1 га (в норе обитает 3–12 зверьков) (Обухов, 1977). Численность тамарисковой песчанки в Терско-Кумской низменности также невелика — 14 % попадания (Дятлов и др., 1981).

КОСВЕННЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Учет отверстий нор (табл. 1, 15). Для песчанок этот метод применяется в основном как рекогносцировочный. А. С. Бурделов с соавторами (1981) в разных частях Волго-Уральских песков провели учеты на пешеходных маршрутах при разных уровнях численности. Длина каждого маршрута не менее 2 км при ширине 2 м. Учитывались все «городки» (скопления нор) тамарисковой и полуденной песчанок, попавшие хотя бы крайним входом в полосу учета. Авторы считают, что по внешнему виду «городков» можно определить не только жилое это поселение или нет, но и какому виду песчанок оно принадлежит. Итоговый показатель — количество «городков» в среднем на 1 км маршрута.

Анализ погадок хищных птиц (табл. 1, 17). Все, что было раньше сказано о преимуществах и недостатках применения метода анализа содержимого погадок для определения численности мелких грызунов, относится к песчанкам. Правда, надо заметить, что в большинстве случаев малых песчанок не удается определить до вида (Кучерук и др., 1980).

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Ловушко-линии и их варианты (табл. 1, 7). Этот метод часто применяется при учете малых песчанок, прежде всего полуденной. Работники противочумной системы (Общая инструкция..., 1951) для учетов применяют стандартные плашки, которые ставят в линии до 100 шт. в каждой на расстоянии 5 м одна от другой, и далее рассчитывают процент попадания (Бурделов, 1979).

Абсолютные учеты

Учет «городков» (нор) с выловом зверьков (табл. 1, 7). Метод был разработан Ю. М. Раллем (1947) и рекомендован в методических указаниях и инструкциях, утвержденных Минздравом СССР под названием капканно-площадочного учета. Его автор писал, что «выбирать место будущей площадки надо издали, осматривая местность с такого расстояния, откуда незаметно ни количества „городков“ (нор), ни иные признаки, могущие невольно повлиять на выбор площадки». Принцип закладывания площадок, четырехугольных или круглых, тот же, что и описанный ранее. Оптимальный размер площадки — 0,25 га. После тщательного обследования и обнаружения «городков» отверстия нор обставляют дугowymi капканами (№ 0 и № 1). Их лучше всего ставить в послеобеденное время в безветренную погоду. Если при утренней установке капканов днем поднимается ветер, то перед вечером их надо проверить и при необходимости перенасторожить. Ловушки должны стоять одни сутки, их проверяют и снимают ранним утром (Общая инструкция..., 1951; Инструкция по борьбе с песчанками..., 1982). Г. Б. Постников и Е. В. Ротшильд (1985) подтвердили целесообразность установки ловушек только на одни сутки, так как при более долгой экспозиции средняя численность зверьков снижается. Итоговый показатель — среднее число зверьков на 1 га.

Для определения абсолютного числа «городков» песчанок на определенной площади А. С. Бурделов с соавторами (1977) рекомендуют следующий подход. При проведении учета на маршрутной ленте у 20 «городков» в каждом биотопе измеряют ширину перпендикулярно к направлению маршрута, а затем рассчитывают суммарную площадь, занимаемую «городками», и, зная длину маршрута, рассчитывают среднее число «городков» на 1 га. Далее облавливают 10–20 «городков», выставляя на каждом из них по 2–7 капканов на одну ночь. В результате вычисляют количество зверьков по видам на один «городок» и далее ведут расчет на 1 га. Вероятно, надо согласиться с мнением А. С. Бурделова с соавторами (1981), что учет, проведенный на маршруте, более объективно отражает абсолютную численность песчанок, чем капканно-площадочный. Сопоставление результатов, полученных этими методами, показывает, что при учете на маршрутах численность получается в 2–3 раза выше, чем при учете на площадках.

Методику, близкую к этой, предлагают Е. В. Ротшильд с соавторами (1975) при учете на маршруте численности гребенчуковой песчанки. Учет заключается в подсчете «городков» этих грызунов на маршрутных полосах (шириной 10 м).

III.1.6. Тушканчики

В России обитают представители семейства пятипалых тушканчиков (Allactagidae): большой (*Allactaga major* Kerr), малый (*A. elater* Lichtenstein),

ТАБЛИЦА 31

Встречаемость остатков грызунов в погадках домового сыча в Приаральских Каракумах, 1965 (Лобачев, Шенброт, 1973)

Виды грызунов	Встречаемость, %
Малый тушканчик	25,6
Тушканчик-прыгун	10,6
Тарбаганчик	27,6
Емуранчик	21,3
Мохноногий тушканчик	4,3
Большая песчанка	27,6
Полуденная песчанка	12,8
Краснохвостая песчанка	4,3
Серые полевки	10,6
Серый хомячок	31,9
Обыкновенная слепушонка	8,5

тушканчик-прыгун (*A. sibirica* Forster) и тарбаганчик (*Pygeretmus pumilio* Kerr), а также представители семейства трехпалых тушканчиков (Dipodidae): мохноногий тушканчик (*Dipus sagitta* Pallas) и емуранчик (*Stylo dipus telum* Lichtenstein). Тушканчики, как и песчанки, типичные грызуны аридных областей равнин, но, кроме того, они распространены и в степном поясе гор.

Шире других распространен большой тушканчик в открытых ландшафтах степного и пустынного типа от юго-западных границ России до Алтая. Малый населяет Прикаспийскую низменность; тушканчик-прыгун живет на Алтае (в Чуйской степи), в южной Туве и южном Забайкалье; тарбаганчик — от нижнего Дона и юга Приволжской возвышенности на юго-восток до Каспийского моря, а на восток — до Южного Урала; мохноногий тушканчик и емуранчик распространены от нижнего Дона до Прикаспийской низменности.

Представители семейства пятипалых тушканчиков обитают в основном в глинистых и щебнистых пустынях, но большой тушканчик широко распространен и в степной зоне, а по речным долинам и балкам проникает в лесостепь; тарбаганчик селится в основном на солончаках и такырах. Представители семейства трехпалых тушканчиков обитают в пустынях различного типа, но главным образом в песчаных.

Все тушканчики — ночные животные, ведут одиночный образ жизни, на зиму впадают в спячку. Везде относительно малочисленны, кроме

большого тушканчика, численность которого бывает немалой. Весной питаются в значительной степени подземными частями растений (луковицы и клубни)¹, вегетативными частями мелких кустарников и семенами. В рацион пятипалых тушканчиков входят животные корма, главным образом жуки и прямокрылые. Питание трехпалых тушканчиков изучено недостаточно.

В связи с ночным образом жизни и рассредоточенностью нор тушканчиков учитывать их численность трудно. Методы, применяемые для других групп грызунов, малопримемлемы.

КОСВЕННЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Учеты следов на песке (табл. 1, 16). Определять численность по следам можно только у мохноногого тушканчика, обитающего в песчаных пустынях. Утром его следы хорошо видны на песке, и, измеряя длину маршрутной ленты, можно составить ориентировочное представление о численности вида (Казанцева, Фенюк, 1937). Следы других тушканчиков на плотной почве заметны плохо, но они хорошо видны на дорожной пыли. Конечно, дороги располагаются неравномерно, и поэтому такой учет не может дать объективной картины численности. Однако мы с успехом пользовались этим методом как рекогносцировочным: обнаружив следы на дороге, сходили с нее и быстро находили норы большого тушканчика.

Как уже было сказано выше, в поисках подземных частей растений многие виды тушканчиков делают специфические прикопки, учет которых может быть использован также с рекогносцировочными целями.

Анализ погадок хищных птиц (табл. 1, 17). Этот метод вполне приемлем для учета тушканчиков, как и других грызунов, обитающих в открытых биотопах.

Для изучения населения тушканчиков применим анализ содержимого погадок только птиц с ночной активностью — домового сыча, филина и др. (Варшавский, Шилов, 1952; Лобачев, 1960). При этом необходимо учитывать особенности питания разных хищных птиц. Например, анализируя состав погадок домового сыча, надо учитывать, что эта птица редко ловит крупных тушканчиков рода земляных зайцев (*Allactaga*) и поэтому в их погадках преобладают остатки тушканчиков более мелких размеров (емуранчика, мохноногого тушканчика, тарбаганчика). Метод в целом вполне применим при обследовании больших территорий для предварительной оценки соотношения численности мелких видов тушканчиков (Кучерук, 1963; Лобачев, Шенброт, 1973; Кучерук и др., 1980). Примером

¹ При этом они делают характерные прикопки, которые различаются у разных видов.

анализа содержимого погадок домового сыча могут служить материалы В. С. Лобачева и Г. И. Шенброта (1973) (табл. 31).

Учет отверстий нор (табл. 1, 15). Подсчет отверстий нор можно проводить для всех видов тушканчиков, но он имеет большой недостаток. Как известно, уходя на день в норы, тушканчик затыкает земляной пробкой входное отверстие, и поэтому заметить жилые норы трудно. Исключение составляет мохноногий тушканчик, у которого такие пробки хорошо видны рано утром. Хорошо видны также пробки в норах тарбаганчика на солончаках (Ларина, 1938; Кондрашкин, Едыкина, 1957).

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Тушканчики плохо ловятся в плашки, так как обычную приманку (хлеб с подсолнечным маслом) практически не берут. В. С. Лобачев и Г. И. Шенброт (1973) пишут, что часто вокруг плашки с нетронутой приманкой бывает много следов тушканчика, при этом малый тушканчик и тарбаганчик плашками не интересуются, большой тушканчик и емуранчик попадают редко, несколько лучше ловится мохноногий тушканчик. Н. В. Щепотьев (1967) попытался модифицировать этот способ, употребляя для учета численности мохноногого тушканчика плашки с трапиками и с приманкой из тыквенных семечек, но это мало улучшило попадаемость зверьков. Следовательно, учет с помощью плашек не может отражать достаточно объективно численность тушканчиков. Однако в некоторых случаях им пользуются. Так, В. Е. Флинт (1971) применял его в Туве при учете тушканчика-прыгуна.

Такая ситуация побудила зоологов к разработке более совершенных методов учета тушканчиков. Так как это зверьки с ночной активностью, то наиболее целесообразно оказалось проводить учеты с ярким источником света.

Впервые В. А. Кудрявцев и А. А. Вольферц (1957) употребляли горящие снопы сухого тростника, в свете которых они ловили тушканчиков. Позже стали широко применять учет и отлов тушканчиков в свете фар автомобиля (Андриевский, Елисеев, 1952; Ходашова, 1953).

Абсолютные учеты

Визуальный учет тушканчиков на маршрутах (с фарой автомашины или с ручной фарой) (табл. 1, 3). Учет тушканчиков в свете фар автомашины детально разработан и описан А. М. Чельцовым-Бebutовым и Н. П. Осадчей (1960). Для этого может быть использован любой грузовой автомобиль. Успех мероприятия в большой степени зависит от квалификации, навыка и добросовестности водителя. Учеты лучше проводить в часы наибольшей активности тушканчиков, т. е. спустя полтора часа после наступления темноты. В работе принимают участие 4 человека: учетчик сидит в кабине, отмечает расстояние по спидометру и помещает пойман-

ных тушканчиков в мешочки с этикетками; 3 ловца¹ стоят на подножках машины, один из них вооружен сачком; машина двигается со скоростью 15–20 км/час. Когда в свет фар попадает тушканчик, он обычно начинает метаться из стороны в сторону, продолжая бежать впереди машины. Ловцы соскакивают с машины и бегут за зверьком, накрывают его сачком и передают учетчику, сидящему в кабине. В результате учета помимо сведений о численности поступает большой материал для изучения интенсивности размножения. А. М. Чельцов-Бебутов и Н. П. Осадчая считают, что больших тушканчиков можно определить до вида по внешнему облику и без отлова, но для определения зверьков мелких размеров необходима их поимка. В. С. Лобачев и Г. И. Шенброт (1973) пишут, что при некотором навыке по внешнему виду без отлова можно отличить и некоторые виды мелких тушканчиков.

Недостатком этого метода является то, что места, пригодные для его проведения, ограничены проходимостью автомобиля. Во многих случаях машина может передвигаться только по дороге, что, конечно, сокращает число обследованных биотопов.

Помимо учета с автомобиля практикуются аналогичные пешеходные учеты. Для этой цели применяется фара НКФ-12 с портативным аккумулятором (Лобачев, Шенброт, 1973) или любая лампа направленного света мощностью не менее 500 W (Неронов, Луцкеина, 1988). При этом один человек несет лампу, отсчитывая по шагомеру длину маршрута, а двое с сачками отлавливают всех встреченных тушканчиков. Лампа дает обзор в радиусе 15–20 м. Поэтому результаты учета можно рассчитывать не только на единицу времени, но и на единицу площади обследуемого биотопа и затем пересчитывать на «объединенный гектар». Этот учет очень. В Монголии за 1 час в среднем отлавливали 4 зверьков и из них 3,1 были тушканчики (Неронов, Луцкеина, 1988).

П. П. Тарасов (1959) рекомендовал имитировать выброс из норы, выкапывая лопаткой или дужкой капкана небольшие ямки, и около них устанавливать капканы. Этот способ основан на том, что в поисках насекомых тушканчики чутко реагируют на малейшие изменения поверхности почвы и спешат к искусственным прикопкам как к приманке и попадают в капканы. Кроме того, П. П. Тарасов предлагал делать мелкие ямки шириной в штык лопаты с интервалом 50 м одна от другой и на дно ямок ставить капканы без какой-либо маскировки, но необходимо прикреплять их к специальному штырю.

Многие вышеперечисленные прямые учеты в одних случаях могут быть использованы для определения относительной численности, в других, если определена ширина учетной ленты и, следовательно, установлена площадь, на которой проведен учет, то и абсолютной численности.

¹ По мнению В. С. Лобачева и Г. И. Шенброта и нашему опыту, при работе в Северном Казахстане вполне достаточно одного ловца.

III.2. ЗВЕРЬКИ, ВЕДУЩИЕ ПОДЗЕМНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ

Обыкновенный слепыш (*Spalax microphthalmus* Guldenstaedt), гигантский слепыш (*S. giganteus* Nehring), алтайский цокор (*Myospalax tyospalax* Laxmann), даурский цокор (*M. aspalax* Pallas), которого иногда рассматривают как подвид маньчжурского (*M. psiluris* Milne-Edwards), и слепушонки: обыкновенная (*Ellobius talpinus* Pallas) и восточная (*E. tancrei* Blasius) — относятся к разным семействам, но по совокупности морфологических, физиологических и экологических признаков их относят к своеобразной жизненной форме «землероикорнееды» (Кучерук, 1959).

Все они распространены в России в степной зоне, проникают в полупустыню, а также в лесостепь.

Обыкновенный слепыш распространен в степях и лесостепи Центрально-Черноземного района, Поволжья, центральной и западной частей Предкавказья; гигантский слепыш — в полупустынях Прикаспия и северо-восточного Предкавказья; алтайский цокор — в предгорьях и низкогорьях Алтая и Приобья, Барабинской и Кулундинской степей; даурский цокор — в юго-восточном Забайкалье. Обыкновенная слепушонка в России распространена в степях и полупустынях Поволжья, Предкавказья, Южного Урала и Западной Сибири. Восточная слепушонка, которую ранее рассматривали в составе предыдущего вида, — в Туве.

Наиболее приспособлены к подземному образу слепыши, наименее — слепушонки.

Особенности биотопического распространения этих землероев сходны. Они предпочитают черноземные почвы с обильной травянистой растительностью. Излюбленные станции — приречные долины, покрытые луговым разнотравьем. Мозаичность их распространения определяется степенью промерзания почвы. Встречаются на старых залежах, заросших сорняками. На зиму не впадают в спячку. Иногда делают большие запасы корма (Дукельская, 1932; Некипелов, 1946; Раков, 1954; Давыдов, 1957; Слостенина, 1963; Дубровский, 1965 и др.).

Весь жизненный цикл этих животных (за исключением периода расселения) протекает в сложных многофункциональных норах. В них обычно бывают поверхностные (кормовые) ходы и более глубокие траншеи, которые ведут к гнездовой камере. Зверьки в течение круглых суток роют землю, выбрасывая на поверхность кучки земли, после чего входные отверстия тщательно забивают земляными пробками. По количеству выбросов земли не всегда возможно судить о численности зверьков, так как число куч земли отражает в основном интенсивность роющей деятельности, которая определяется многими факторами: почвенными ус-

ловиями, обилием растительности и пр. Кроме того, иногда некоторые зверьки, например даурский цокор, перемещаясь под землей в поисках излюбленного корма, освободившееся позади себя пространство забывают землей и в этом случае не делают выбросов (Скалон, Некипелов, 1936).

Роющая деятельность землероев имеет большое биоценотическое значение. Эти грызуны, перекапывая огромное количество почвы, оказывают большое влияние на ее структуру. Прокопанные траншеи часто используют другие виды мелких животных — перемещаясь по ним, избегают нападения пернатых хищников. Брошенные ходы землероев иногда используют как убежище некоторые грызуны (хомячки, узкочерепные полевки) (Некипелов, 1946).

Все землерои вредят сельскому хозяйству, поедая лук, клубни картофеля и другие корнеплоды. Своими выбросами портят сенокосные угодья. Эпидемиологическое значение не изучено.

Методы учетов численности грызунов-землероев разработаны слабо. Ниже мы приводим отдельные примеры использования методов учета для слепышей и слепушонок, но они в несколько измененном и дополненном виде могут быть применены и для других видов землероев (цокоров).

Ш.2.1. ГИГАНСКИЙ СЛЕПЫШ

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Абсолютные учеты

Полный вылов на площадке (табл. 1, 7). В. К. Гарбузов (1977) описывает метод, которым он учитывал численность гигантского слепыша. Весной в период наиболее активной норной деятельности зверьков на однокотарных площадках у наиболее свежих выбросов земли откапываются все отверстия нор. Через некоторое время большинство из отверстий зверьки забивают изнутри «пробками», появление которых свидетельствуют об обитаемости норы. Забитые норовые отверстия освобождают от «пробок» и к ним, а также в начале каждого раздваивающегося хода на глубине 30–50 см ставят дуговые капканы № 1. Отверстие, через которое устанавливают капкан, оставляют открытым. Через некоторое время зверек, пытаясь забить ход, попадет в капкан. В тех случаях, когда капкан оказывается завален землей, его снова настораживают, и так до тех пор, пока все зверьки не будут пойманы. Капканы проверяют через 15–20 мин. Обычно через несколько часов зверьки бывают полностью выловлены. Площадка считается на 100 % обловленной, если в открытых норах (без «пробок») не появляются новые земляные «пробки». Этим же методом при учете гигантского слепыша пользовалась в Западном Казахстане Р. М. Иркалиева-Хибашева (1986).

Ш.2.2. ОБЫКНОВЕННЫЙ СЛЕПЫШ

КОСВЕННЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Учет выбросов земли (табл. 1, 15). А. Ю. Пузаченко (1994) приводит данные учета выбросов земли («слепушин») обыкновенного слепыша в Стрелецкой степи. Он проводил учеты в первой половине мая на площадках разной величины и пересчитывал потом на 1 га. Это дало ему возможность определить различия в интенсивности роющей деятельностью слепышей в разных биотопах. Количество «слепушин» колебалось от 1–2 до 600–700 на 1 га.

Ш.2.3. ОБЫКНОВЕННАЯ И ВОСТОЧНАЯ СЛЕПУШОНКИ*

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Абсолютные учеты

Учет нор по выбросам почвы (табл. 1, 7). При относительно невысокой численности слепушонок, когда границы их поселений четко различимы, Н. В. Раков (1954) предлагает подсчитывать количество поселений на нескольких площадках, а затем облавливать их кротоловками (т. е. получить «коэффициент заселения»), что позволит рассчитать поголовье зверьков. Но нередко численность слепушонок так велика, что границы отдельных поселений практически неразличимы. Например, на 1 га может быть в среднем 6000–8000 выбросов. Тогда необходимо заложить ряд площадок размером по 4–5 га и на всех провести сплошной вылов, а потом распространить данные на всю обследуемую площадь. Это очень трудоемкий способ, но площадки маленьких размеров закладывать нельзя, так как подземные ходы одной семьи слепушонок могут достигать по прямой длины 100–150 м и занимать площадь 6000–7000 м². Г. С. Давыдов (1957), применяя этот метод учета слепушонок, облавливал их норы по тому же принципу, как это делал Н. В. Раков (1954). Он закладывал площадки (1–3 га) и подсчитывал все выбросы земли — свежие и старые. Все свежие, забитые пробками ходы в норы он раскапывал и ставил к открытому входу дуговые капканы (№ 0 и 1) или кротоловки. Облов проводили до тех пор, пока не вылавливали большинство слепушонок, т. е. 2–3 дня. После этого производили полностью раскопку всей норной системы и вручную отлавливали оставшихся зверьков. Показатели численности слепушонки колебались от 1 до 38 особей на 1 га (табл. 32). Однако размеры площадок были небольшими, что могло занизило результаты учетов (Давыдов, 1957).

* описание методов учета слепушонок дано на уровне надвидя

ТАБЛИЦА 32

Численность слепушонки в различных местообитаниях
Таджикистана (цит. по: Давыдов, 1957)

Дата учета	Стация	Размеры площадки в га	В среднем на 1 га	
			слепушонок	выбросов
1948 I	Фруктовый сад	1,5	4,0	69,0
1948 II	Люцерна	1,0	5,0	49,0
1948 III	Саженьцы деревьев	1,5	7,3	80,0
1948 IV	Люцерна	1,1	10,9	35,4
1948 VI	Целина (осока, мятлик)	1,0	38,0	29,2
1948 VII	То же	1,0	13,0	11,0
1949 IX	Люцерна	1,1	24,0	105,0
1950 III	То же	2,0	12,0	67,6
1954 IV	То же	3,0	9,3	29,0

Перечисленные выше методы учета очень трудоемки, и более целесообразно проводить их не на площадках, а на маршрутных лентах, на что указывал Р. Н. Мекленбурцев (1937). Линейно-маршрутный метод при учете численности слепушонки применяла Е. С. Слостенина (1963). В его основе лежит подсчет числа поселений на маршрутной ленте шириной 2 м. Наиболее эффективно этот метод можно использовать весной и осенью, когда травостой еще низок или уже скошен, и выбросы хорошо видны. Кроме того, в эти сезоны наблюдается повышенная роющая деятельность зверьков и поселения легко отграничивать одно от другого. Полный отлов зверьков из отдельных поселений позволяет оценить численность вида на обследуемой территории (через «коэффициент заселения»). Этот метод менее трудоемок и дает возможность выявить характер распределения слепушонки на больших территориях.

Из приведенных примеров хорошо видно насколько несовершенны все приведенные выше методы учетов численности грызунов-землероев. Несомненно, необходима их дальнейшая разработка. Нам представляется, что при этом целесообразно шире использовать способность землероев закапывать изнутри отверстие норы, нарушенной человеком.

IV. ОБИТАТЕЛИ БЕРЕГОВ ВОДОЕМОВ И БОЛОТ

В этом разделе мы рассмотрим методы учета грызунов, обитающих в зарослях прибрежных растений вдоль берегов больших и малых рек, стариц, плавней, лиманов, озер, а также каналов, водохранилищ, прудов,

Примерная численность бобров (тыс. особей)
в странах СНГ за 1930–1990 гг. (Сафонов, 1995)

Страна	Год								
	1930	1948	1958	1966	1971	1978	1981	1985	1990
Россия	0,6	+	10,0	30,0	72,0	126,0	171,2	182,6	262,3
Белоруссия	0,3	6,0	16,0	20,0	30,0	26,0	26,0	+	28,0
Украина	0,1	0,3	1,6	3,0	5,5	4,5	+	+	5,9
Литва	–	+	1,1	1,8	7,8	7,5	+	+	14,7
Латвия	+	+	+	0,1	0,7	7,0	+	25,0	30,0
Эстония	–	–	+	+	+	0,3	+	+	1,5
Казахстан	–	–	–	–	+	0,3	+	+	1,5
Всего	1,0		28,7	54,9	116,0	171,6			343,9

рисовых чеков и заболоченных территорий. Это обыкновенный бобр, ондатра, водяная полевка, серая крыса (экзоантропная форма).

IV.1.1. ОБЫКНОВЕННЫЙ БОБР

Обыкновенный, или речной, бобр — из грызунов, обитателей берегов водоемов, наиболее приспособлен к водному образу жизни. Этот самый крупный представитель отряда (до 30 кг весом) и ценный промысловый вид прежде был весьма широко распространен в лесной зоне России. Однако в связи с жесточайшим промыслом и антропогенным изменением ландшафтов к 30-м годам XX в. бобр сохранился в России лишь в немногих местах (по рекам Воронеж, Сожа, Конда, Сосьва, верховья Енисея и др.). В результате охраны уцелевшего поголовья и реаклиматизации во многих районах численность вида восстановилась, и сейчас бобр распространен по всей лесной и лесостепной зонам России, причем наиболее многочислен в ее европейской части. Населяет берега рек и стариц с медленным течением, а также озера. Избегает промерзающих до дна водоемов.

В отличие от большинства видов грызунов бобр — моногам. Пара взрослых зверей, образовавших семью, живет вместе много лет на одном и том же месте. Обычно в ее состав кроме взрослых входят молодые, родившиеся в этом году и переярки, появившиеся на свет в предшествующем году, всего 5–8 особей. Территория, занимаемая такой семьей с подземными и надземными сооружениями, водными траншеями, а иногда и плотинами называется поселением бобров.

Длина поселения считается по линии берега. В условиях Воронежского заповедника при хорошей обеспеченности кормом она обычно не

превышает 300–400 м (Лавров, 1954). В Лапландском заповеднике, где кормовые ресурсы более ограничены, длина поселения часто превышает 1 км (Пономарев, 1939).

Бобр предпочитает рыть норы, если позволяет высота берега и характер грунта прибрежной полосы. При низких заболоченных берегах, а также при больших колебаниях уровня воды, бобр строит наземные сооружения — хатки. Иногда использует в качестве укрытия так называемые «коблы» — группу деревьев (обычно это ольха), сросшихся между собой основаниями, у которых весенние воды подмыли корни, вследствие чего между ними образовалась большая полость. Эти пустоты бобры охотно занимают, расширяя их и проделывая запасные ходы. Хатки бобры строят на заболоченных низких местах. Хатка бобра сложена преимущественно из веток и тонких стволов различных деревьев. Под основанием хатки бобры проделывают ходы, через которые проникают в ее внутреннюю жилую полость. Хатка достигает 2 м в высоту и 6–7 м в диаметре. В сырых низких местах бобры прорывают каналы, соединяющие кормовые участки с основным жилищем.

Там, где реки мелководны и иногда усыхают, бобры строят плотины — своеобразные сооружения, которые поднимают уровень воды и создают пруды. Средняя высота плотин — 1–1,5 м, длина — 40–50 м (Лавров, 1952).

Летом бобры иногда разбредаются, выходя за границы семейной территории, но осенью, как правило, вновь собираются семьей. В это время они готовятся к зиме: ремонтируют свое жилище и плотины, собирают запасы корма. Именно этот период считается наиболее подходящим для учета бобров.

Промысловое значение бобра в России очень велико и оно возрастает в последние десятилетия. Приведем сводные данные Г. В. Сафонова (1995), сделанные на основании статистических материалов, об изменении численности бобров с 1930 по 1990 г. в республиках бывшего СССР (табл. 33).

Основными методами учета бобров являются косвенные, поэтому мы начнем с них.

КОСВЕННЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Первая работа по учету численности бобра была напечатана К. Киселевым в 1928 г. по материалам инвентаризации населения вида в Воронежском заповеднике. В. К. Хлебович (1938) значительно упорядочил приемы учетов: он ввел понятие «поселение бобров» и предложил определять их поголовье, умножая число поселений на среднее число составляющих его особей («мощность поселения»). С этой целью он использовал результаты облова 12 семей и вычислил, что в среднем на одно поселение приходится 4,6 бобров. Ряд американских исследователей (Bradt, 1938;

ТАБЛИЦА 34

Определение численности бобров в поселении
по числу погрызов (цит. по: Жарков, 1963)

Число погрызов в условном диаметре	Учетная категория поселения	Число бобров	
		предел колебаний	среднее
70	Одиночка	1	1
70–150	I	2	2
150–350	II	3–5	4
350–650	III	5–7	6
50–1000	IV	7–9	8
1000–1500	V	9–11	10

ТАБЛИЦА 35

Сопоставления результатов воздушного
и наземного учета бобров (цит. по: Жарков, 1963)

Год	Место учета	Число обнаруженных поселений		Полнота воздушно- го учета, %
		с самолета	при наземном обследовании	
1959	Воронежский заповедник	28	63	44,4
	р. Битюг, русло	46	51	90,0
	там же, озера, поймы стариц	15	38	39,5
1960	Брянская обл., р. Нерусса	63	75	84,0
	р. Коломина	10	11	91,0
	р. Навля	27	31	87,0

Swank, Glover, 1948) полагают, что целесообразно считать мощность поселения несколько больше 5. Несомненно, что необходимо определять этот показатель отдельно для каждого места и года.

Учет поселений и погрызов (табл. 1, 19). А. Л. Пономарев (1939) сопоставил количество поваленных и подгрызенных бобрами деревьев с числом животных. Он использовал полученное соотношение для оценки величины семьи.

Л. С. Лавров (1952) предложил метод глазомерной оценки мощности поселений, относя каждое к одной из 4 групп: первая — 1–2 бобра; вторая — 3–5; третья — 6–8; четвертая — 9–11 бобров. Это дало возможность дифференцированно подходить к оценке размеров отдельных семей.

В. С. Поярков (1953) более подробно разработал метод учета А. Л. Пономарева, предложив подробную систему регистрации различных следов деятельности бобров. Сначала определяют число поселений бобров, обнаруживая их с лодки или идя по берегу, иногда с помощью собаки, на водоемах разного типа, затем по количеству погрызов определяют их мощность (т. е. среднее число зверей в поселении). В пределах конкретного поселения пересчитывают все частично использованные бобрами деревья и кустарники, сгруппировав их по диаметру стволов. Затем число сгрызенных деревьев и кустарников приводят к единому условному диаметру. Учет проводят поздно осенью в начале ледостава.

В Воронежском заповеднике, где работают по этому методу, собраны многолетние данные, позволяющие сопоставить осеннюю численность бобров (табл. 34) с их количеством, установленным по отловам следующим летом (Жарков, 1963).

Поиски поселений бобров, также как и ондатры, удобно проводить с хорошо натасканной собакой. Несмотря на большие достоинства, этот метод имеет и недостатки: он очень трудоемок, в основном потому, что его надо проводить в короткие сроки: до начала листопада и засыхания болотной растительности учет проводить нецелесообразно, так как погрызы бобров плохо видны, а затем выпавший снег затрудняет учет.

В связи с большими сложностями вышеописанных методов разрабатывали более производительные. Один из них — это учет с самолета.

Учет с самолета (табл. 1, 20). Для учета бобров авиацию использовали как американские ученые (Swank, Glover, 1948; Fuller, 1952), так и наши (Жарков, 1960). Наиболее удобным был самолет ЯК-12. Учет проводят при благоприятной погоде, т. е. при отсутствии тумана, низкой облачности и сильного ветра. Самолет летит на высоте около 100 м со скоростью 100–120 км/час. Опытный наблюдатель легко различает большинство хаток, плотин, каналов, сваленных или погрызенных бобрами деревьев и другие признаки присутствия бобра. Эффективность работы зависит от опыта учетчика. В первые полеты учетчик обычно ничего не может различить и ему надо «налетать» по крайней мере 10–12 часов, чтобы научиться определять наличие бобровых поселений.

С самолета невозможно подсчитать количество нор. В условиях Воронежской и Брянской областей в основном учитывают поваленные бобрами деревья, которые хорошо различимы с воздуха. Там, где бобры кормятся кустарниковыми ивами, они строят хатки и роют каналы, которые хорошо видны с самолета (Жарков, 1961, 1963). Самое главное, что для подсчета поселений бобров в каждом из них достаточно заметить хотя бы один из признаков их жизнедеятельности.

При плотности заселения водоемов, не превышающей 0,6 поселений на 1 км летного маршрута, удается подсчитать до 90 % всех бобро-

вых поселений (табл. 35). При более высокой плотности населения полнота учета¹ снижается.

С помощью самолета один специалист за 5–6 дней может подсчитать столько поселений бобров, сколько при наземном учете несколько специалистов сделают в течение многих дней. Аэровизуальный учет должен сопровождаться наземным выборочным обследованием угодий с целью определения среднего числа бобров в поселении.

Все приведенные здесь данные были получены в Воронежском заповеднике и в бассейне р. Десны в Брянской области. Желательно проверить, насколько эффективен этот метод в таежной зоне азиатской части России.

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Абсолютные учеты

Визуальный учет на маршруте (табл. 1, 3). Очень продуктивен весенний учет бобров во время половодья. Несмотря на то, что они — сугубо ночные животные, весной их можно увидеть и днем в связи с тем, что вода часто затапливает хатки, и бобры сосредоточиваются на различных буграх и других возвышенных местах, где их можно подсчитать и определить возраст зверей, из которых состоит семья (Лавров, 1952).

Мы вместе с А. Г. Париенко в 1940 г. следующим образом учитывали поголовье бобров летом на озерах Хоперского заповедника. Днем тщательно старались обнаружить все норы. Отмечали их вешками, нумеровали, наносили на план. Иногда вход в нору можно обнаружить, идя босиком по воде вдоль берега. Дело в том, что обычно на дне водоема образуется канавка, по которой бобр заходит в нору. Босой ногой ее можно нащупать и, следуя по ней, обнаружить вход в нору, который часто бывает мало заметен среди разросшейся береговой растительности. Вечером на ялике подплывали к норе и затаивались в зарослях тростника или камыша. На вечерней заре, да и ночью при лунном свете можно было наблюдать за бобрами. У плывущего зверя видна только одна голова, но по ее размерам нетрудно определить, взрослая это особь, персярок или бобренок. При терпении и настойчивости за ночь и за утреннюю зорю можно пересчитать бобров, обитающих в данной норе.

А. А. Воронин и А. С. Минаев (1983) учитывали бобров летом с лодки по числу «лазов», т. е. примятой растительности на берегу.

IV.1.2. ОНДАТРА

Ондатра, или мускусная крыса, североамериканский пушной зверек, расселение которого по территории бывшего СССР было начато в 1927 г. С тех пор он прочно вошел в состав фауны России.

¹ Полнота учета — процент учтенных поселений с самолета от числа учтенных при наземном обследовании.

В результате интенсивного размножения и успешного искусственного расселения в настоящее время ондатра распространена от западных границ России до Приморья и по всем природным зонам. Населяет берега самых разнообразных водоемов с проточной и стоячей водой, как естественных, так и искусственных. В тундре поселения приурочены к мелководным озерам, в лесной зоне — преимущественно к старицам рек, в степной — к побережьям лиманов и озер (Ондатра, 1993). Ондатра хорошо освоила искусственные водохранилища и каналы рисовой системы (Самош, 1976).

Там, где водоемы имеют относительно высокие и сухие берега, зверьки роют норы, а в местах с низкими берегами и на сплавинах — строят хатки. Для устройства нор зверьки выбирают место с более плотным грунтом. Норы бывают постоянные (основные) и временные (защитные). Постоянные норы очень сложны, тянутся часто на 20–30 м в глубь берега и имеют 15–20 выходов, большей частью под водой. Защитная нора небольшая, длиной 50–75 см, ее входное отверстие обычно одно и открывается под водой. Хатка имеет вид конуса, сложенного, в отличие от хатки бобра, из стеблей болотных растений; диаметр в основании 1–2 м.

Для ондатровых угодий характерны сезонные колебания уровней воды и многолетние циклы повышенной и пониженной увлажненности. В межень сокращается территория, пригодная для обитания зверьков, они уходят из мелководий и концентрируются на хорошо обводненных участках (протоках, ериках и пр.). Изменения численности ондатры объясняется в значительной степени изменениями уровня воды (Максимов, 1966). Ондатра — один из основных промысловых видов России. С 1935 по 1987 г. государством было закуплено у охотников 120 млн. шкурок этого грызуна (Ондатра, 1993). Для планирования промысловой добычи ондатры требуется квалифицированный учет его численности.

Негативная роль ондатры для человека состоит, прежде всего, в том, что она является носителем многих инфекций, наибольшее значение среди которых имеют туляремия (Дунаева, Емельянова, 1950) и лептоспирозы (Карасева, Свешникова, 1971).

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Абсолютные учеты

Учет нор с выловом зверьков капканами (табл. 1, 7). Учет ондатры проводят в основном осенью. Для этого обычно выбирают контрольные водоемы разных типов, где учеты ведут регулярно и затем экстраполируют на всю остальную территорию соответственно по типам озер. У зоологов имеется несколько мнений о том, как часто надо проводить эти учеты. Одни полагают, что это необходимо делать ежегодно (Новиков, 1952), другие — что достаточно раз в 2–3 года (Михель,

1940) и даже через 4–5 лет (Страутман, 1963). Учет сводится в основном к подсчету отверстий нор или к подсчету хаток и облову их капканами. При поиске нор удобно перемещаться на лодке вдоль берега.

Для определения среднего числа зверьков на одну нору проводится вылов ондатры дуговыми капканами № 0 и 1 или специальными ловушками, которыми ловят живых зверьков. В одном поселении ондатры целесообразно устанавливать по 10–20 орудий лова и проверять их по несколько раз в сутки; при этом в среднем на одну нору приходится 2 зверька, что было установлено при длительной работе в Соловецком охотхозяйстве, а также в Рогозерском охотхозяйстве в Карелии.

Иногда для отлова ондатр употребляют сеть, натягивая ее перед отверстиями норы или хатки и выгоняя в нее зверьков.

Косвенные учеты, т. е. подсчет нор или хаток без отлова зверьков, проводят редко.

КОСВЕННЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Учет погрызов и кормовых столиков (табл. 1, 19). Учет по остаткам кормовой деятельности проводится как вспомогательный при поисках нор. Следы жировочной деятельности ондатры являются основным признаком пребывания зверька.

У разных растений ондатра съедает различные части. У камыша, тростника, хвоща, растущих в воде, зверек употребляет преимущественно нижние белые, этиолированные части стеблей; большая же часть скусанного растения не съедается, а остается на кормовой площадке или у входа в нору, что делает их очень заметными. В густых зарослях осоки ондатра «выстригает» целые дорожки, которые можно заметить только вблизи. У вахты и белокрыльника весной зверек поедает корневища, а многочисленные откусанные стебли и листья этих растений обычно плавают в воде; у кувшинки, кубышки, гречихи земноводной обгрызает более нежную часть длинных черешков, а также цветы и листья; зимой у кувшинки и кубышки поедает корневища. Только такие растения, как рдесты и ежеголовник ондатра съедает почти целиком, но иногда сильно измочаленные обрывки этих растений скапливаются на поверхности воды близ мест кормежки (Новиков, 1952).

При поиске нор целесообразно применять хорошо обученную собаку — лайку, которая легко находит их в густых зарослях растений. Однако собака должна быть послушна, чтобы ее можно было отозвать тотчас, как она нашла нору и не дать ее копать. Лаек при учете нор с успехом применяли в Лапландском заповеднике (Эндов, 1930), в Карелии (Васильев, 1947), в Якутии (Лавров, 1947) и в других районах. Поиск хаток не затруднителен.

Одним из методов косвенного относительного учета ондатры может служить анализ статистических данных пушных заготовок (табл. 1, 12) (Ондатра, 1993).

IV.1.3. ВОДЯНАЯ ПОЛЕВКА

Водяная полевка, ранее называемая водяной крысой, в России распространена чрезвычайно широко — от лесотундры до пустынных степей включительно. Это типичный обитатель берегов водоемов: больших и малых рек, ручьев, озер различного типа, искусственных водоемов, где она образует в основном линейные поселения. Кроме того, она населяет заболоченные пространства междуречий, кочкарниковые болота, заболоченные колки, где типичны диффузные поселения. Осенью водяная полевка переселяется с берегов рек и озер на луга или огороды и в течение всего холодного времени года ведет подземный образ жизни, роя глубокие и сложные норы, нанося при этом существенный вред в основном огородным культурам. Общеизвестно большое эпидемиологическое значение этого грызуна — одного из основных носителей туляремии (Олсуфьев, Дунаева, 1970), легтоспирозов (Карасева, Свешников, 1971), эризипелоида (Дунаева и др., 1953) и других инфекций.

Численность этого зверька по годам сильно колеблется. Важнейший фактор этого процесса — гидрологический режим водоемов. В зависимости от уровня воды и продолжительности весенних паводков в долинах рек, а также от многолетних колебаний уровня воды в озерах и болотах, при которых изменяется площадь заболоченных угодий, а следовательно, изменяются и условия существования водяной полевки (Максимов, 1958; Пантелеев, 1968; Водяная полевка, 2001). Несмотря на зависимость численности полевки от колебаний уровня воды, в пределах ее ареала намечаются регионы, где из года в год численность держится на высоком уровне. Анализ статических данных заготовок шкурок водяной полевки, проведенный Н. В. Тупиковой (1959), показал, что территории наиболее высокой ее численности приурочены к таежной зоне Евразии, а именно к среднему течению крупных сибирских рек и нижнему течению р. Печоры. В степной зоне районы с большим количеством заготовок шкурок располагаются в пределах займищ Западно-Сибирской низменности, предгорий Алтая и Саян, побережий средней Волги. Это интересное исследование показывает, что на основании статистических данных районных заготовок пушнины можно составить карту структуры ареала вида. К сожалению, в настоящее время этот метод для изучения пространственного распределения водяной полевки использовать невозможно, так как заготовка ее шкурок практически прекращена.

В связи с широким распространением, высокой численностью, большой ролью в структуре околотовных биоценозов, эпидемиологическим значением и важной ролью как вредителя сельского хозяйства учеты численно-

сти водяной полевки приобретают большую актуальность. Первые учеты зверьков этого вида проводили Н. И. Калабухов и В. В. Раевский (1933), работая на диффузных поселениях; они ставили капканы и пересчитывали число пойманных полевков на 100 капкано-ночей.

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Ловушко-линии (табл. 1, 1). В настоящее время основной метод учета водяной полевки — отлов капканами. Трудно согласиться с мнением М. Г. Яковлева (1961, 1963), который считает, что различия в условиях обитания этой полевки не позволяют разработать единую универсальную методику оценки ее численности. На самом деле с помощью отлова капканами водяную полевку учитывают как при линейном распределении особей (Пантелеев, 1959; Яковлев, 1963), так и при диффузном (Некрасов, 1939), и получают сравнимые данные.

Перед учетом проводят глазомерную оценку мест обитания водяной полевки на площади примерно в 1 км^2 и выделяют разнотипные участки с неодинаково благоприятными для грызуна условиями. На каждом из них ставят линию капканов без приманки. Капканы ставят по 25 штук примерно через 10 м один от другого. М. Г. Яковлев (1963) предлагает ставить капканы на кормовых столиках и дорожках водяной полевки, на кучках экскрементов, в местах обнаружения погрызов и других следов деятельности. Он пишет, что при малом количестве погрызов линий капканов надо ставить больше.

П. А. Пантелеев (1959, 1968) считает более целесообразным ставить капканы на определенном расстоянии друг от друга, не принимая во внимание наличие следов деятельности грызуна. Мы считаем второй подход более оправданным, так как он объективнее. В этом случае, зная протяженность береговой линии, вычисляют общую относительную численность водяной полевки, выраженную в количестве особей на 100 м берега, и экстраполируют этот показатель на всю обследуемую территорию (Пантелеев, 1959, 1968).

Ю. А. Дубровский (1963) проводил экстраполяцию результатов таких учетов с помощью крупномасштабной карты (1 : 100 000) на территорию площадью, равной $180\,000 \text{ км}^2$ в степных ландшафтах, где очень мало озер и практически все население водяной полевки сосредоточено по берегам стариц и рек с различным характером русел. Определяя курвиметром длину участков рек разного типа с различной численностью зверьков, автор экстраполировал учетные данные на северную часть Актюбинской области.

Плуговые борозды как вариант ловчих канавок (табл. 1, 2). С. С. Фолитарек с соавторами (1959) широко применяли для отлова и учета водяных полевков плуговые борозды. Этот же метод рекомендовал А. П. Кузякин (1963). Борозды прокапывали трактором. Принцип метода тот же, что

ТАБЛИЦА 36

Сравнительная эффективность добычи водяных полевок на плуговой борозде и вне ее (цит. по: Фолитарек и др., 1959)

Способ отлова зверьков	На плуговой борозде		Вне плуговой борозды (в 2 м от нее)	
	число капкано- и цилиндродуток	число полевок на 100 капкано- и цилиндродуток	число капкано- и цилиндродуток	число полевок на 100 капкано- и цилиндродуток
Капканы	542	2,3	846	0
Цилиндры	250	2,0	250	0,4

и канавок — зверьки стремятся передвигаться по дорожкам и тропкам, свободным от густой растительности. В плуговую борозду ставят капканы или вкапывают цилиндры. Об эффективности этого метода свидетельствует табл. 36.

Абсолютный учет

Визуальный учет водяных полевок на маршрутах (на деревьях и кустарниках по береговой линии) (табл. 1, 3). При высоком половодье на реках, когда вода полностью заликает прирусловые гривы, зверьки сосредотачиваются на полузатопленных водой прибрежных деревьях и кустарниках. Их подсчитывают, пробираясь на лодках вдоль берега, а затем делают перерасчет на 1 км маршрута.

Учет отверстий нор с выловом зверьков и пересчет поголовья через «коэффициент заселения» (табл. 1, 7). При невысоком паводке на реках, когда береговые гривы не полностью заливаются водой и вода только вытесняет на них полевок из затопленных низин, ведется подсчет нор и их раскопка; при этом получают «коэффициент заселения». После чего делают пересчет на 1 км, а если известна ширина учетной линии — на 1 км².

В том случае, когда в результате прямых учетов получено недостаточно материала, прибегают к специальному вылову водяных полевок.

КОСВЕННЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Учет отверстий осенне-зимних нор (табл. 1, 15). Подсчет осенне-зимних нор применяется в тех районах, где с приближением зимы водяные полочки выселяются с берегов водоемов на поля. С. В. Вишняков (1957) показал, что каждый выселившийся зверек занимает в это время

одну нору, поэтому число нор, которые обнаруживаются по группам характерных выбросов земли без норových отверстий, примерно соответствует числу полевков. Этот метод может применяться только при относительно невысокой численности зверьков, когда норы отделены одна от другой незаселенным пространством. При повышенной численности выбросы земли из разных нор смыкаются друг с другом, что лишает возможности вести такой учет.

Учет погрызов и кормовых столиков (табл. 1, 19). Учет проводится на полосе шириной 1 м. При береговых поселениях маршрут идет по прямой или ломаной линии в пределах однородной растительной ассоциации, где глубина воды не превышает 25 см. Учитывают в основном кормовые столики; единицей учета служит их число на 10 м учетной полосы (Ходашева, Гибет, 1953). Однако этот метод учета численности себя не оправдал, так как обилие погрызов зависит не столько от числа полевков, сколько от густоты растительного покрова, соотношения кормовых видов растений, разной их привлекательности для грызунов и других причин. Метод может быть использован только как ориентировочный при глазомерном выборе пробной площади для учета капканами.

Балльная оценка численности по биоиндикаторам (табл. 1, 13). Ю. А. Исаков (1947) рекомендовал использовать метод балльной оценки численности водяных полевков, исходя из пяти градаций ее уровня: 0 — вид полностью отсутствует в данной местности; 1 — численность вида очень мала; 2 — численность средняя; 3 — численность высокая, заметно выше средней; 4 — массовое размножение. Для того чтобы отнести численность вида к той или иной градации, Ю. А. Исаков разработал ряд критериев, каждый из которых приемлем в условиях Западной Сибири. Г. А. Кондрашкин (1948) уточнил их для низовий Волги. По этому методу численность водяной полевки определяется учетчиком на глаз (по наличию и обилию следов жизнедеятельности). Этот метод очень относителен и субъективен, поэтому не может быть рекомендован для широкого использования. Так, один из важных показателей уровня численности, по мнению Ю. А. Исакова — наличие или отсутствие в данной местности охотников-промысловиков. Так как в настоящее время в России промысел водяной полевки почти не ведется, то этот существенный критерий не может быть использован.

В заключение мы упомянем, что П. А. Пантелеев (1968) учитывал следы жизнедеятельности водяной полевки с самолета (табл. 1, 20).

IV.1.4. СЕРАЯ КРЫСА (ЭКЗОАНТРОПНАЯ ФОРМА)

Серая крыса (пасюк, амбарная, рыжая, бурая крыса) в России представлена двумя экологическими формами — синантропной и экзоантропной. Об учетах синантропной формы серой крысы будет написано в разделе «Обитатели населенных пунктов».

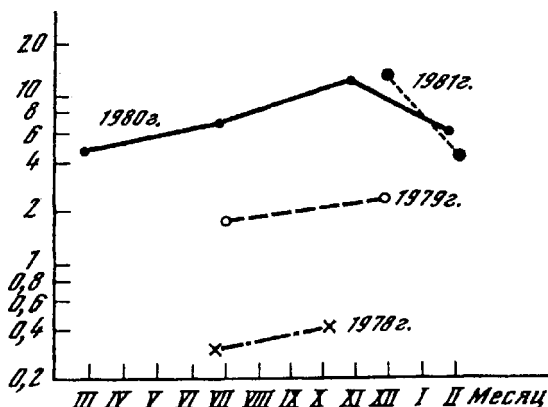


Рис. 12. Результаты учета серой крысы на рисовых полях Краснодарского края (цит. по: Рыльников, Карасева, 1985): по вертикали — количество отверстий на 100 погонных метров

Экзоантропная серая крыса в России населяет дельту Волги и Ахтубы, поймы Кубани, Терека, Кумы и других рек, а также берега искусственных каналов, водохранилищ, рисовые чеки и т. п. (Карасева и др., 1990 а). Эти дикие популяции в основном не связаны с синантропными крысами населенных пунктов. Крысы роют вдоль берега норы, которые обычно лучше видны, чем у водяной полевки: в отличие от настоящих околородных животных (ондатры, бобра, водяной полевки), отверстия нор серой крысы, как правило, расположены выше уровня воды. Иногда норы удается отыскать по специфическим кормовым столикам, которые состоят чаще всего из разгрызенных раковин мелких пресноводных моллюсков или остатков семян околородных растений (Бернштейн, 1959). Кроме того, если идти по гребню гривы или по берегу, нетрудно увидеть крыс, которые выскакивают из нор прямо в воду.

Часть серых крыс, обитающих в поселках, на теплый период года выселяется из строений и живет по берегам ручьев, речек и у других околородных биотопах. Осенью часть крыс возвращается в населенные пункты, причиняя там огромный экономический вред, так же как и крысы, не уходившие в природные биотопы. Кроме того, серая крыса является носителем многих инфекций, опасных для человека, — чумы, лептоспироза (болезни Васильева—Вейля) и многих других (Карасева и др., 1990 б).

Впервые обратил внимание на необходимость учета крыс, обитающих в открытых биотопах, Ю. М. Ралль (1947); однако он ошибочно указал, что пасюки, выселившись весной из помещений, живут в степи. На самом деле серые крысы в природе живут только у воды и роют норы в берегах водоемов.

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Абсолютные учеты

Учет отверстий нор с выловом зверьков и пересчет поголовья через «коэффициент заселения» (табл. 1, 7). При проведении этого учета идут по воде вдоль берега, откуда хорошо видны отверстия нор крыс, подсчитывают их и устанавливают возле каждого отверстия дуговые капканы (№ 0 или 1) без приманки. Их ставят также на свежих протоптанных крысами дорожках и на кормовых столиках. Расставив капканы, измеряют длину всей учетной линии, и после проверки капканов пересчитывают число добытых за одну ночь зверьков на 100 м учетной линии.

С помощью подсчета норных отверстий на маршруте была установлена динамика численности серой крысы на рисовых полях (рис. 12). Кроме того, можно рассчитать «коэффициент заселения» (количество крыс на 1 нору). Измерив ширину учетной ленты, на которой расставлены капканы, рассчитывают средний показатель на 1 га, т. е. определяют абсолютную численность (Рыльников, Карасева, 1985; Карасева, Тоцигин, 1993).

V. ОБИТАТЕЛИ СКАЛ И КАМЕНИСТЫХ ОСЫПЕЙ

Скальные биотопы — весьма своеобразные местообитания. Из грызунов здесь живут скальные полевки, которые для своих убежищ используют в основном пустоты между камнями. Специфические методы их учетов разработаны очень слабо.

V.1.1. СКАЛЬНЫЕ ПОЛЕВКИ

Систематика рода скальных полевок (*Alticola*) до сих пор разработана недостаточно. На территории России по современным сведениям наибольшее распространение имеют большеухая (*A. macrotis* Radde), леминговая, или леминговидная (*A. lemmingus* Miller), и плоскочерепная (*A. strelzowi* Kast-schenko) полевки. Большеухая обитает на юге Сибири — от Алтая до Забайкалья, леминговидная — в Северо-Восточной Сибири, а плоскочерепная — на Алтае. Кроме того, 2–3 вида этого рода встречаются в Туве.

Все эти зверьки, как следует из названия рода, живут в горах главным образом на скальных участках. Большеухая и леминговидная полевки населяют в основном горные тундры, где придерживаются каменистых и щебнистых россыпей, галечников и речных террас. Плоскочерепная

ТАБЛИЦА 37

Сопоставление прямого и косвенного учета плоскочерепных полевок в Казахском мелкосопочнике (Ерментау)
(Е. В. Карасева, неопубликованные данные)

Год	Прямой учет ловушко-линиями		Косвенный учет методом подсчета стожков и/или входных отверстий в убежища	
	всего ловушко-суток	попадание, %	длина маршрута, м	число стожков и/или входов в убежища на 100 м
1954	3580	8	1020	6
1955	4101	12	2000	14
1956	800	1	1580	3
1957	1800	18	900	21

полевка обитает на остепненных склонов мелкосопочников, а также в каменистых россыпях и скалах высокогорий. Все эти виды относительно малочисленны. Питаются летом вегетативными частями растений, а осенью в рационе в значительной степени добавляются семена. Скальные полевки, как правило, устраивают гнезда под камнями, в трещинах скал и других пустотах. Большеухая и леминговидная полевки там, где позволяет грунт, роют иногда норы, но гнездовая камера при этом часто помещается под камнями (Капитонов, 1959; Тупилова, Шведов, 1961). Плоскочерепная полевка заделывает трещины и щели в скалах смесью из земли и мелких камешков, скрепленных собственным калом и мочой (Оболенский, 1947; Шубин, 1959). Они собирают запасы из разных травянистых растений, летом раскладывают их кучками и просушивают, а осенью затаскивают в щели и трещины скал. На эти кучки травы, своеобразные «стожки», сверху полевки накладывают небольшие камешки, иногда, если им попадаются, то и кости, вероятно, для того, чтобы трава не разлеталась от ветра (Шубин, 1959).

Учетами численности скальных полевок занимались сравнительно мало. Они хорошо идут в плашки на стандартную приманку, и их можно учитывать методом ловушко-линий. Другой, более легкий способ учета описан ниже.

КОСВЕННЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Учет на маршруте стожков и/или входов в убежища (табл. 1, 19).
На маршруте определенной длины подсчитывают все встреченные стожки сена, а также входы в убежища в скалах (заметные по скоплению около

них кала), и затем пересчитывают их на 100 м. Подобные учеты Е. В. Карасева (неопубликованные данные) проводила в Казахском мелкосопочнике (горы Ерментау) в 1954–1957 гг. (табл. 37).

VI. ОБИТАТЕЛИ НАСЕЛЕННЫХ ПУНКТОВ

Населенные пункты для грызунов представляют собой крайне своеобразные и сложные биотопы. С одной стороны, здесь имеются большие скопления кормов, обогреваемые помещения и другие благоприятные условия. С другой стороны, антропогенный пресс в населенных пунктах очень велик.

В населенных пунктах, преимущественно в помещениях, обитают настоящие синантропы (эвисинантропы). Незастроенные участки населенных пунктов в основном населяют факультативные синантропы — полусинантропные, или гемисинантропные, виды (Кучерук, 1988; Кучерук, Карасева, 1992).

VI.1. НАСТОЯЩИЕ СИНАНТРОПЫ

К настоящим синантропам в России относятся серая крыса, черная крыса и домовая мышь. Все они теснейшим образом связаны с жилищем человека, но эта связь проявляется в различных частях их ареалов в разной степени, особенно ярко выражена на севере.

Все настоящие синантропы обладают большой экологической и поведенческой пластичностью, что в основном позволило им достичь расцвета и значительно расширить свои первоначальные ареалы. Они всеядны: в их рацион входит большинство продуктов, которыми питаются люди. Характер использования территории изменчив: в одних случаях они очень подвижны, в других — консервативны (скапливаются в местах обилия корма, устраивают гнездо и выводят детенышей непосредственно в нем). У них хорошо развита ориентировочно-исследовательская активность, что позволяет им быстро обнаруживать места с кормом. Социальная структурированность — образование групп с жесткой иерархией — помогает им выживать даже в экстремальных условиях.

VI.1.1. СЕРАЯ КРЫСА (СИНАНТРОПНАЯ ФОРМА)

Серая крыса широко распространена в Европейской части России, но не повсеместно (например, отсутствует в некоторых районах Смоленской

и Воронежской областей, где обитает черная крыса). В азиатской части — от побережья Тихого океана и Охотского моря к западу до Иркутска; на север вдоль больших рек проникает в населенные пункты районов промышленного освоения (Кучерук, 1990).

Синантропные крысы населяют все типы населенных пунктов: деревни, села, дачные поселки, хутора, а также города — малые, большие и мегаполисы.

В сельской местности численность серой крысы достигает самых больших показателей на животноводческих фермах, на скотных дворах, особенно в свинарниках. В личных хозяйствах крысы также наиболее многочисленны в строениях, где держат домашних животных (кроликов, кур, свиней и т. п.). В городах они привержены в основном к малоэтажным строениям, предпочитают деревянные дома, обитают в нижних этажах и особенно в подвалах и полуподвалах. Однако за последние десятилетия серая крыса не только освоила многоэтажные здания, но и приспособилась к жизни в строениях из современных материалов (например, железобетона). Большое значение для пасуков в многоэтажных зданиях имеет наличие мусоропровода. Подземные системы (канализационная сеть, тепло- и газопроводы) создают для обитания крыс весьма благоприятные условия. В городах они наиболее многочисленны на складах продуктов, в продовольственных магазинах и других подобных помещениях. Большое значение имеет обитание крыс в незастроенных частях города и, конечно, на помойках (Соколов, Карасева, 1985; Карасева и др., 1990 а).

Удивительная экологическая пластичность серой крысы позволяет ей приспосабливаться к жизни в самых, казалось бы, экстремальных условиях, например, в холодильниках при температуре -10° ... -11° или в обшивке паровых котлов, где температура бывает крайне высока (Никитин, 1950).

Трудно переоценить огромный экономический вред, приносимый крысами человеку. Они ежегодно пожирают и портят продукты питания на многие миллиарды рублей, прогрызают изоляцию проводов, что приводит к коротким замыканиям и пожарам (Соколов и др., 1986).

Серая крыса — носитель целого ряда инфекций, опасных для человека. Нет другого вида животных, который нес бы в себе столь огромный потенциал опасности для здоровья людей. Доказано, что серая крыса является носителем возбудителей бешенства, геморрагической лихорадки с почечным синдромом, чумы, лептоспирозов, псевдотуберкулеза и многих других инфекций (Дубровский, 1979; Карасева и др., 1990 б). Наибольшее значение сейчас имеют эпизоотии, вызываемые лептоспирами — возбудителями болезни Васильева—Вейля, при которой летальность достигает 20 %. В России это заболевание известно в Краснодаре, а также в Харькове, Киеве, Одессе и других городах Украины и на Дальнем Востоке. Немаловажное значение имеет носительство крысой вируса геморрагической лихорадки с почечным синдромом (Карасева и др., 1990 б).

Истребление крыс — дело чрезвычайно трудное. Постоянно обитая около человека, они приспособились избегать капканов, ловушек и отравленных приманок. Несомненно, что для проведения эффективных мер по ограничению численности серой крысы необходим постоянный контроль ее численности. Методы учета пасюков разработаны недостаточно, да и сами учеты стали проводиться только в последние десятилетия (Карасева, Тошигин, 1993). В очень хорошем руководстве по дератизации Я. Л. Окуневского (1936) нет ни слова о методах учета крыс, так же как и в монографии П. П. Гамбаряна и Н. М. Дукельской (1955). Вероятно, первые попытки описания методов учета серой крысы принадлежат С. В. Вишнякову с соавторами (1955). В настоящее время разработаны следующие методы прямых и косвенных учетов серой крысы.

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Ловушко-линии (табл. 1, 1). Этот метод, о котором мы уже много раз писали, не особенно пригоден для столь осторожного зверька, как серая крыса. Однако при учете крыс в помещениях его широко применяют. Плашки крупного размера со стандартной приманкой (черный хлеб с подсолнечным маслом) выставляют линиями по 25 штук, если размер помещения это позволяет. Если площадь невелика, то плашки располагают по одной на каждые 10 м^2 . Показателем численности служит число зверьков на 1000 м^2 (Вишняков и др., 1955) или на 100 ловушко-суток (Леви, Судейкин, 1972). Этот метод при учете крыс имеет явные недостатки: осторожные особи избегают плашки, часть крыс обладает неофобией, в ряде случаев зверек, только задев ловушку, спускает пружину, пугается и потом уже стойко ее избегает (Шилова, 1993). В настоящее время единый подход к учету крыс этим методом отсутствует. В различных инструкциях рекомендуется разное количество ловушек на единицу площади, различное количество дней проведения учета, различные принципы расчета средних показателей. Но за отсутствием лучшего, этот метод нельзя игнорировать. Безусловно, крысы лучше попадаются в дуговые капканы, чем в плашки, но, тем не менее, для учета численности более целесообразно применять плашки. Их ставить легче, чем капканы, они размещаются на определенном расстоянии друг от друга, и любой ловец делает это более или менее стандартно. Дуговые капканы устанавливаются в выборочных местах (в основном у нор, на торных дорожках крыс и др.) и поэтому эффективность отлова в значительной степени зависит от навыка ловца в выборе подходящего места для капкана и от тщательности его установки и маскировки. Важно отметить, что в плашки в большинстве случаев попадают молодые особи, тогда как в капканы (особенно в первые дни отлова) — старые крупные крысы, особенно часто самцы. Вероятно, это объясняется тем, что даже самые крупные металлические плашки не всегда способны удержать матеро-

го самца, который весит около 500 г. Кроме того, имеют большое значение особенности поведения крыс разного социального ранга: крупные самцы, обычно занимающие доминирующее положение в группировке, смело и уверенно передвигаются по своей территории и сходу попадают в искусно установленные капканы.

Абсолютные учеты

Визуальный учет грызунов в помещении (табл. 1, 3). Пасюки активны в основном в сумерки и ночью, но при очень высокой численности все зверьки не могут насытиться за это время и поэтому выходят из укрытий и днем. Особенно это относится к социально подчиненным особям, которых доминанты угнетают в период своей наибольшей активности (Calchoun, 1962). Ряд авторов (Очиров, Бондарчук, 1963; Bernard, Colin, 1966; Осташев, 1967) независимо друг от друга установили, что если в светлое время суток в поле зрения наблюдателя находятся единичные особи, то крыс в помещении много, если же целые группы — то очень много. Этот метод может быть использован только как ориентировочный, но он дает объективную информацию. Так, С. И. Осташев (1967), регистрируя дневную активность крыс в животноводческих помещениях разных типов, установил, что в свинарниках крыс значительно больше, чем в других местах.

Подсчет трупов после истребительных работ (табл. 1, 10). После истребления крыс в каком-либо помещении тщательно собирают их трупы. При этом необходимо отодвигать все ящики и прочие предметы, заглядывать во все углы помещения. На фермах надо поднимать деревянные настилы, на которых спят домашние животные. Собранные трупы подсчитывают и рассчитывают итог на 1000 м² (Козлов, 1980; Никул, 1978). Применяя этот метод, надо учитывать, что рассчитанный показатель почти всегда занижен, так как часть крыс, съев отравленную приманку, погибает в норах или других недоступных для осмотра местах (в перекрытиях под полом и т. п.). Абсолютную численность крыс в помещении этим методом определить нельзя еще и потому, что часть из них вообще не берет приманку и, следовательно, не попадает в учет (Шилова, 1993). Однако подсчет трупов дает определенное представление о том, какая была численность крыс до проведения истребительных мероприятий (Козлов, 1980).

Полный вылов грызунов в помещении (табл. 1, 5). При учете этим методом сначала в течение 6–7 дней крыс приучают к ненастороженным плашкам и капканам с приманкой. Потом орудия лова настораживают и за 2–3 суток вылавливают большую часть крыс, что дает возможность составить представление об их абсолютной численности, т. е. числе зверьков на 10 м² или 100 м² (Кузякин, 1950; Инструкция по учету..., 1978).

Учет изолированной популяции путем выпуска проб меченых особей с последующим их отловом (табл. 1, 9). Этот метод разработан В. В. Раевским (1934) для мелких грызунов — обитателей стогов и оме-

тов и описан в соответствующем разделе нашей книги. При учетах серой крысы в помещениях ее отлавливают живоловками, метят отрезанием пальцев и/или окраской участков шерсти и выпускают на месте поимки. После этого все помещение облавливают дугowymi капканами и плашками, а также уничтожают зверьков с помощью отравленной приманки и собирают трупы.

Примером применения этого метода служит наша работа на Кубани в марте 1982 г. В деревянном свиарнике было отловлено живоловками и помечено 58 крыс, после чего их выпустили обратно на месте поимки. В последующем при широком облове было добыто 124 крысы, из них меченых оказалось 13. Следовательно, при расчете по формуле В. В. Раевского, в свиарнике было 553 взрослых крысы. Из 124 отловленных взрослых крыс самок было 51, из них 11 лактирующих, следовательно, всего в помещении было 227 взрослых самок, из которых 49 особей лактировало, значит, имело выводки. Средний выводок для данной популяции (было установлено ранее при вскрытии беременных самок) был равен 10,4. Это дает нам право считать, что у каждой лактирующей самки было 10 крысят и, следовательно, их поголовье молодых равнялось 490 особям. Таким образом, в помещении свинофермы площадью 900 м² обитало 553 взрослых крысы и 490 молодых в гнездах, т. е. все поголовье составляло 1043 особи. На 1000 м² приходилось около 1159 крыс, а на 1 м² в среднем более одной.

Этим же методом в 1983 г. мы установили, что на свиноварной ферме в Узбекистане, где не проводилась дератизация, численность крыс доходила до 4 особей на 1 м².

Итак, описанный метод дает достаточно точные показатели абсолютной численности крыс, но он очень трудоемок и применим лишь при специальных научных исследованиях (Карасева и др., 1990 а).

КОСВЕННЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Среди косвенных относительных учетов иногда выделяются ориентировочные учеты, которые основываются только на фактах обнаружения.

Опрос населения, распространение анкет (табл. 1, 11). Этот метод пригоден для получения ориентировочного представления о численности крыс. В. Ф. Груздев (1959) рассылал анкеты по сельским районам с серией вопросов о вредоносной деятельности крыс. За два года он получил 2500 сообщений, анализ которых позволил ему в пределах границ бывшего СССР выделить зоны наибольшего вреда, приносимого серой крысой, и, следовательно, наибольшей ее численности.

Балльные оценки численности по биоиндикаторам (табл. 1, 13). При глазомерной оценке численности по биоиндикаторам, т. е. по следам жизнедеятельности крыс (по наличию кала, погрызов, отверстий нор и т. п.),

уровень численности оценивается в трех градациях — мало, средне, много. Этот метод очень субъективен, однако он незаменим как рекогносцировочный. Самое главное — это обнаружить в здании присутствие крыс, после чего можно использовать следующий широко распространенный метод.

Определение доли заселенных грызунами построек от числа обследованных (табл. 1, 22). При этом методе рассчитывают, какой процент зданий от числа обследованных заселен крысами. Несомненно, что чем больше строений свободно от грызунов, тем ниже их численность в данном районе в целом, и наоборот. Полученный показатель может быть использован для оценки пространственного распределения крыс на большой городской территории. Такая работа была проведена, например, в Москве (Судейкин, 1983). Недостаток этого метода состоит в том, что при низкой численности крыс трудно установить их наличие, и в результате часть зданий ошибочно попадает в число свободных от крыс, что снижает показатель общей численности грызунов на всей территории.

Учет по количеству съеденной за сутки приманки (табл. 1, 21). Для этого используют зерновую приманку (обычно геркулес) с растительным маслом, раскладывая ее в бумажных пакетиках ежедневно в течение 10 дней, каждый день взвешивая остатки. Расчет обитающих в постройках крыс проводят по максимальному суточному количеству съеденной приманки, поделенному на суточную норму потребления одним зверьком (Chitty, 1942; Дукельская, 1948). Иногда этот метод учета совмещают с истребительными мероприятиями, т. е. раскладывают в пакетиках отравленную приманку, также проводя ее регулярное взвешивание, и затем делают соответствующий расчет. К сожалению, в литературе имеются разноречивые данные о норме суточного потребления корма крысами — от 20 до 60 г (Дукельская, 1948; Туров, 1970; Траханов, 1983; Соколов и др., 1986). В. А. Судейкин (1983) указывает на большую разницу в количестве корма, поедаемого молодыми крысами (30 г) и взрослыми (60 г). Величина суточной нормы корма у крыс зависит и от состава кормов, имеющихся в помещении, где они обитают (Пасешник, 1947; Мирзоев, 1984). При анализе учетных данных о возрастном составе популяции и об обеспеченности кормом этим способом можно получить весьма интересные и сравнимые данные по численности серой крысы.

Пылевые площадки (табл. 1, 14). Этот метод был предложен Ю. В. Тощиным (1983). Площадки (лотки из фанеры или картона) посыпают тонким слоем (около 2 мм) какого-либо мелкодисперсного сыпучего материала (тальк, мука, зола, мелкий песок) и располагают их в местах, чаще всего посещаемых крысами. На площадки вместе с сыпучим материалом можно поместить и ядохимикаты. Такие устройства получили название КИП (контрольно-истребительные площадки). Этот метод очень эффективен в плане обнаружения крыс. Но он недостаточно разработан — нет оптимальных раз-

меров площадок, их количества на единицу площади и длительности экспонирования. Очевидно, что при разных условиях существования у крыс наблюдается различная степень подвижности, и, следовательно, при высокой подвижности показатели численности могут быть завышенными.

Одним из ориентировочных методов обнаружения крыс и других грызунов может быть регистрация их следов на снегу около зданий (табл. 1, 16).

Об изменениях численности во времени и пространстве наиболее полно можно судить при проведении учетов параллельно разными методами. Если при сопоставлении таких результатов мы получаем сходную картину, это свидетельствует о ее объективности. Например, идентичный характер сезонной динамики численности крыс, был получен при сравнении процента заселенных площадок и съеденной приманки на одной территории (рис. 13).

В тех случаях, когда для каких-либо исследований (оценки интенсивности размножения, хода эпизоотии и т. п.) не достаточно животных, полученных при прямых учетах или просто при уничтожении пасюков, их добывают и другими способами. В помещениях наиболее целесообразно проводить отлов крыс с помощью дуговых капканов № 0 и 1. Капканы надо расставлять в местах наибольшего скопления животных: в животноводческих фермах — около кормокухонь; в жилых многоэтажных домах — в мусороприемных камерах, в подвалах и т. п. Для того чтобы поймать больше крыс, капканы надо обходить часто, 3–4 раза за ночь, так как попавшие в капканы крысы обычно кричат и отпугивают других зверьков. Капканы лучше всего ставить у нор так, чтобы кружочек капкана находился на одном уровне с нижним обрезом выхода из норы, хорошо его замаскировывать, немного присыпав мусором или землей. Зверек, выскакивая из норы, не должен видеть капкан, и тогда он с разбега попадает в него. Капкан должен быть обязательно зафиксирован, т. е. от него должна идти цепочка или проволока, прикрепленная к специальному штырю, воткнутому в землю или к какому-либо неподвижному предмету (Карасева, Тоцигин, 1993).

А. Н. Козлов сообщил нам, что он для своих исследований ловит серых и черных крыс руками. Он входит с электрическим фонариком в помещение животноводческой фермы и быстро его освещает. Ошалевшую от неожиданного яркого света крысу он хватается руками (в кожаных перчатках) за хвост и помещает в мешок. Иногда удается наступить (в сапогах, конечно) крысе на хвост и уже после этого схватить ее.

Мы ловили крыс корнцангами на свиноферме, где их было очень много (одна крыса на 1 м²), хватая зверьков также за хвост. Если вечером, в период особенно большой активности крыс, зайти в свинарник и не делать резких движений, зверьки быстро привыкают к присутствию человека и ведут себя естественно: едят, чистятся, самцы ухаживают за самками, спариваются. В это время крыс легко можно ловить корнцангами (Карасева, Тоцигин, 1993).

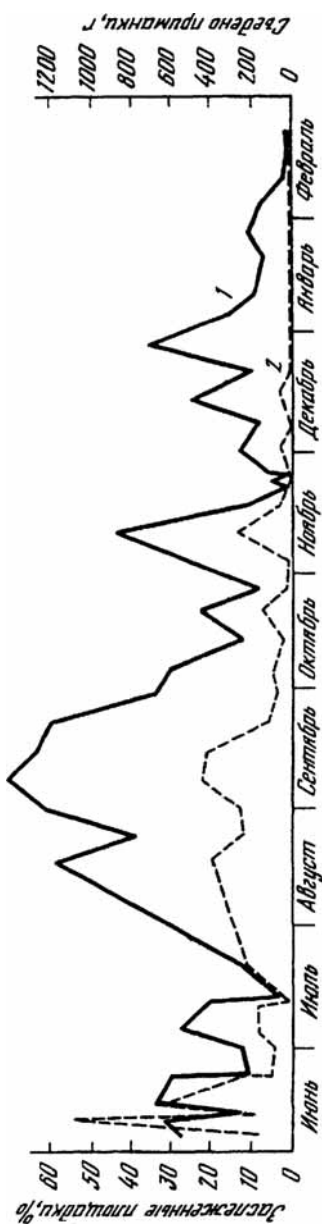


Рис. 13. Сопоставление результатов, полученных разными методами учета численности серой крысы (по материалам В. К. Мелковой): 1 — процент заселенных площадей, 2 — съедено приманки (в г)

Раньше в магазинах и на продуктовых складах успешно ловили крыс с помощью верш (не коротеньких, так называемых тишлеевских верш, а настоящих верш 75–80 см в длину), в которые за ночь набивалось до десятка особей и более. Теперь, к сожалению, эти удобные ловушки сняты с производства.

Для отлова крыс можно также рекомендовать старый испытанный способ — бочку с вертящейся крышкой. На крышку кладется приманка, грызун запрыгивает на крышку, под действием его тяжести крышка переворачивается, и крыса попадает в бочку, в которую налита вода.

Помимо учетов, производимых в населенных пунктах, в домах различных типов использования и разной архитектуры, важно учитывать численность крыс и на незастроенной территории города. Некоторые группы крыс круглый год живут в открытых биотопах — во влажных местах (поймы рек и речек) и, конечно, на помойках. Кроме того, часть крыс — обитателей построек в теплое время года выселяется в открытые биотопы, а осенью возвращается обратно. Обычно для учета этих крыс подсчитывают отверстия нор и определяют «коэффициент заселения» так же, как это описано выше для экзоантропных крыс.

VI.1.2. ЧЕРНАЯ КРЫСА (СИНАНТРОПНАЯ ФОРМА)

Черная, или кровельная, корабельная крыса более теплолюбива, чем серая. В России распространена в европейской части, исключая север, в азиатской — на побережье Тихого океана; имеются единичные находки в Восточной Сибири. На протяжении всей российской части ареала черная крыса встречается не повсеместно, есть большие территории, где она отсутствует. Например, на большей части Московской, Ленинградской областей и во многих городах России, расположенных на давних железнодорожных магистралях (Липецк, Псков, Тула) она успешно сообитает с серой крысой, занимая другие местообитания (Кучерук, 1991). Вопреки сложившемуся мнению, на значительной части России ареал черной крысы не сокращается.

Независимых от человека поселений в природе в России не описано. Будучи более теплолюбивой, чем серая крыса, черная населяет природные биотопы в течение круглого года только в условиях мягкого средиземноморского климата, в частности на Черноморском побережье Кавказа, на сопредельных с Россией территориях. Например, дикая черная крыса живет в Абхазии, в районе озера Бебесири, где она устраивает на деревьях гнезда из веток и листьев, больше всего напоминающие белочки «гайна» (Бернштейн, 1959). Синантропная форма черной крысы обитает в городах, сельских населенных пунктах и в отдельно стоящих усадьбах. Численность их местами бывает высокой, особенно на животноводческих фермах (Козлов, 1980).

По ловкости черные крысы превосходят серых. Они виртуозно лазают по вертикальным столбам с гладкой поверхностью, могут передвигаться по

горизонтально натянутой проволоке, перемещаются по потолку вниз головой, держась за провода. Этому виду еще больше, чем пасюку, свойственна исследовательская активность. Все это способствует тому, что черные крысы активно расселяются и живут в самых различных постройках.

В некоторых областях европейской части России (Смоленской, Липецкой, Тульской и др.) черные крысы буквально наводняют свиноводческие комплексы. Во многих населенных пунктах черная крыса обитает вместе с серой, но они, хотя и занимают разные экологические ниши, редко встречаются в одних и тех же зданиях. Черная крыса, в отличие от пасюка, предпочитает жить в верхних этажах зданий, включая чердаки. Раньше, когда в деревнях крыши делали из соломы, черные крысы очень часто поселялись там, устраивая гнезда в соломе, откуда и произошло одно из названий вида — кровельная крыса. Распространенное мнение о том, что серые крысы физически вытесняют черных, преувеличено. В то же время, если создаются благоприятные условия для массового размножения и расселения пасюка, он может за короткое время сменить на обширной территории черную крысу. Пример такой экспансии можно было наблюдать в конце прошлого века на территории Тульской области (Кучерук, 1990; 1991 и неопубликованные данные ГЦСЭН Тульской области за 1990–2005 гг.).

Экономический вред, приносимый черной крысой, сходен с тем, какой приносит серая крыса. Она также уничтожает и портит продукты питания на огромные суммы, повреждает здания, мебель и многое другое. Для черных крыс очень типично обитание на кораблях. Они часто активно проникают на суда дальнего плавания по швартовым канатам и трапам, а также пассивно — с грузами. Благодаря меньшей агрессивности, чем у серых крыс, черные крысы легче уживаются друг с другом. Поэтому обычно черные крысы составляют основное население грызунов кораблей. Отсюда еще одно название вида — корабельная крыса.

Благодаря способности жить на кораблях черная крыса широко разносила разные инфекции, в том числе самую страшную из них — чуму. Кроме чумы черная крыса передает лихорадку цуцугамуши, лептоспирозы (серогруппы *Vallum* и *Icterohaemorrhagiae*), висцеральный лейшманиоз и др. (Карасева, Свешникова, 1971). Методы учета численности и отлова черной крысы те же, что и серой.

VI.1.3. ДОМОВАЯ МЫШЬ (СИНАНТРОПНАЯ ФОРМА)

В настоящее время систематика надвида домовая мышь окончательно не разработана (Межжерин, 1994 и др.). Вопросы, которые мы затрагиваем в этом разделе, касаются только синантропной экологической формы домовых мышей независимо от видовой принадлежности.

На протяжении всего ареала домовая мышь обитает не повсеместно. К числу факторов, лимитирующих ее существование в жилищах челове-

ка, относятся низкие температуры воздуха и высокая влажность. Поэтому домовая мышь отсутствует на значительной части северо-востока Сибири, на Таймыре, в междуречье Енисея и Лены и в горных тундрах. В некоторых районах европейской части России распространение домашней мыши как бы пульсирует, так как зверек покидает брошенные населенные пункты и быстро заселяет вновь образованные (Кучерук, 1994). Надо заметить, что домовая мышь отсутствует не только в необитаемых человеком населенных пунктах, но ее обычно нет в неотопливаемых домах зимой. Домовая мышь так же, как и серая крыса, обитает во всех типах населенных пунктов. В домах она избегает сырых помещений, поэтому редко обитает в подвалах. Чаще всего эти зверьки встречаются на складах с сухими продуктами (крупы, мука). В многоэтажных зданиях домовая мышь селится чаще в средних этажах (Мелкова, 1989). В квартирах живет на кухнях. Выводковые гнезда устраивает в самых различных местах: в квартирах обычно между плитой и стеной, в шкафу с продуктами и т. д. Домовые мыши, так же, как и синантропные крысы, не делают запасов, но их гнезда нередко расположены непосредственно в мешке муки или крупы.

Домовые мыши приносят огромный экономический ущерб. В ряде случаев они не так много поедают продуктов, сколько портят, прогрызая упаковку, засоряя продукты калом и мочой.

Велика и эпидемиологическая опасность, которую несут эти грызуны. Домовые мыши — носители целого ряда инфекций, опасных для человека: псевдотуберкулеза, везикулярного (оспоподобного) риккетсиоза, лептоспирозов, эризепелоида, туляремии, чумы и многих других (Кулик, 1979 б). Особую опасность (как распространители инфекций) домовые мыши, так же как и другие синантропы, представляют из-за тесных контактов с человеком. Ряд инфекций передается через мочу и кал мышей, которые попадают на продукты питания, другие — через кровососущих членистоногих, легко переходящих от мышей к человеку.

Об учетах численности экзоантропной формы домашней мыши мы уже писали в разделе «Обитатели открытых биотопов». Здесь же речь пойдет об учетах синантропной формы, которые проводятся так же, как и учеты других мелких грызунов. Основной метод — это учет ловушко-линиями.

ПРЯМЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Ловушко-линии (плашки) (табл. 1, 1). Домовые мыши, в отличие от крыс, хорошо ловятся в плашки, наживленные стандартной приманкой. Плашки выставляют в линии, но чаще на определенной площади, по одной ловушке на каждые 10 м². Расчет ведут на 100 ловушко-суток или на 100 м², последнее менее целесообразно (Леви, Судейкин, 1972).

Абсолютный учет

Полный вылов грызунов в помещении (табл. 1, 5). Этот метод предложила Н. В. Тупикова (1947). Она писала, что в помещении надо расставлять большое количество плашек и вылавливать мышей до тех пор, пока они не перестанут попадаться. После чего следует рассчитать число особей на 100 м^2 , что и будет показателем абсолютной численности домовых мыши.

Вероятно, этот метод будет более эффективен, если предварительно, за несколько дней до учета, выставить наживленные приманкой плашки, но не настороженные, как это предлагал делать А. П. Кузякин (1950) при учете серой крысы. Метод имеет тот недостаток, что зверьки из соседних помещений (мигранты) быстро заполняют освободившееся пространство, и на смену вылавливаемым особям приходят другие из соседних группировок, так что показатель численности завышается.

КОСВЕННЫЕ УЧЕТЫ

Относительные учеты

Пылевые площадки (табл. 1, 14). Пылевые площадки для учета домовых мыши применяли Л. А. Хляп и А. Ш. Маликова (1992). Фанерки или картонки размером 20×10 см с тонким слоем пшеничной муки расставляли через каждые 5–7 м в наиболее укромных местах столовой. Всего было выставлено 82 площадки, которые регулярно через день осматривали, регистрируя следы лап, экскременты, а также поедание муки. Наблюдения показали, что с увеличением промежутка времени между расстановкой площадок и их проверкой возрастает доля заслеженных. Очевидно, это объясняется попеременным обследованием каждой особью разных частей помещения. Поэтому результаты, полученные при суточной экспозиции, не сопоставимы с трехсуточной. В данном случае в первые сутки было заслежено 23,5 % площадок, через 3 суток — 30,6 %, через неделю — 41,2 %. Отсюда следует, что для получения сравнимых результатов учета численности пылевыми площадками следует соблюдать стандартный срок проверки, удобнее всего 1 сутки. Кроме того, этот метод незаменим для регистрации наличия мышей в помещении. С помощью пылевых площадок можно установить число помещений, в которых обитают мыши, что позволяет подойти к балльной оценке их численности в той или иной части населенного пункта, тех или иных его построек.

Балльная оценка численности по биоиндикаторам (табл. 1, 13). Этот метод предусматривает регистрацию следов на пылевых площадках, свежего помета, погрызов, повреждений продуктов и других предметов, жилых нор, гнезд, а также встреч со зверьками. Полученные данные оценивают по 3-балльной системе (мало, средне, много). Такой метод был применен, например, при изучении распределения домовых мышей в раз-

ных частях современного магазина (супермаркета) в г. Москве. Оказалось, что более всего заселен цокольный этаж, где был хлебный и кондитерский отделы, кафетерий и подсобное помещение, предназначенное для приготовления закусок (Мелкова, Квашнин, 1994).

Определение доли заселенных грызунами построек от числа обследованных (табл. 1, 22). Этот метод непосредственно вытекает из описанных ранее. Он, так же как и для крыс, сводится к подсчету доли зданий, в которых обнаружены мыши, по отношению ко всем обследованным зданиям. В. А. Судейкин и Л. Н. Мазин (1989) применили его при изучении распространения домовый мыши в Москве. Они показали, что мыши распределены в зданиях по территории города более равномерно, чем серые крысы.

Домовые мыши, как уже было сказано, в помещениях очень хорошо ловятся на стандартную приманку, как в плашки, так и в любые живоловки, поэтому их не сложно отловить для каких-либо исследований. Но если необходимо отловить больше мышей, то в местах наибольшего их скопления ставят ведра или другие сосуды. Иногда эту посуду накрывают крышечкой, вращающейся на оси, как это было сказано при описании отлова крыс. Но мышей можно ловить более простым способом: достаточно налить в ведро воды, сверху залить тонким слоем подсолнечного масла и поставить наклонно трапик от пола к его верху. Зверьки, почуяв запах масла, будут стремиться в ведро и тонуть в воде.

VI.2. ФАКУЛЬТАТИВНЫЕ СИНАНТРОПЫ (ГЕМИСИНАНТРОПЫ, ПОЛУСИНАНТРОПЫ)

К факультативным синантропам, обитающим в России, могут быть отнесены многие виды грызунов, но наиболее типичны из них красная и восточноевропейская полевки, из мышей — желтогорлая, лесная, восточно-азиатская лесная и полевая мыши, из хомячков — серый хомячок (Романова, 1974; Кучерук, 1988; Кучерук, Карасева, 1992).

Это сборная группа грызунов. У ее представителей синантропия может быть выражена в разной степени в различные времена года. В одних частях ареала эта особенность образа жизни может проявляться, а в других нет. Например, серый хомячок в России обитает в зоне лесостепи и степи; здесь он малочислен и в населенные пункты практически не проникает. Этот же вид за пределами России — в Армении, в Грузии, в Киргизии настолько многочислен в помещениях, что представляет собой серьезного конкурента для настоящего синантропа — домовый мыши (Петросян и др., 1962).

В Якутии красная полевка постоянно обитает в населенных пунктах, в том числе в городах. Основная масса зверьков населяет холодные кладовые и амбары, но некоторые зверьки проникают и в жилые помещения

(Романова, 1989). Очевидно, склонность к синантропии имеет и восточно-европейская полевка. Наблюдения в Тверской области показали, что этот вид постоянно обитает на звероферме в большом многоэтажном крольчатнике: полевки здесь живут круглогодично, размножаясь, удовлетворяясь кормом кроликов; зверьков этого вида многократно отлавливали по соседству в других строениях иных типов (Карасева и др., 1994).

Поселения желтогорлых мышей в деревне зарегистрированы в Ленинградской области (Кучерук, 1988). Их отлавливали также в жилых домах деревень Тверской области (Тихонов и др., 1992).

На Дальнем Востоке в Приморском крае Н. М. Окуловой (1994) отмечена на лесных кордонах Комсомольского заповедника восточноазиатская мышь, которая среди других мелких зверьков, отловленных в домах кордонов, составляла более 74 %.

Особый интерес представляет полевая мышь. В отличие от вышеперечисленных видов она не столь привержена к обитанию в постройках человека, но зато на незастроенных участках населенных пунктов она бывает чрезвычайно многочисленна (Тихонова и др., 1994).

Изучение особенностей образа жизни факультативных синантропов важно с теоретической точки зрения, так как эти виды могут считаться как бы переходной формой между экзоантропной и синантропной формами грызунов. Несомненно и практическое значение изучения зверьков этой экологической группы, так как они могут переселяться при разных условиях в населенные пункты и транспортировать возбудителей инфекций, опасных для человека. Поэтому постоянный мониторинг за их численностью очень важен. Часто факультативные синантропы населяют незастроенные участки населенного пункта. Относительно принципов обследования незастроенных участков поселков сельской местности мы уже писали выше. Примером такого обследования может служить учет, проведенный методом ловушко-линий в Тверской области (1988–1989) И. А. Тихоновым и др. (1992) (рис. 14).

Обследование незастроенных участков города имеет свою специфику.

Для полного обследования города необходимо вести учеты не только в нежилых помещениях (на плодоовощных базах, в оранжереях, теплицах, на животноводческих фермах), где факультативные грызуны бегают особенно многочисленны, но и в жилых домах, в том числе в многоэтажных, а также на незастроенных участках, которые в основном представлены парками и лесопарками, садами, бульварами, скверами, частями пойм больших и малых рек, протекающих через город, пустырями, кладбищами и др.

При работе в городе надо иметь его план, где были бы обозначены все вышеперечисленные типы биотопов. Учеты необходимо вести не менее двух раз в год, а именно весной (апрель, май), когда в популяциях еще сохранились прошлогодние перезимовавшие особи, и осенью (сентябрь, октябрь), в период затухания размножения.

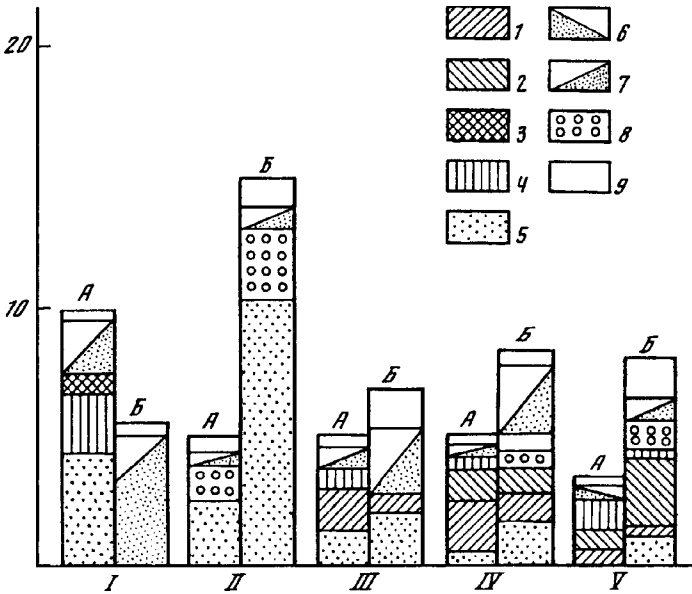


Рис. 14. Численность мелких млекопитающих (процент попадания) в сельских населенных пунктах разных типов и в их окрестностях (цит. по: Тихонов и др., 1992): *I* — турбаза; *II* — садово-огородный участок; *III* — деревня, населенная людьми только летом; *IV* — деревня, населенная людьми круглогодично; *V* — поселок городского типа; *A* — населенный пункт; *Б* — его окрестности: 1 — надвид обыкновенная полевка; 2 — полевая мышь; 3 — полевка-экономка; 4 — серая крыса; 5 — рыжая полевка; 6 — надвид домовая мышь; 7 — обыкновенная бурозубка; 8 — лесная мышь; 9 — прочие виды

При учетах в незастроенных участках города можно применять только метод ловушко-линий. При проведении учетов необходимо систематически вести их в одних и тех же парках, садах и других биотопах. Целесообразно наметить ряд контролируемых участков, расположенных на разном удалении от центра города.

Для сопоставимости материалов учетов в разных биотопах и в разных частях города их надо проводить в сжатые сроки. Поэтому для проведения такой работы нужно большое количество ловцов.

Работы по учетам факультативных синантропов проводятся как за рубежом — в Варшаве (Adamczyk et al., 1988), Брно (Pelikan et al., 1983), так и в России. Особенно обстоятельно велись и ведутся исследования в Москве (Поярко, 1956; Пояркова, Поярко, 1961; Пояркова, Степанова, 1967; Карасева, 1990 а; Карасева и др., 1990, 1994, 1995 и др.).

Результаты систематических исследований, проведенных в Москве в 1988–1994 гг., показали, что на незастроенных участках города (где по численности резко преобладает полевая мышь) среди надвида обыкновенных полевок чаще всего встречается восточноевропейская полевка, а собственно обыкновенная полевка фактически встречается только на недавно присоединенных к Москве территориях — в Бутово, Косино и др.

Весьма интересно, что в сельской местности на полях гораздо более многочисленна обыкновенная полевка (Барановский, 1991; Карасева и др., 1994, 1995).

* * *

В заключение этого обзора скажем, что трудно не согласиться с мнением Б. К. Фенюка с соавторами (1963), что основное требование, которое предъявляется к методам учета численности грызунов — это их простота и возможно меньшая трудоемкость. Не пренебрегая изложенными выше методами, надо в дальнейшем разрабатывать наиболее простые, легко применяемые методы, дающие возможность быстро ориентироваться в фауне и определять состояние популяции отдельных видов грызунов.

Необходимо особенно отметить важность стандартизации методов. Для сопоставления могут быть использованы только результаты учетов, проведенных идентичными методами. Сопоставление результатов дает возможность детального изучения структуры ареалов разных видов, особенно динамики численности в разных регионах и многих других вопросов, связанных с экологией грызунов.

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

МЕТОДЫ МЕЧЕНИЯ И РЕЗУЛЬТАТЫ ИХ ПРИМЕНЕНИЯ

Различные методы мечения животных дают возможность проникнуть в самые интимные стороны их жизни. Большинство этих способов позволяют, не умерщвляя зверька и не лишая его свободы, выяснить в естественных условиях те или иные особенности экологии и этологии вида. Результаты, полученные с помощью мечения, всегда весьма информативны и интересны.

В первых работах по мечению грызунов исследователи стремились выяснить дальность и направленность их перемещений (Зверев, 1928, 1929; Салмин, 1938 и др.). В дальнейшем сфера применения метода расширилась. В настоящее время с его помощью устанавливают величину участка обитания одной особи или семьи, последовательность использования зверьками разных частей этой территории, взаимное расположение участков разных особей или семей, а следовательно, и степень контакта зверьков.

Периодические наблюдения за мечеными зверьками очень ценны при изучении возрастного состава и интенсивности размножения популяции. Систематические наблюдения за внешним видом гениталий и сосков у конкретных особей позволяют регистрировать их изменения и установить время полового созревания, сроки спаривания, интервалы между родами, число беременностей у конкретных особей и т. д.

Наблюдения за развитием одних и тех же индивидуально меченных животных позволяют проследить морфологические изменения, происходящие в ходе онтогенеза, в том числе изменения в костях черепа и другие возрастные признаки. Забывая с определенной периодичностью меченых зверьков известного возраста, можно получать черепа-эталоны. Другими

способами получить их нельзя, так как при содержании животных в неволе их черепа развиваются иначе, чем в естественных условиях. Материалы, приведенные Н. В. Башениной (1953) по возрастному изменению черепов обыкновенных полевок, содержащихся в виварии, не соответствуют ходу развития черепов у зверьков, обитающих в естественных условиях.

Мечение незаменимо при изучении популяционной экологии. Пространственная организация популяции определяется не только особенностями ландшафта, но и сложными, до сих пор недостаточно изученными взаимоотношениями между отдельными особями и их группировками (Шилов, 1977). С помощью мечения изучают особенности использования животными убежищ, суточный ритм отдыха, исследовательской и кормовой активности, социальные взаимоотношения, характер полового поведения, иерархические отношения в группах особей и, наконец, абсолютную численность животных. Последнее очень важно для практических целей сохранения популяций промысловых животных, контроля численности вредных животных и эпидемиологических исследований. В природных очагах зоонозных инфекций методом мечения определяют длительность циркуляции возбудителя и антител к нему в организме теплокровных хозяев, степень контактов здоровых грызунов с инфицированными особями и с расположенными на их участках «эксcretорными точками» (Карасева, Литвин, 1968; Карасева, 1971; Бернштейн и др., 2001 а, б).

Сейчас широко стали применять группу методов материального моделирования, когда возбудитель заменяется маркером (радионуклидом, красителем и т. п.), вводимым в организм носителя. Обнаружение при дальнейшей работе маркированных особей позволяет получить количественную характеристику особенностей распространения инфекции (Солдаткин и др., 1962; Литвин, Прошина, 1971 и др.).

Большое значение имеет метод мечения при изучении кровососущих переносчиков трансмиссивных болезней, паразитирующих на грызунах. Периодический осмотр и очесывание индивидуально меченных животных позволяет установить не только видовой состав эктопаразитов, их число, но и количество эктопаразитов, прокармливаемых за сезон одной особью грызуна, частоту нападения паразитов, скорость их насыщения, число выкармливающихся паразитов на единицу площади и др. (Никитина и др., 1960; Солдаткин и др., 1962; Руденчик и др., 1965; Новокрещенова и др., 1968). С помощью мечения определяют размер территории, на которой необходимо провести дератизацию для уничтожения грызунов — вредителей сельского хозяйства или носителей инфекции. Применение мечения позволяет определить численность пушных зверей и регулировать их промысел.

Еще в 1980 г. В. В. Кучерук и Н. А. Никитина отметили, что основная масса публикаций по мечению млекопитающих посвящена представителям отряда грызунов. Большая часть исследований относится к представителям семейства хомяковых (Cricetidae) и мышинных (Muridae).

Способы индивидуального мечения

№ п/п	Метод	Способ применения маркера	Принцип обнаружения маркера	Для каких видов применялся в России
1	Ампутация пальцев с повторным выловом	Ампутация пальцев	При поимке зверька	Лемминги, все виды полевок и мышей, лесная мышовка, сони, бурундук, хомячки, обыкновенный хомяк, суслики, песчанки, ондатра, водяная полевка
2	Татуировка	Наносят на перепонку между пальцами	То же	Бобр
2.1		На ушную раковину	То же	Тушканчики
3	<i>Мечение наружными метками</i>			
3.1		Мелкие птичьи кольца	То же	Все виды полевок и мышей, белка, сони, тушканчики
3.2		Ушные кнопки и крылометки	То же	Летяга, белка, бурундук, сурки, бобр, ондатра
3.3		Латунные диски	Визуальное обнаружение в бинокль или при поимке зверя	Бобр
3.4		Воротнички с номерами. Цветные ошейники		Белка, песчанка, суслики
3.5		Цветные проволочки	То же	Тушканчики
4	Окрашивание или выстригание шерсти на разных участках тела или дифференциация по естественным внешним признакам	Окрашивание урзолом с резорцином, родамином, хризидином, выстригание шерсти	Визуальное обнаружение в бинокль или при поимке зверя	Рыжая полевка, бурундук, обыкновенный хомяк, суслики, сурки, песчанки, тушканчики, экзотропная и синантропная серая крыса.

№ п/п	Метод	Способ применения маркера	Принцип обнаружения маркера	Для каких видов применялся в России
5	<i>Применение радиотелеметрии</i>			
5.1		Металлическая скоба	Пеленгация (прием сигналов радиоприемником)	Бобр
5.2		Ошейники и воротнички	То же	Белка, ондатра
5.3		Вживление радиодатчика в полость тела	Пеленгация и непосредственное прослеживание за особью	Белка, мохноногие хомячки
6	<i>Применение радионуклидов</i>			
6.1		Введение под кожу проволочки («иголки») радионуклида	То же	Лемминги, рыжая полевка, серые полевки, мыши, лесная мышовка, слепушонка
6.2		Введение раствора в пищевод или под кожу	Обнаружение в кале или моче	Серые полевки, песчанки, серая крыса
7	<i>Следовая метка</i>			
7.1		Ампутация пальцев	Прослеживание следов зверька, лишённого пальцев	Ондатра
7.2		Выстригание шерсти на ступнях	Тропление следов меченых зверьков	Мохноногие тушканчики

За последние 30 лет число работ, связанных с мечением грызунов, значительно увеличилось. Особенно заметно возросло число публикаций по рыжей полевке (Иванкина, 1987, 1988; Петров, Миронов, 1972; Миронов, 1973, 1982, 1984; Чистова, 1990, 1995 и др.). Появились интересные работы по мечению малых песчанок — полуденной и персидской (*Meriones persicus* Blanford) (Лапин, 1983; Чабовский, 1986; Веревкин, 1986; Шилова, 1995 и др.). Значительно возросло число статей по обыкновенной белке

(Куликов, Мухин, 1980, 1983; Богодяж, 1980, 1983; Агафонов, 1980; Онуфренин и др., 1983 и др.) и по сусликам (Некрасов, 1982; Сапаров, 1986; Ефимов и др., 1990).

По мечению млекопитающих, в том числе грызунов, существует ряд обзоров (Карасева, 1955; Наумов, 1956; Покровский, 1959; Итоги мечения млекопитающих, 1980). В последней книге кратко описаны методы мечения, приведены обобщающие статьи по результатам мечения лесных полевков, серых полевков, лесных мышей и оригинальные работы по мечению белки, бобра, сурков, обыкновенной слепушонки, большой песчанки, водяной полевки и ондатры.

В задачи настоящего раздела входит подробное описание всех применявшихся и применяемых в России методов мечения с особым акцентом на методы, вошедшие в практику за последние 25 лет, т. е. после выхода в свет книги «Итоги мечения млекопитающих» (1980). В большинстве случаев мы приводим примеры по результатам мечения, которые не вошли в эту сводку.

Имеются две системы классификации методов мечения. В. В. Кучерук и Н. А. Никитина (1980) делят их по специфике маркеров: 1) маркер делается на поверхности тела или прикрепляется к поверхности тела зверька; 2) маркер вводится внутрь организма. Л. А. Хляп (1990) предлагает классификацию, основанную на особенностях обнаружения метки (отлов животного, визуальное наблюдение, регистрация следов и пр.).

Нам представляется наиболее целесообразным выделить две категории методов, принципиально отличающихся по тем задачам, которые можно решить с их помощью: 1) индивидуальное мечение и 2) массовое мечение, так как применение этих двух групп методов отвечает разным задачам исследований.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

При индивидуальном мечении (табл. 38)¹ изучают характер использования территории и особенности поведения особей разных групп, при этом наиболее часто употребляют внешние маркеры, регистрируемые зоологом на теле животного.

Метод ампутации пальцев с повторным выловом зверьков изобретен английскими специалистами (Murie, Murie, 1931; Chitty, 1937; Blair, 1940, 1951; Brown, 1956). У нас в стране этот метод впервые применил Н. П. Наумов (1951) при изучении рыжей полевки в липовой роще Ступинского района Московской области. Благодаря своей доступности метод быстро привлек внимание многих отечественных зоологов. Благодаря своей доступности метод применяется наиболее широко. Среди отечествен-

¹ В табл. 38 и 39 в последней графе виды животных перечислены в том порядке, как они описаны в тексте.

ных работ с использованием мечения 3/4 выполнены с его помощью. Чаще всего таким образом метят мелких млекопитающих, ведущих наземный образ жизни.

Схема ампутации пальцев представлена на **рис.** 15. При мечении зверька держат брюшком вверх (именно так лапки изображены на рисунке) и начинают счет от мизинца. На правой задней лапе отмечают единицы, на левой задней — десятки, на правой передней — сотни, а на левой передней — тысячи. Поврежденные пальцы быстро заживают.

Этот метод может быть успешно использован для мечения очень большого числа видов грызунов (см. **табл.** 38). Недостатком метода является то, что зверьки привыкают прикармливаться в живоловках, в которых их отлавливают для мечения.

Метод **татуировки** для мечения грызунов употребляется редко. Однако можно упомянуть о применении этого метода при мечении в США на фермах бобров белой морфы (Лавров, 1980).

А. М. Чельцов-Бебутов и Н. В. Осадчая впервые (1960) метили тушканчиков, делая татуировку тушью на ушах зверьков.

Мелкими **птичьими кольцами** грызунов впервые метил И. П. Изотов. Он метил обыкновенных полевок и полевок-экономок для изучения питания сипухи (*Tyto alba* Scop.), проводя поиски колец в погадках. В. В. Раевский (1934) мелкими кольцами метил домовых мышей, вставляя птичьи кольца им в уши. Б. К. Фенюк с М. В. Шейкиной (1938) и Б. К. Фенюк с А. А. Поповой (1940) метили ушными метками обыкновенных полевок. В дальнейшем опыт показал, что более целесообразно метить мелких грызунов не кольцами, а ампутацией пальцев с повторным выловом.

Ушные кнопки применяют для более крупных грызунов, имеющих промысловое значение: белки, сурков, бобра, ондатры. Ю. А. Салмин (1938) метил белок кольцами БЮН. Кольцевание с помощью ушных алюминиевых меток (серий Н и В) широко применялось при исследовании особенностей экологии серого сурка (Бибииков и др., 1961; Бибииков, 1980; Кичатов, 1971 и др.). Очень многие исследователи метили ушными метками белок, применяя для этого метки серий Б и В. Ондатру метят ушными метками для млекопитающих серий А и Б. Бобров — пластинками серии Н, закрепляя их в ушной раковине. Очень эффективны ушные метки для бобров — так называемые крылометки с цветной пластмассовой пластинкой (Лавров, 1980). Во всех случаях всегда целесообразно помещать метку у самца на правом ухе, а у самки на левом.

Латунные диски с номером укрепляют на хвосте бобра или закрепляют между лопатками, однако это оказалось нецелесообразно (Day, Major, 1976; цит. по: Лавров, 1980).

Воротнички с номерами и цветные ошейники применяют при мечении белок. Воротнички изготавливают из капрона (сечением 0,5–0,1 мм) с закрепляющим устройством из пластмассы, дюралюминия и других, не окисляющихся металлов или сплавов.

Преимущество большинства перечисленных меток заключается в возможности возвращения метки, если животное попадет в руки промысловика. Недостаток их в том, что иногда грызуны срывают или сгрызают метки. В большинстве случаев номер можно прочитать только, когда животное поймано и находится в руках у исследователя, но цветные метки можно с помощью бинокля различать и на расстоянии. Это очень перспективный метод пока мало разработан.

Цветные проволочки применяются для мечения тушканчиков.

Метку **из цветных бусинок** использовали в Баварии для мечения мышей и полевок. Две бусины надевали на заплавленную на одном конце нейлоновую нитку (дл. 2 см), которую продевали через проколотое в ухе отверстие так, чтобы одна из бусин была с внешней стороны, а другая — с внутренней. Затем заплавливали другой конец нитки. Авторы считают, что этот метод более эффективен, чем ампутация пальцев, так как не травмирует животных (Salamon, Klettenheimer, 1994). У нас в стране метод не применялся.

Окрашивание стойкими красителями и выстригание шерсти на разных участках тела позволяет после поимки и мечения уже больше не отлавливать зверька, а вести за ним визуальное наблюдение. Чаще всего используют черный краситель урзол с резорцином, реже красный хризоидин. В последние годы все чаще применяют выстригание шерсти на разных участках тела. Метод наиболее часто применяют при визуальных наблюдениях за зверьками, обитающими в открытых биотопах и обладающими дневной активностью (суслики, сурки, песчанки). Однако им с успехом пользовались и при наблюдениях за рыжей полевкой в дубовом старолесье без подлеска (Миронов, 1982; Чистова, 1990, 1995) и серой крысой (Михайленко, 1982; Квашнин, Карасева, 1985; Карасева, 1990 б).

При применении метода радиотелеметрии зверьку прикрепляют на тело или вживляют в полость тела радиопередатчик и далее следят за животным с помощью приемника с антенной. Эта методика широко применяется в США (Madison, 1977; Mineau, Madison, 1977; Scott, Tan, 1985; White, Garrott, 1990 и др.).

В русской литературе имеются обзоры по применению радиопеленгации для прослеживания животных. Описываются схемы пеленгационных передатчиков, приемников и антенн (Соколов, Степанов, 1968 а, б).

У нас в стране этот метод использовали при наблюдениях за белкой (Онуфренин и др., 1983), бобром (Соколов и др., 1977), ондатрой (Сухов, 1986) и мохноногими хомячками (Телицына, 1993). Достоинства этого метода заключаются в том, что можно уловить особенности поведения, проследить за перемещением зверьков не только на поверхности земли, но и под землей, в воде и т. д. Недостатки связаны с техническими трудностями, с ограниченным временем работы батарей в передатчике, помещаемом на животном, а также ограниченным радиусом действия всего

устройства. Тем не менее, этот метод очень перспективен для изучения многих вопросов экологии и этологии грызунов.

Мечение **активными радионуклидами** применяют для детального изучения поведения, активности, характера использования территории и других особенностей экологии грызунов, которые могут быть прослежены не только на поверхности земли, но и в лесной подстилке, под землей и в толще снега.

Радионуклиды для экологических исследований впервые применили энтомологи (Tomes, Brian, 1946; Hassett, Jenkins, 1949 и др.). Впоследствии зоологи использовали их при изучении грызунов (Godfrey, 1953). При мечении этим способом употребляют чаще всего следующие радионуклиды: ^{65}Zn , ^{60}Co , ^{198}Au , ^{32}P , ^{35}S , ^{14}C . Суть метода: к зверьку прикрепляют радиоактивный источник (обычно вводят под кожу проволочку или желатиновую капсулу с радиоактивным составом) и следят за его перемещением и поведением посредством сцинтилляторных счетчиков. Применяют также нуклиды в виде растворимых солей, которые вводят с помощью шприца под кожу или непосредственно в пищевод (Кулик, 1967; Карулин, 1970).

У нас в стране благодаря работам Б. Е. Карулина и его сотрудников много сделано с помощью этого метода. При работе с разными видами грызунов авторы в ряде случаев вели длительные (несколько суток) наблюдения за особью, что дало им возможность значительно расширить представления о подвижности, активности и характере использования территории грызунами. Авторы использовали мечение радионуклидами с целью моделирования эпизоотического процесса в природных очагах различных инфекций.

Подробное описание экспериментов с использованием радиоактивного кобальта дано в работе Б. Е. Карулина (1970). Кобальтовую проволочку, содержащую ^{60}Co , размером $10 \times 0,7$ мм, активностью 1–2 мг/экв Ra вводят грызуну под кожу «шприцем-иглой» с внутренним диаметром 0,75–0,8 мм, который сделан на основе иглы, применяемой для взятия крови у крупных животных. Из стальной проволочки соответствующего диаметра делают шток с упором. Проволочку кобальта заправляют в шприц и штоком выталкивают под кожу. Более крупным зверькам проволочку вводят в наружную часть бедра, а очень мелким — в заднюю часть спины.

Работа с радионуклидами возможна только при обеспечении надежной защиты экспериментатора от излишнего радиоактивного излучения. Для этого необходимо специальное оборудование. Места для проведения экспериментов с радионуклидами выбирают на территории, не посещаемой людьми. После маркировки зверька его выдерживают не менее двух часов в свинцовом отсаднике, врытом в землю, и только после этого в свинцовом контейнере доставляют к месту выпуска, т. е. в тот же подземный ход или место на поверхности земли, где он был пойман. После выпуска за зверьком ведутся непосредственные наблюдения с помощью радиометров, они применимы во все сезоны года, могут работать под проливным дождем и на морозе. Правда, они плохо переносят высокие температуры

воздуха. Б. Е. Карулин (1970) считает, что при наблюдении за двигающимся зверьком удобнее СРП-2, так как он более чувствителен и быстрее реагирует на перемещение животного. Радиометры обеспечивают обнаружение меченого зверька и наблюдение за ним на поверхности земли на расстоянии 8–9 м, а под землей — на глубине до 1 м.

За меченым животным целесообразно одновременно следить двум-трем наблюдателям. Они должны располагаться на равных расстояниях, примерно в 10 м друг от друга, и вести наблюдения с помощью счетчиков. Периодически они непосредственно видят наблюдаемую особь или траву, шевелящуюся при ее перемещении.

Предварительно зоологи тщательно картируют особенности микро-рельефа, расположение деревьев, кустов, валежника и прочих фрагментов, имеющих значение в жизни зверька данного вида. Первые часы наблюдений обычно наиболее трудны, так как неизвестны особенности передвижения данной особи. Позже вырисовываются контуры индивидуального участка, что облегчает наблюдения.

Все точки, в которых побывал зверек, должны быть закартированы. Для этого их отмечают во время слежения за зверьком на местности нумерованными ярлычками, которые в лесу вешают на ветви кустов и деревьев. Один из участников работы, не обремененный радиометром, развешивает ярлыки, а другие идут вслед за наблюдателем и заносят в полевой дневник характер поведения зверька в каждой отмеченной точке. В дальнейшем порядковые номера покажут направление движения зверька. Заход зверька в гнездо также отмечается в записях, а наблюдатели располагаются вокруг гнезда на расстоянии 8–12 м и ждут, когда зверек выйдет. После выхода зверька они продолжают его сопровождать.

Наблюдения в светлое время суток обычно не вызывают затруднений. Ночью же в лесу все участники исследования должны иметь электрические фонари. Кроме того, на высоком стволе дерева в центре участка наблюдений укрепляют сильный фонарь как ориентир. Работу обычно проводят в течение суток без перерыва, после чего отлавливают зверька и извлекают из него метку, которая может быть использована еще несколько раз. Затем осуществляют съемку участка по нумерованным ярлыкам. На плане получается подробная схема всех перемещений зверька, характера исследовательской и кормовой активности, расположения гнезд, кормовых столиков и т. п. Метод позволяет достоверно определять размеры и форму индивидуальных участков и особенности использования разных его частей. При необходимости наблюдения за конкретным зверьком могут продолжаться до трех месяцев (Карулин, 1970). Несмотря на трудоемкость, длительные и непрерывные наблюдения за мечеными нуклидом зверьками необычайно ценны. Особенно это важно для обитателей леса, ведущих скрытый образ жизни.

Метод **следовых меток** впервые применил В. Я. Паровщиков (1937), маркируя ондатр ампутацией пальцев. Он различал на сыром песке следы

меченых животных. Однако попытка применить этот метод к другим грызунам не увенчалась успехом (Литвин, Прошина, 1971).

А. Д. Миронову и М. В. Веревкину (1988) при выстригании части волосяной щетки на ступнях мохноногих тушканчиков удавалось различать следы индивидуально меченых животных.

МАССОВОЕ МЕЧЕНИЕ

Массовое мечение (табл. 39) в основном используют для изучения дальности миграций, расселения животных, структуры популяций и определения территориальности группировок. В большинстве случаев метку вводят в организм животного, и она участвует в его метаболизме.

При **применении радионуклидов** с мягким излучением зверьки получают нуклид с приманкой или при насильственном введении в организм через пищевод. Нуклиды поступают через стенки желудочно-кишечного тракта в кровь, участвуют в метаболизме, и в дальнейшем могут быть обнаружены в моче, кале (Литвин, Карасева, 1968) или в золе после сжигания частей тела умерщвленного животного (Шура-Бура и др., 1962; Шура-Бура, Харламов, 1966; Большаков, Баженов, 1988).

Особый интерес представляет групповое мечение, при котором разные группы зверьков получают разные метки. Оно обеспечивает массовое мечение всех животных на определенной территории и длительное сохранение маркера. Хорошие результаты дает мечение с помощью самомаркировки. Для приготовления маркирующих приманок растворы, содержащие радионуклиды (натрий, стронций, цезий, фосфор и др.) смешивают с приманкой (обычно запаренным овсом) и делают из него шарики, так чтобы в каждом шарике была определенная доза радионуклида. Шарики раскладывают на местности обычно по 200–250 штук на 1 га. Далее местность широко облавливают плашками, расставленными линиями. Среди всех отловленных зверьков с помощью высокочувствительного радиометра в полевых условиях устанавливают маркированных животных. После идентификации материала в каждом случае место поимки меченого зверька наносят на схематический план.

Если по каким-либо причинам в полевых условиях наличие маркеров установить нельзя, для дальнейших исследований от каждого пойманного зверька фиксируют части скелета с мышцами (бедренные кости, позвоночный столб и др.). Их выдерживают в 5–10 %-м растворе формалина 2–3 суток, затем помещают на пронумерованные алюминиевые тарелочки, на которых материал может храниться в течение нескольких лет (Баженов и др., 1984).

При равномерной раскладке приманки можно метить большие популяционные группировки животных, обитающих на площади 5–10 га и более. Работа может быть выполнена при небольшой физической нагрузке за 3–4 дня.

Достоин упоминания также оригинальный метод массового мечения, использованный А. И. Ильенко (1978) и основанный на разнокачествен-

ном загрязнении местности, когда радиометка включается в круговорот веществ биогеоценоза и поступает по пищевым цепям в организм зверька. Самомечение может происходить путем физического загрязнения покровов животного. Метод позволяет изучать миграции животных, но применять его можно исключительно на изолированных полигонах.

В некоторых случаях радионуклиды вводят в организм животных при помощи инъекций. Такой метод применяли для мечения потомства лесных полевок (Большаков, Баженов, 1988). При введении радиоактивного раствора в организм беременной самки маркер проходит через плацентарный барьер, и в результате оказывается помеченной не только самка, но и ее потомство (дети), а в последующем и внуки. Отработку метода производили в лабораторных условиях. Беременным и кормящим самкам вводили под кожу в области лопаток хлористые соединения стронция (^{90}Sr) или кальция (^{45}Ca), которые передавались потомству. В период беременности и лактации самок идет процесс передачи потомству маркеров через плацентарный барьер или с молоком. Детеныши из всех выводков помеченных самок оказывались маркированными: метка у самок и у детенышей сохранялась пожизненно. Наиболее целесообразным оказалось мечение во втором периоде беременности.

Метод позволяет провести тотальное мечение потомства конкретных самок, что открывает широкие возможности для изучения генетических связей животных в популяциях и действия естественного отбора (Tamarin et al, 1983).

Инъекцию радионуклидов применяли в эпизоотологии при изучении природной очаговости лептоспирозов (Карасева, Литвин, 1968) и туляремии (Карулин и др., 1974). Радионуклиды, попавшие в кровь теплокровных животных, передаются эктопаразитам. Выполнено много работ по изучению разноса блох грызунами, активности питания этих паразитов и других сторон их экологии (Солдаткин и др., 1962; Руденчик и др., 1965 и др.).

Введение в организм антибиотиков для мечения грызунов заключается в применении тетрациклина и его производных (окситетрациклин, хлортетрациклин и др.), которые вводят насильственно или скармливают грызунам с приманкой. У забитых животных исследуют растущие части костей, которые в ультрафиолетовых лучах специфически флуоресцируют (Crier, 1970; Taylor, Quy, 1978; Клевезаль, Мина, 1980; Рыльников и др., 1981 б; Рыльников, Карасева, 1985; Карасева, 1990 б и др.). Метод легко осуществим и очень перспективен.

При введении в организм стойких красителей они окрашивают мочу и кал. После этого поиск окрашенных выделений ведут на специально разложенных пластмассовых пластинках или дощечках, обернутых фильтровальной бумагой (New, 1958; Кулик, 1970). Достоинство этого метода в том, что он не требует сложного оборудования. Недостаток — метод может быть применен только на небольшой территории. У нас в стране впервые стойкие красители использовала И. Л. Кулик (Кулик и др., 1967; Кулик, 1970), а в последующем — и другие исследователи. При этом изучали

ТАБЛИЦА 39

Методы массового мечения

№ п/п	Метод	Способ внедрения маркера	Принцип обнаружения маркера	Для каких видов применялся в России
1	Применение радионуклидов			
1.1		Самомаркировка: поедание приманки с маркером	В трупке зверька или в золе после сжигания его частей тела	Полевка-экономка, суслики, сурки, песчанки, ондатра, водяная полевка, рыжая и красная полевки, синантропная серая крыса
1.2		Введение раствора в пищевод или под кожу	Обнаружение в кале или моче	Полевка-экономка, надвид обыкновенная полевка, мохноногие тушканчики, ондатра, рыжая, красная полевки, синантропная серая крыса
2	Введение в организм антибиотиков	То же	Свечение растущих зон костей и шлифа верхнего резца	Рыжая полевка, лесная мышь, полевая мышь, обыкновенная и восточноевропейская полевки, экзотропная и синантропная серые крысы
3	Введение в организм стойких красителей	То же	Регистрация цветных пятен мочи на специально выложенных пластинах, а также на снегу. Поиски и исследование окрашенного кала	Рыжая полевка, полевка-экономка, белка, надвид обыкновенная полевка, экзотропная серая крыса
4	Применение механических маркеров			
4.1		Нанесение цветных порошков на отверстия нор	Поиск частиц цветного порошка	Серая крыса
4.2		Скармливание приманки с цветными нитями или волокнами	Отлов зверьков и обнаружение цветных нитей и волокон в пищеварительном тракте	Рыжая полевка, желтогорлая мышь, лесная мышовка

особенности перемещения зверьков, характер использования индивидуального участка, степень контакта особей и пр. Применяли эозин (окрашивает выделения в розовый цвет), метиленовый синий и трипановый (синий цвет), брильянт грюн (зеленый), акрихин (желтый), фиолет (фиолетовый). Доза введения красителя для небольшого грызуна (весом 40–60 г) равна сотым долям грамма.

При введении водного раствора красителя зверьку под кожу он быстро выводится из организма, обычно в течение первых суток. Применение депонирующих веществ значительно удлиняет срок выведения краски из организма. Целесообразно смешивать красители с маслами в виде эмульсий. Лучше результаты дает применение смеси вазелина и ланолина (1:1). При добавлении к этой смеси водных растворов эозина, метиленового синего и трипанового синего срок выделения краски с мочой удлиняется до 5–7 дней. Исключение составляет акрихин, водный раствор которого и без эмульсии выделяется в течение 8 дней в виде ярко-желтых пятен.

Надо отметить, что трипановый синий интенсивно окрашивает у зверьков (полевок-экономок) в синий цвет как внутренние органы, так и наружные покровы, а также склеры глаз, язык, уши, лапки и кожу на морщонке; при раздувании шерсти синяя кожа видна и на других частях тела.

Д. Нью (New, 1958) сообщает, что азарин S хорошо окрашивал зубы у американских хомячков и пенсильванской полевки (*Microtus pennsylvanicus* Ord).

Прежде чем применять эту методику, следует заложить площадку в типичном для данных условий месте, расставить живоловки и провести обычное мечение с ампутацией пальцев с повторным выловом меченых зверьков. Через несколько дней, когда определятся контуры индивидуальных участков, отлавливают зверьков и вводят им раствор красителя. После этого на площадке снимают все живоловки и раскладывают небольшие дощечки (15 × 12 см), к которым прикрепляют куски фильтровальной бумаги. На ней хорошо видны следы окрашенной мочи. Количество таких дощечек и характер их размещения зависят от задач, поставленных исследователем. Для уточнения конфигурации индивидуальных участков дощечки раскладывают непосредственно на месте снятых живоловок (Brown, Conaway, 1961).

Если в задачи входит изучение особенностей использования зверьками территории участка, дощечки раскладывают гуще — преимущественно на поверхностных дорожках, у кормовых столиков, у отверстий нор и т. п. Если необходимо определить степень контактов зверьков друг с другом, выбирают ту часть территории, где по предварительному мечению (ампутацией пальцев) индивидуальные участки налегают друг на друга. Число дощечек должно быть не меньше 2–3 на 10 м², иногда на каждую дощечку выкладывают приманку — кусочек хлеба или моркови.

Второй вариант мечения при помощи стойких красителей — введение стойких красителей животным в пищеварительный тракт с дальнейшей регистрацией окрашенных фекалий. Этот метод с успехом был при-

менен при изучении экзоантропной формы серых крыс, у которых фекалии относительно крупные и обычно не рассредоточены, а локализованы в кучки. Об этом мы подробно напишем в соответствующем разделе.

В. Ю. Литвин и И. Л. Кулик (1969) разработали дозировки красителей, пригодные для мышей и полевок, испробовав следующие вещества: эозин, флуоресцин, родамин, сафронин, риванол, трипановый синий и кармин. В лабораторных условиях красители вводили белым мышам и обыкновенным полевам двумя способами: насильственно в пищевод с помощью опаянной иглы или вместе с кормом. Авторы пришли к заключению, что красители с разной скоростью выводятся из организма в зависимости от способа введения их зверькам. Так, при введении непосредственно в пищевод продолжительность выведения красителей была выше (2–3 суток), чем при введении с кормом (всего 0,5–1 сутки).

Применение механических маркеров. Маркеры чаще всего подмешивают в приманку в виде крашенных нитей, лучше всего шерстяных. У забитого зверька под биноклем хорошо заметны цветные волокна в пищеварительном тракте (Holisova, 1968; Sowls, Minnamon, 1963; Кревер, 1987). Волокна могут быть обнаружены и в кале (наши наблюдения на серых крысах).

Механические маркеры употребляют и в виде цветных порошков, которые насыпают у входных отверстий в норы; вылезавшие из нор зверьки пачкаются этими порошками. Затем при обследовании территории удается обнаруживать отдельные фрагменты порошка и определять направление перемещения серых крыс (Дукельская, устн. сообщ.).

В последние годы в США появился ряд работ с применением флуоресцентных порошков, с помощью которых изучают особенности передвижений грызунов (экзоантропных домашних мышей, хомячков и др.) и характер использования ими индивидуальных участков (Frantz, 1972; Lemen, Freeman, 1985; Mikesic, Drickamer, 1992 и др.).

* * *

Кроме опознавания животных по специальным меткам можно различать отдельные особи и по естественным внешним признакам (особенности индивидуальной окраски, шрамы, характер поведения и даже «черты лица») (Варшавский, 1954; Шубин, 1986; Мерзликин, 1987; Бокштейн и др., 1989). В. В. Кучерук различал особей полевок Брандта (*Lasiopodomys brandti* Radde) по степеням линьки (устн. сообщ.). Все это дает возможность, не отлавливая и не травмируя животных, вести за ними визуальные наблюдения. Конечно, это возможно далеко не всегда и требует от исследователя большой наблюдательности при хорошем знании объекта исследования. Кроме того, подобная работа возможна лишь в том случае, когда в поле зрения имеется небольшое число особей.

Выбор метода мечения определяется задачами, которые стоят перед исследователем, и поведенческими особенностями исследуемого вида.

При изучении использования территории мелкими зверьками незаменим метод мечения ампутацией пальцев с повторным выловом. Этот же метод применяют при работе, требующей многократного отлова особей. Например, при изучении характера циркуляции инфекций в организме грызунов и развития эпизоотий в их популяциях для исследований необходимо регулярное взятие проб экскретов (мочи, кала, слюны) и крови, взвешивание зверьков и т. п. Исследуя особенности размножения, берут вагинальные мазки, осматривают гениталии и соски. Для более крупных грызунов с этой целью применяют ушные кнопки и другие метки.

Изучая суточную активность, перемещения в пределах участка, особенности поведения (исследовательского, кормового, комфортного, маркировочного и др.), применяют мечение радиоактивными нуклидами и телеметрию. Особенности поведения грызунов выясняют при непосредственных наблюдениях за животными, мечеными теми или другими способами (окрашивание и выстригание шерсти на разных частях тела, различные цветные метки, ошейники, крылометки и др.).

Из всех рассмотренных выше методов наиболее доступны и в то же время достаточно информативны следующие: 1) ампутация пальцев с повторным выловом, 2) визуальное наблюдение за индивидуально помечеными особями, 3) введение антибиотиков и красителей в организм животного. Два последних метода нуждаются в значительной разработке и усовершенствовании.

Все наблюдения за поведением грызунов в природе значительно корректируют результаты, полученные в вольерах.

Мы будем рассматривать методы мечения грызунов применительно к обитателям разных типов биотопов (тундровых, лесных и т. д.), в том же порядке, как в главе 1.

I. ОБИТАТЕЛИ ТУНДРЫ

I.1. НАСТОЯЩИЕ И КОПЫТНЫЕ ЛЕММИНГИ

Впервые леммингов метил Б. Е. Карулин с соавторами (1982) с применением радиоактивных нуклидов; позже использовали метод ампутации пальцев.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Ампутация пальцев с повторным выловом зверька (табл. 38, 7). Н. А. Щипанов с соавторами (1990) для отлова леммингов с целью их индивидуального мечения путем ампутации пальцев применяли живо-

ловки оригинальной конструкции (Щипанов, 1987). Работа в июне на площадке в 1 га в Чаунской тундре на Чукотке в год низкой численности показала, что сибирские лемминги (по современной номенклатуре — желтобрюхие) жили оседло — как взрослые особи, так и молодые. В конце июля поселение распалось. В это время единичные меченые зверьки стали попадать в ловушки в разных стадиях за пределами площадки, т. е. происходило пространственное перераспределение леммингов. Следующий год был с высокой численностью леммингов, и наблюдения проводились на том же месте, но площадка мечения была увеличена до 3 га. Оседлое население занимало только ее часть — 1,5 га. В этот год оседлая группировка распалась раньше. Осенью тропинки леммингов равномерно покрывали всю территорию в 3 га (Смирин и др., 1987; Щипанов и др., 1990).

С помощью этого же метода и с применением ловушек конструкции Н. А. Щипанова (1987) проводила исследования И. В. Травина (1994) на о. Врангеля. Она работала с сибирским и копытным леммингами, расставляя ловушки у отверстий нор и на поверхностных дорожках на площадке в 4 га. Ловушки проверяли через каждый 4–5 часов, и поэтому смертность зверьков была невелика. Несмотря на малое число повторных ловов, И. В. Травина пришла к заключению о большей подвижности сибирского лемминга, чем копытного.

Применение радиоактивных нуклидов (табл. 38, 6). Методика применения радиоактивных нуклидов подробно описана нами далее в разделе «Обитатели лесных (закрытых) биотопов», так как она была разработана для этого биотопа.

Здесь мы кратко остановимся на работе Б. Е. Карулина с соавторами (1982), которые метили на Южном Ямале сибирского и копытного леммингов, применяя этот метод.

Подвижность и активность этих двух видов значительно различалась. Всего за сутки сибирский лемминг был активен в одном случае 16 ч 12 мин и в другом 19 ч 43 мин. Активность копытного лемминга была меньше: 9 ч 48 мин и 12 ч 38 мин. За двое суток сибирский лемминг использовал 13 мест отдыха, при этом только в одном из них было гнездо. За то же время у копытного лемминга было столько же мест отдыха, а гнезд было два. Отдельные периоды отдыха у сибирского лемминга продолжались от 6 мин до 1 ч 39 мин, у копытного — от 13 мин до 4 ч 32 мин. Общая длина суточного пробега у сибирского лемминга — 3,6 и 6,8 км, у копытного — 1,2 и 1,0 км. Размер суточного участка у сибирского лемминга — 0,8–0,9 га, а у двух особей копытного — 0,7 и 0,6 га.

Таким образом, по данным повторных выловов и слежения за мечеными радионуклидами зверьками копытный лемминг оказался менее подвижен, чем сибирский.

II. ОБИТАТЕЛИ ЛЕСНЫХ (ЗАКРЫТЫХ) БИОТОПОВ

Из лесных обитателей изучали с помощью мечения: полевок, мышей, лесную мышовку, летягу (*Pteromys volans* Linnaeus), обыкновенную белку, сонь, азиатского бурундука.

II.1. ЗВЕРЬКИ, ВЕДУЩИЕ НАЗЕМНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ

II.1.1. ПОЛЕВКИ, МЫШИ, ЛЕСНАЯ МЫШОВКА

Зоологи, занимающиеся мечением, больше всего внимания уделяют этой группе грызунов. Рыжих полевок впервые метил Н. П. Наумов, красных — Н. А. Никитина, красно-серых — Н. М. Окулова, лесных мышей — Н. П. Наумов, желтогорлых — Ю. К. Попов, восточноазиатских мышей — Ф. Р. Штильмарк, полевок-экономок — Е. В. Карасева и А. И. Ильенко, пашенных — М. Я. Лаврова. По лесной мышовке есть небольшие данные И. Л. Кулик с соавторами и Б. Е. Карулина с сотрудниками.

Многих животных этих видов изучали и изучают с помощью мечения ампутацией пальцев с повторным выловом, окрашиванием или выстриганием шерсти на разных участках тела, используя радионуклиды, стойкие красители, антибиотики, механические маркеры.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Ампутация пальцев с повторным выловом (табл. 38, 1). Способ мечения ампутацией пальцев описан в начале главы в разделе «Индивидуальное мечение».

Для отлова животных разных видов употребляют живоловки разной конструкции. При работе с мелкими лесными грызунами у нас в стране обычно применяют проволочные, сетчатые живоловки, где крючок с приманкой соединяется со спусковой пружиной, захлопывающей дверцу. К живоловке иногда прикрепляют снимающийся металлический домик, в который закладывают сухое сено и запас корма. За рубежом применяют несколько конструкций живоловок. Одна из наиболее популярных и широко используемых — ловушка для мелких млекопитающих Лонгворта, сделанная из дюралюминия и состоящая из двух частей — тоннеля и гнездовой коробочки (рис. 16). Зверек входит в тоннель и наступает на трапик (чувствительность трапика рассчитана на животное с массой тела от 1,5 г), связанный с дверкой, которая при этом захлопывается. В гнездовую коробочку помещают подстилку и запас корма. Размеры входа в ловушку

50 × 62 мм, что позволяет ловить грызунов массой до 60 г. Дополнительно можно установить в ловушке металлическую пластинку (перегородку) с круглым отверстием диаметром 1 см, чтобы обеспечить улов только очень мелких зверьков и предотвратить попадание мышей и полевок (кроме молодых). Вес самой ловушки составляет 250 г, и в нее не попадает дождь, что является основным преимуществом ловушки.

Ловушка Шермана немного отличается от вышеописанной (рис. 17). Она включает в себя тоннель с дверкой на одном конце и чувствительным трапиком на другом. Когда зверек наступает на трапик, пружина опускает дверку. Эти ловушки за границей выпускаются двух размеров — маленькие (50 × 62 × 129 мм) и большие (76 × 89 × 165 мм). Одно из самых важных преимуществ этих ловушек состоит в том, что они складываются в пластинку толщиной 15 мм. Недостаток — отсутствие места для гнездового материала и запаса корма, поэтому зверьки в них гибнут, если ловушки не проверять достаточно часто, особенно в холодную погоду. Это — идеальная ловушка для работы в теплом климате.

У ловушки Хэвхэрта стенки сетчатые, она имеет дверку с каждой стороны и трапик в середине ловушки; эта ловушка за границей выпускается нескольких размеров: у самых маленьких площадь дверок 76 × 76 мм (рис. 18). Не открывая ловушку, можно легко видеть, поймался зверек или нет, что является большим достоинством. А вот отсутствие домика для гнезда и излишне высокая чувствительность ловушки — недостатки, так как зверек в ней может погибнуть без подстилки и корма, а захлопнуться ловушка может даже от сотрясения при сильном дожде (Delany, 1974).

Сравнительная эффективность ловушек сетчатых и сделанных из сплошного металла оценивается по-разному. М. О'Фаррел (O'Farrell et al., 1994) считает, что лучше работают ловушки первого типа: в них попадает при равных условиях больше мелких грызунов. Э. Йоргенсен с сотрудниками (Jorgensen et al., 1994) придерживаются противоположной точки зрения. По нашим наблюдениям, как сетчатые, так и сплошные металлические ловушки работают одинаково хорошо, если они правильно отрегулированы.

Для применения метода ампутации пальцев надо выбрать площадку в наиболее типичном на данной территории месте обитания изучаемого вида. Ошибка многих зоологов состоит в том, что они выбирают не наиболее типичные участки, а оптимальные для грызуна участки. Поэтому показатели численности получаются завышенными. Необходимо иметь план площадки, на который наносят все особенности микрорельефа, границы растительных ассоциаций, если это возможно — расположение кормовых столиков, троп, отверстий нор, а также расположение расставленных нумерованных живоловок.

Размер площадки зависит от образа жизни изучаемого вида и его численности. Очевидно, что чем больше предполагаемые размеры индивидуальных участков, тем больше должна быть площадка. Для малоподвижных

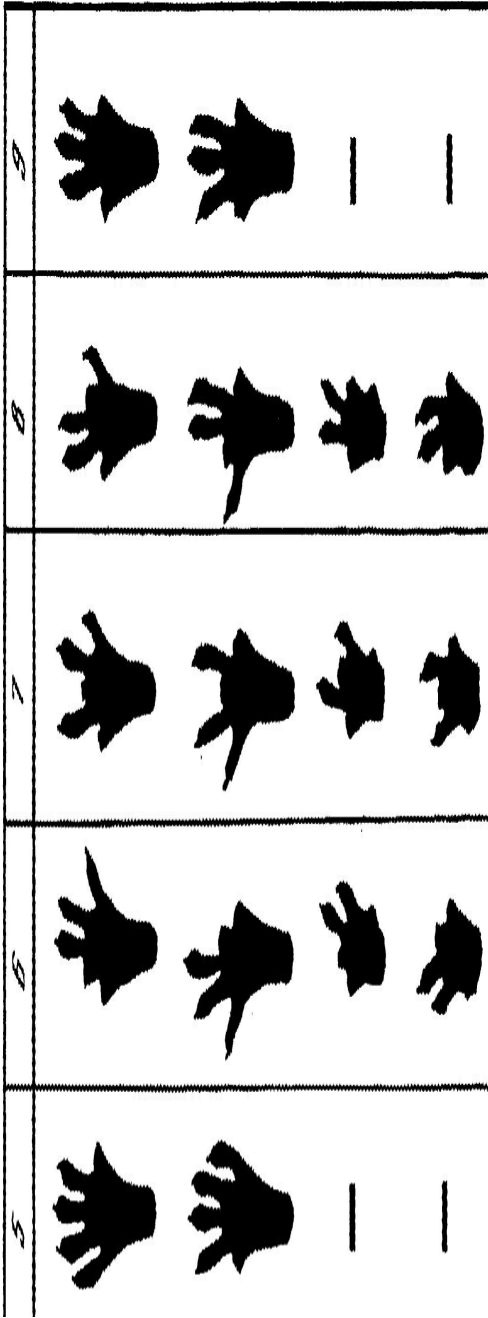


Рис. 15. Порядок ампутации пальцев при мечении грызунов (цит. по: Карасева, Тошигин, 1993).
Лапки расположены подошвами вверх

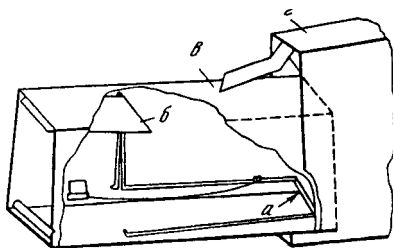


Рис. 16. Ловушка Лонгворта (цит. по: Delany, 1974): *a* — подвижная проволочка; *б* — закрывающаяся дверца; *в* — тоннель; *г* — гнездовая коробка

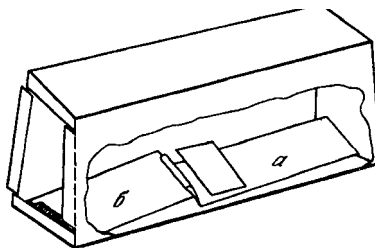


Рис. 17. Ловушка Шермана (цит. по: Delany, 1974): *a* — подвижная платформа; *б* — закрывающаяся дверца

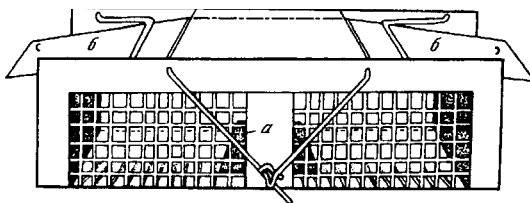


Рис. 18. Ловушка Хэвхэрта (цит. по: Delany, 1974): *a* — подвижная платформа; *б* — закрывающаяся дверца

зверьков, например серых полевков (экономки, пашенной), площадка может занимать 2–3 га (Карасева, Ильенко, 1957 и др.), при работе с лесными полевками (рыжей, красной, красно-серой) — 5–8 га (Кошкина, 1967 б; Окулова и др., 1971). При изучении полевой и лесной мышей площадка должна быть не менее 15 га (Никитина, 1961 б). Живоловки ставят в шахматном порядке на равных расстояниях друг от друга. При мечении полевков-экономок их ставят через 10 м (Карасева, Ильенко, 1957). Примерно такое же расстояние (10 ярдов, т. е. 9,1 м) использовал В. Барт (Bart, 1940) при мечении американских хомячков. При работе с лесными полевками и лесными мышами принята дистанция 10–20 м (Меркова, 1955; Никитина, 1961 б; Голикова, 1968; Аристова, 1970; Иванкина, 1987, 1988; Vujalska, 1990).

Площадку обходят не менее двух раз в сутки, вынимают зверьков, каждого метят, осматривают состояния сосков и гениталий, взвешивают и выпускают на месте отлова.

В последнее время появились данные, свидетельствующие о целесообразности расстановки ловушек на большем расстоянии друг от друга (Tewet al., 1994). Основания для этого таковы. Близ Оксфорда на площадке в 10 га сравнивали два способа размещения ловушек. В первую неделю их расставляли по одной в каждой точке с интервалом 24 м. Во вторую неделю

ловушки ставили группами по 4 штуки через 48 м. Оба способа расстановки ловушек дали сходные результаты: в первую неделю было отловлено 65 лесных мышей, а во вторую — 64. Рекомендовано для оценки величины популяции лесных мышей отлавливать в течение 3 суток (6 обловов) при интервале между ловушками 24 м или 5 суток (10 обловов) — при 48 м. Такое расположение ловушек позволяет увеличить размеры обследуемой территории и сократить пограничный эффект при том же количестве ловушек.

Вероятно, эти соображения вполне справедливы в том случае, когда речь идет об определении плотности населения зверьков. Если в задачи исследования входит детальное изучение конфигурации участков обитания отдельных особей, ловушки надо ставить на более близком расстоянии.

Кроме площадочного метода, при мечении зверьков ловушки ставят также сериями параллельных линий, обычно через 50 или 100 м одну линию от другой. С помощью линейного метода не всегда можно установить размер индивидуального участка, но зато можно охватить обследованием большую площадь и получить ответы на многие вопросы, перечисленные выше. Для зверьков, отличающихся высокой подвижностью, например полевой мыши, линейное расположение ловушек незаменимо (Никитина, 1980 б).

Мы применяли линейный метод расстановки ловушек для малоподвижного зверька — полевки-экономки (Ярославская обл.). Ловушки выставляли линиями на 50 м одну от другой, в которых ловушки располагались через 10 м. Меченые зверьки только в двух случаях попадались на соседних линиях, тогда как на одной линии они ловились многократно. Аналогичная работа была проведена в Терско-Кумской низменности в лесу и в заболоченной пойме р. Терека, где фоновым видом была полевая мышь; обитали также лесные мыши и зверьки надвида обыкновенная полевка. Здесь было расставлено по 25 живоловок в 6 линий, на расстоянии 100 м одна от другой. Наблюдения за мечеными зверьками показали, что каждая особь обыкновенной полевки ловилась только на одной линии, тогда как некоторые особи полевых мышей попадались на всех 6 линиях. Например, один самец полевой мыши сперва ловился на тростниковом болоте, затем, через 5 дней, переместился в пределах этого же болота, и, наконец, еще через 3 дня стал ловиться на поляне относительно сухого леса (рис. 19). Одни и те же особи лесных мышей также ловились на разных линиях.

Таким образом, изучая мелких грызунов с большими индивидуальными участками, целесообразно расставлять ловушки несколькими отдельными параллельными линиями. Однако и для малоподвижных зверьков с небольшими участками расположение ловушек линиями дает немало. Правда, с его помощью нельзя охарактеризовать размеры индивидуальных участков, но зато можно определить характер участия в размножении, демографический состав, получить черепа-эталоны и пр.

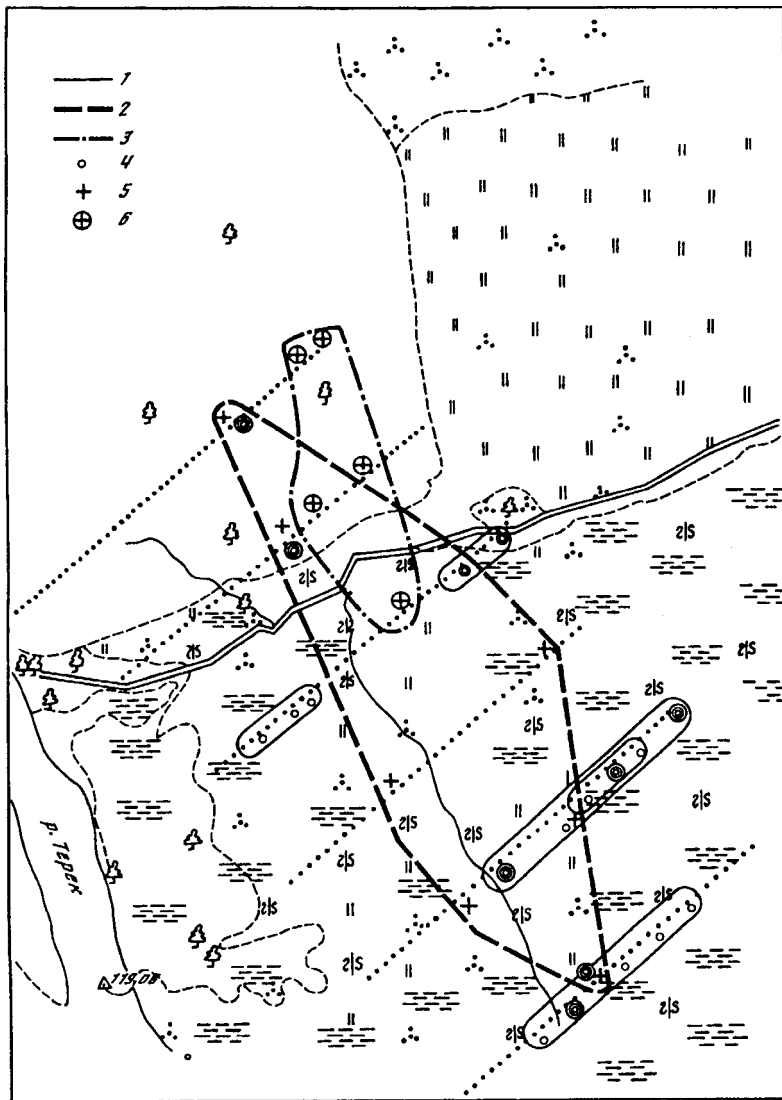


Рис. 19. Результаты мечения полевых и лесных мышей и зверьков надвида обыкновенная полевка (Терско-Кумская низменность, 1961). Границы участков: 1 — надвида обыкновенной полевки, 2 — полевой мыши, 3 — лесной мыши; единичные отловы: 4 — надвида обыкновенной полевки, 5 — полевой мыши, 6 — лесной мыши. Концентрическими кружками показано количество ловов зверьков в одной ловушке

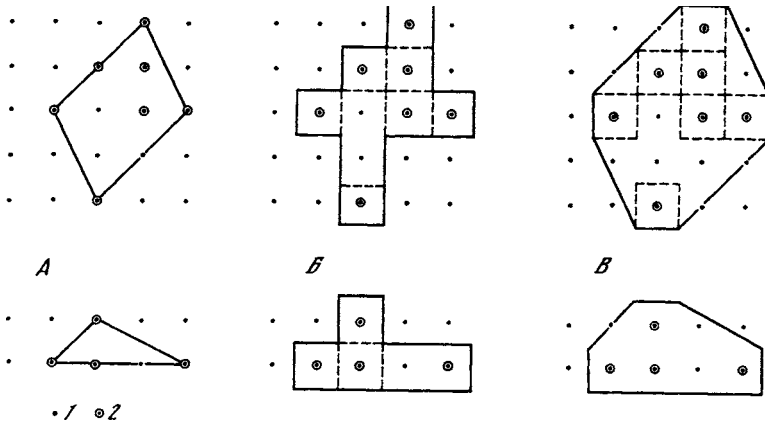


Рис. 20. Различные способы изображения индивидуальных участков (на примере полевков-экономок, помеченных в Ярославской обл.). Участок: *A* — минимальный; *B* — средний; *B* — максимальный; *1* — ловушка; *2* — ловушка, в которую пойман зверек

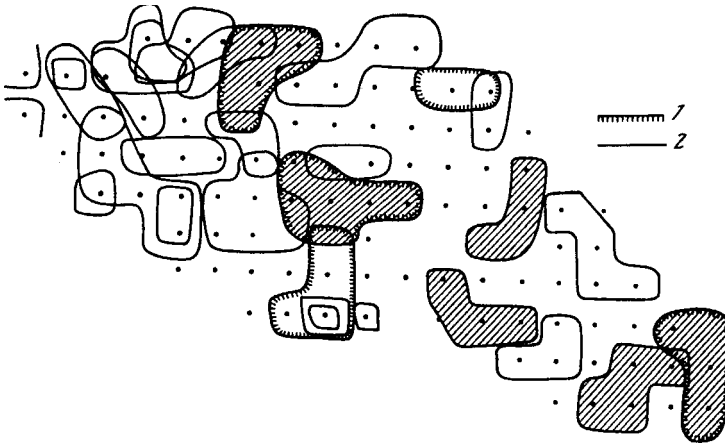


Рис. 21. Схема расположения июльских участков рыжих полевков перезимовавших самок и самцов, рожденных весной (Иванкина, 1987). Заштрихованы участки самок с молодыми летней когорты: *1* — участки перезимовавших самок; *2* — то же весенних самок

Для определения площадей индивидуальных участков и их взаимного расположения на план площадки наносят все единичные и повторные отловы меченых зверьков. Если в какую-то ловушку один и тот же зверек попадал несколько раз, то число ловов отмечают на плане соответствующим числом концентрических кругов.

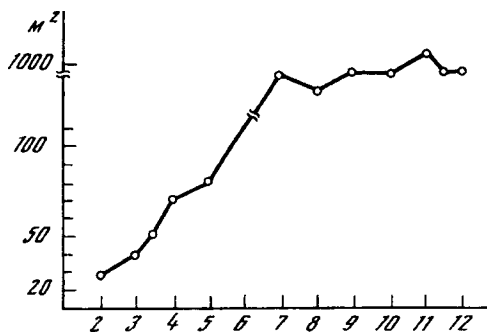


Рис. 22. Зависимость выявленной площади участка самки полевки-экономки от числа ловов: по оси абсцисс — число ловов; по оси ординат — площадь участка обитания, в м² (по неопубликованным материалам Е. В. Карасевой, Ульяновская обл., 1966)

При шахматном расположении ловушек на площадке выявляются ловушки, в которые попадало конкретное животное. Крайние точки расположения этих ловушек соединяют и получают минимальную площадь индивидуального участка (рис. 20 А). Чаще вычерчивают участки другим способом: допускают, что действие ловушек распространяется на половину расстояния до другой ловушки; следовательно, каждая ловушка находится как бы в центре квадрата, а их сумма будет площадью индивидуального участка (рис. 20 Б). Есть и третий способ изображения границ участков, когда учитывается и площадь между соединенными квадратами (рис. 20 В). Второй способ наиболее объективно отражает размеры участков и чаще применяется в исследованных (Stickel, 1954; Методы изучения природных очагов..., 1964). Примером изображения с помощью второго способа служит схема расположения участков самок рыжей полевки (рис. 21).

Метод ампутации пальцев с повторным выловом имеет много достоинств, из которых одно из основных — возможность его использования во все сезоны, в том числе зимой, даже в районах с высоким снежным покровом. В этом случае живоловку вставляют в деревянный ящик без дна (размером 75 × 12 × 45 см) с откидной крышкой, который предохраняет ловушку от заноса снегом (Иванкина, 1987). На Северном Кавказе, где часто зимой идут дожди, мы накрывали живоловки жестяным ящиком без одной из боковых стенок, что сохраняло их сухими.

В первой части книги при описании учетов с помощью мечения ампутацией пальцев мы писали о том, какое количество повторных ловов необходимо в среднем на одного зверька, для того чтобы условно отнести его в разряд оседло живущих. Для определения размера индивидуального участка особи необходим определенный объем данных. Рейхштейн (Reichstein, 1960), занимавшийся мечением обыкновенных полевков в Германии, приводит кривые зависимости определяемой величины индивидуальных участков от

числа повторных поимок. Он считает, что число необходимых ловов неодинаково для особей разного пола и возраста. Больше всего их нужно для взрослых самцов: кривая величины участка резко возрастает до 12–13 ловов, после чего она выходит на плато, и, следовательно, данные о размере участка можно считать достоверными. Для определения площади участка самок и молодых зверьков необходимо 7–8 ловов. Эти данные близки к показателям, полученным при мечении пашенной полевки (Brown, 1966). По нашим материалам, для определения площади индивидуальных участков самки полевки-экономки достаточно 7–8 ловов (рис. 22). Вероятно, чтобы быть объективным, надо в каждом случае, определяя размеры индивидуального участка зверька того или иного вида, составлять подобные кривые и определять размер участка после того, как кривые выходят на плато. Конечно, размеры участков соответствуют только определенным отрезкам времени и конкретным условиям обитания грызунов.

С помощью мечения этим методом мелких лесных грызунов во многих районах установлена абсолютная численность, размеры индивидуальных участков, характер перемещения зверьков в его пределах, описана подвижность (процент мигрантов), определена средняя продолжительность жизни и т. д. (Никитина, 1980 б; Литвин, 1980). Такие исследования внесли большой вклад в изучение экологии и этологии лесных грызунов фоновых видов, расширили наши представления о пространственно-временной структуре их популяций и внутривидовых отношениях (Кошкина и др., 1972; Иванкина, 1987, 1988; Демидов, 1991; Новиков, 1994 и др.).

В этом плане особенно интересны наблюдения Е. В. Иванкиной, которые она проводила в течение 12 лет во все сезоны, в том числе и зимой. Автор проанализировал характер многолетней и сезонной динамики популяции рыжей полёвки в Подмоскowie и её демографическую структуру. Было выделено 3 типа сезонной динамики, характеризующиеся определённым балансом рождаемости и смертности, а также репродуктивным вкладом самок разного возраста в воспроизводство популяции. Показано, что тип сезонной динамики во многом предопределяется уровнем численности полёвок в начале лета. Сходную картину получили Бернштейн с соавторами (Bernshtein et al., 1989) для рыжей полёвки Тульской области, используя другие методы.

На западе интересны работы Г. Буяльской (G. Bujalska, 1990), являющиеся продолжением многолетнего изучения рыжей полевки на острове. Результаты её исследований позволили выявить связь эндогенных и экзогенных факторов, влияющих на динамику популяции этого вида в условиях островной изоляции и сделать интересные заключения о характере её пространственно-этологической структуры. Многие отечественные зоологи изучали этим методом межвидовые отношения и сопряжённость динамики численности разных представителей рода *Clethrionomys*, а также лесных полёвок и мышей (Кошкина, Окулова, Аристова, 1972; Рышликова, 1988; Сергеева, 1996, 1998; Жигарев, 2004 и др.).

Методом мечения грызунов ампутацией пальцев немало сделано в области прикладной науки, в частности в изучении природных очагов инфекций, опасных для человека. Например, в природном очаге лептоспироза (инфекции, при которой возбудитель выводится наружу вместе с мочой и заражает здоровых зверьков) была заложена площадка мечения, где обитали основные носители инфекции — полевки-экономки. При каждом отлове зверька (кроме обычной процедуры взвешивания и осмотра сосков и гениталий) у него брали несколько капель мочи и здесь же, в полевой лаборатории, просматривали их под микроскопом и устанавливали, является ли данная особь носителем лептоспир или нет. При многократном исследовании зверьков можно было достоверно установить состояние эпизоотического процесса в данной ситуации. При картировании расположения индивидуальных участков здоровых и инфицированных зверьков была видна степень их контакта, выяснены фактические случаи заражения здоровых особей. С помощью этого метода впервые было показано, что, несмотря на то, что эта болезнь не кончается летальным исходом, зверьки на определенной ее стадии теряют в весе, у них сильно изменяется характер поведения, уменьшается размер индивидуального участка и степень осторожности. Последнее ведет к тому, что больные особи чаще, чем здоровые, становятся добычей хищных птиц (Карасева, 1957, 1971).

А. Д. Берштейн с соавторами (2001) в активном очаге ГЛПС на площадке мечения изучали взаимоотношения возбудителя (хантавируса) с основным хозяином инфекции — рыжей полевкой. У каждого меченого зверька непосредственно на площадке через каждые 15–30 дней брали кровь из орбитального синуса глаза для выявления антител. У некоторых инфицированных особей определяли присутствие вируса и возможность его эстафетной передачи. В результате был установлен хронический характер инфекции и показано, что наибольшую эпизоотическую и эпидемическую опасность представляют зверьки в первый месяц после заражения. Выявлена связь между интенсивностью заражения и особенностями поведения полёвок разных возрастных групп. Кроме того, было показано, что носительство вируса не оказывает влияния на жизнедеятельность теплокровных хозяев: вес, продолжительность жизни, подвижность и размеры участков обитания у инфицированных зверьков не изменяются.

Основное достоинство вышеизложенных полевых экспериментов заключается в том, что при их проведении не нарушается естественный ход эпизоотического процесса, поскольку зверьки не изымаются с подопытной площадки, что неминуемо происходит при работе с плашками.

В заключение этого раздела надо остановиться на оригинальном подходе к мечению зверьков Л. Д. Андриановой (1980). Работая в парке Ботанического сада МГУ, она на участке 4 га выставляла искусственные домики-гнездовья, сделанные из досок, толщиной 10 мм со съемной крышкой и входом 30 × 30 мм. В домик клалась вата и приманка (овес, семечки подсолнуха).

ТАБЛИЦА 40

Продолжительность пребывания рыжей полевки на поверхности и в укрытиях в разное время светлого периода суток (цит. по: Петров и Миронов, 1972)

Время суток, ч	Продолжительность пребывания, % от общего времени наблюдения	
	на поверхности	в укрытиях
6–9	13,8	86,2
9–12	15,3	84,7
12–15	18,2	81,8
15–18	25,6	74,4

Подняв крышку, зверьков было легко изымать и метить ампутацией пальцев. Был выявлен ряд особенностей экологии грызунов, преимущественно лесной и полевой мышей, многочисленных в парке.

Окрашивание или выстригание шерсти на разных участках тела (табл. 38, 4). Этот метод позволяет после поимки и мечения уже больше не отлавливать зверька, а вести за ним визуальные наблюдения.

В большинстве случаев он применяется для грызунов — обитателей открытых биотопов, однако О. В. Петров с соавторами (1978), А. Д. Миронов (1973, 1984), Т. Ю. Чистова (1990, 1995) использовали его и при работе с лесным зверьком — рыжей полевкой в старом дубовом лесу без подлеска. Заложив площадку мечения, авторы переметили зверьков ампутацией пальцев, затем отловили несколько особей и индивидуально пометили их красителем — родамином или выстриганием шерсти. Для тех мест, где находились индивидуальные участки помеченных особей, заранее составили крупномасштабные (1:100) картосхемы, на которых отметили размещение деревьев I и II ярусов, пней, упавших стволов, а также небольшие участки с хорошо развитой травянистой растительностью. Почти везде травяной покров был очень скуден, что и позволяло вести визуальные наблюдения за зверьками. Все их перемещения отмечались на картосхеме, одновременно в дневнике описывался характер перемещений и осуществлялся хронометраж.

Полевки перебежали в основном между укрытиями (пнями, поваленными стволами). Общее число убежищ было велико (20–25), но предпочтение отдавалось лишь 3–4 из них, находившимся как в центре, так и на периферии участка. Иногда зверек спокойно искал корм, передвигаясь по земле. В других случаях осторожно перемещался небольшими бросками, каждый раз затаиваясь. Утром и днем рыжая полевка проводила на поверхности всего 9,0–26,4 % времени, в остальное время скрывалась под корнями деревьев и пней или под землей. Продолжительность одного непрерывного пребывания на поверхности варьировала от 5 до 27 мин, а в убежищах и под землей — от 1 мин до 4 ч 54 мин. К вечеру длительность пребывания вне убежищ возрастала (табл. 40).

Пути пробежек отдельных полевок были связаны преимущественно с предпочитаемыми убежищами, поэтому каждая особь имела достаточно постоянные направления ежедневных перемещений, что определялось также индивидуальными особенностями, поскольку у каждого зверька было свое «расписание» (пребывания в убежищах и вне их), то время активной деятельности одной особи на поверхности могло совпадать с нахождением другой в укрытии. Благодаря этому возникала своеобразная временная изоляция зверьков (Миронов, 1973, 1982, 1984).

С помощью этого метода Т. Ю. Чистова (1995) изучила размеры суточных участков обитания самок рыжей полевки в период размножения. Размеры суточных участков отдельных особей колебались от 4 до 380 м². Колебания размеров участков связаны с физиологическими изменениями в организме зверька на протяжении репродуктивного цикла. В начале беременности средний размер участка 10 м². На 3 и 15 день беременности он значительно увеличивается — 56 м². Перед эструсом в среднем 168 м², а максимално до 344 м².

Применение радиоактивных нуклидов (табл. 38, 6). Подробное описание мечения грызунов радиоактивным методом было дано ранее. С помощью этого метода подробно изучена суточная активность рыжей полевки. По зимним наблюдениям в Московской области общая продолжительность активности колеблется от 3 ч 34 мин до 5 ч 53 мин. При этом ритм активности имеет полифазный круглосуточный характер. В течение суток отмечено 5–7 периодов активности. Характер и величина перемещений рыжих полевок в разные фазы активности определялись поиском корма или охраной и обследованием территории (Карулин и др., 1973).

Впоследствии наблюдения за активностью рыжей полевки проводили в разные сезоны года (Хляп и др., 1977). На большом материале (38 особей, 99 суток) показано, что у одного зверька в среднем имеется 7 фаз активности в сутки. Их суммарная продолжительность зимой 21 % суток, весной 28 % суток, летом 35 % и осенью 27 %. Отдельные фазы активности длились по сезонам в среднем соответственно 40, 50, 70 и 50 мин, а фазы отдыха — 170, 160, 130 и 140 мин.

Зимой рыжие полевки живут под снегом и в толще снега; различия в освещенности днем и ночью для них практически не существует, поэтому уровни активности днем и ночью сходны. Весной, когда снег тает, а лиственные деревья, кустарники, травы еще не начали вегетировать, освещенность в лесу наибольшая, а количество укрытий мало, поэтому в это время года более выражена ночная активность. Летом, когда листва деревьев и кустарников снижает освещенность в лесу, ночная и дневная активность по времени одинаковы.

Интересны наблюдения за характером использования рыжими полемками различных убежищ. За 94 суток наблюдений за 34 особями авторы ни разу не отмечали, чтобы зверьки рыли норы: они использовали только различные естественные пустоты, чаще под лесной подстилкой. В среднем за

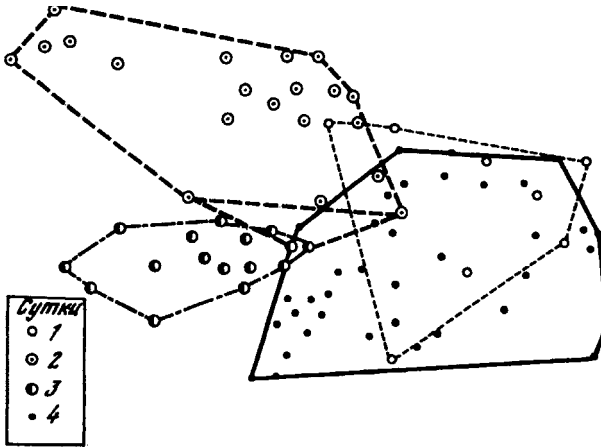


Рис. 23. Использование территории полевкой-экономкой в разные сутки (1–4-е) по результатам мечения ^{32}P (Литвин, Карасева, 1968)

сутки зверек посещает всего два убежища, в которых проводит 4–9 фаз отдыха (Альбов и др., 1979).

Кроме того, отечественные зоологи использовали для мечения радиоактивный фосфор. При этом раствор, содержащий ^{32}P , зверьку вводят непосредственно в пищевод шприцем со специальной иглой, на конце которой напаян маленький металлический шарик. После этого зверька взвешивают, осматривают гениталии и соски и выпускают на месте поимки. Следы радиоактивного нуклида выводятся вместе с порциями мочи и фекалиями животного. На другой день окрестности места выпуска грызуна тщательно обследуют с помощью ручного радиометра для обнаружения всех точек, в которых зверек оставил свои следы. Их обозначают небольшими нумерованными колышками и отмечают на картосхеме данного участка. На другой день продолжают поиски новых точек с выделениями зверька и их регистрацию на местности и на плане.

С помощью этого метода был изучен, например, характер использования участка обитания полевкой-экономкой в разные дни. В первые сутки полевка обошла часть своего участка, в следующие сутки — другую, в третьи — третью. На четвертые сутки наблюдений она вернулась туда, где кормилась в первые сутки. Таким образом, зверек последовательно обошел весь свой участок. Участки, которые полевка обошла в течение трех суток, расходились веерообразно от центра. Видимо, в центре и находилось гнездо зверька (рис. 23) (Литвин, Карасева, 1968).

Большая часть «меченых точек» (выделение мочи с фосфором) располагается на кормовых столиках и поверхностных дорожках (Карасева, 1971).

МАССОВОЕ МЕЧЕНИЕ

В последние годы появился ряд работ, связанных с массовым мечением — применением радионуклидов, антибиотиков, введением красителей в организм зверька и др., которые много дали при изучении природных очагов инфекций в лесных биотопах (Кулик и др., 1967; Карасева, Литвин, 1968; Литвин, Прошина, 1971 и др.).

Применение радиоактивных нуклидов (табл. 39, 1). В природных очагах лептоспирозов, где основной носитель инфекции — полевка-экономка, зверькам вводили в пищевод (как это было описано выше) раствор ^{32}P и выпускали их на месте поимки. С помощью ручного радиометра выявляли мочевые точки с нуклидами. Эти точки имитировали распространение возбудителя, который выводится из организма животного вместе с мочой. Таким образом определяли степень обсеменения территории возбудителем. С помощью этого метода была изучена величина контакта зверьков с зараженными точками и, следовательно, вероятность заражения зверьков (Карасева, Литвин, 1968).

Изучение эпизоотических ситуаций в очагах туляремии описаны нами в разделе «Обитатели открытых биотопов».

Введение в организм антибиотиков (табл. 39, 2). Мечение с помощью самомаркировки антибиотиками применяли Г. А. Клевезаль и М. В. Мина (1983) для рыжей полевки, лесной и полевой мышей. Авторы раскладывали прикормку с тетрациклином. Прикормка представляла собой шарики из овсяных хлопьев, в которые добавляли тетрациклин. Для получения 100 шариков брали 120 г сухих овсяных хлопьев, заливали 250 мл крутого кипятка, и после остывания массы в нее добавляли 200 мг хлортетрациклина (2 растолченных в порошок таблетки), тщательно размешивали и разделяли на шарики весом по 3 г, которые окунали в смесь подсолнечного масла, мела и порошка метиленового синего (последнее — для того, чтобы прикормка приобрела голубой цвет, что предотвращает поедание ее насекомыми и птицами). Полученные шарики раскладывали в пойменном лесу вечером на расстоянии 5–15 м один от другого. Утром прикормку убирали. На участке, где была разложена прикормка, проводили отлов плашками, начиная со 2-го дня и по 45-й день.

У пойманных зверьков скальпелем делали надрез между верхними резцами, пинцетом отводили резец вбок и вынимали его. Из резцов делали продольные шлифы, стачивая с одной стороны до обнажения полости пульпы на половине длины зуба. Шлифы исследовали под биноклем или под лупой в ультрафиолетовом свете в темном помещении. Шлифы зубов зверьков, получивших приманку, имели специфическое желтое свечение.

С помощью этого метода авторы установили разницу в подвижности полевой и лесной мышей.

Введение в организм стойких красителей (табл. 39, 3). Способы использования стойких красителей для мечения грызунов были описаны

ранее. У нас в стране различные красители применяли при изучении образа жизни полевки-экономки и рыжей полевки.

Полевке-экономке свойствен очень интенсивный диурез: за сутки зверек выводит от 5 до 57 порций мочи, в среднем 20 (Карасева, 1971). Следовательно, при опытах с введением красителей есть возможность получить много следов окрашенной мочи.

Изучение характера использования этими зверьками индивидуальных участков и степени контакта особей проводилось в Ярославской области (Кулик и др., 1967; Кулик, 1970) и в Ульяновской области (Карасева, неопубликованные данные).

В Ярославской области на пересохшем осоково-кочкарниковом болоте была детально изучена структура участков трех особей полевков — самки и двух самцов, которым был введен раствор трипанового синего, акрихина и эозина. Оказалось, что разные части своих индивидуальных участков в течение 5 дней все полевки посещали неравномерно: на участке самки выделяется небольшая часть, которую она посещала 3–4 раза, другую часть — 2 раза, и, наконец, на периферии (большей части участка) зверек бывал всего 1 раз.

Самцы используют свои участки примерно так же: имеются части, которые зверьки посещают постоянно и оставляют много меток цветной мочи, другие посещают меньше — зверек оставляет следы крашеной мочи лишь на единичных дощечках с фильтровальной бумагой (Кулик, 1970).

Индивидуальные участки полевков по их растительному составу были далеко не однородны. Небольшие понижения, более увлажненные, обычно заросшие стройной осокой, особенно привлекательны для полевков. Видимо, этим и объясняется приверженность полевков к определенным частям участков.

В Ульяновской области, в условиях, аналогичных вышеописанным, была заложена площадка размером в 1,5 га, на которой с помощью многократных отловов полевков-экономок, меченых ампутацией пальцев, были установлены их индивидуальные участки. Из них были выбраны два самца с перекрывающимися участками, один из которых был очень крупным — 58 г, а другой весил всего 28 г. Зверькам были введены под кожу красители: крупному самцу — трипановый синий, маленькому — акрихин. Предварительно были разложены 102 дощечки, завернутые в фильтровальную бумагу, с кусочками моркови на каждой. При проверке в первые сутки оказалось, что территорию, где накладывались участки самцов по данным отлова живоловками, посещал только крупный самец. На второй и третий день наблюдений на этой территории следов этого самца не было совсем, но были следы мелкого самца. Таким образом, они использовали общую территорию в течение трех дней поочередно (рис. 24).

Наблюдая особенности зимней подвижности рыжей полевки в лесостепных дубравах («Лес на Ворскле»), О. В. Петров с соавторами (1978) наряду с другими методами применяли введение животным эозина, следы

которого в моче на снегу были хорошо видны. Они разрезали слой снега, обнажая многоярусную систему подснежных ходов полевков и обнаруживали там яркие пятна эозина. Эти пятна были хорошо видны и на поверхности снега, чаще у отверстий нор.

Проведенные наблюдения показали, что в лесостепных дубравах даже в годы с мягкой зимой и неустойчивым снежным покровом рыжие полевки гораздо больше времени проводили под снегом и в его толще, чем на его поверхности. Перемещения по снегу обычно не превышали нескольких метров, очень редко — до 20 м. Наиболее интенсивной подснежная деятельность полевков оказалась в старой части дубравы. Подснежные траншеи бывают многоярусными, нижние — более широкие, проходят по поверхности почвы, где зверьки добывают свой корм.

Второй вариант метода — введение стойких красителей животным в пищеварительный тракт с дальнейшей регистрацией окрашенных фекалий — менее перспективен для изучения мелких лесных зверьков, так как растворы красителей выводятся наружу в основном не с мочой, а с фекалиями, поиск которых в природе затруднителен.

Применение механических маркеров: скармливание приманки с цветными нитями или волокнами (табл. 39, 4.2). Этот метод мечения состоит во введении в пищеварительный тракт с приманкой цветных ниток с последующим отловом зверька, его вскрытием и определением под бинокляром наличия или отсутствия метки в органах пищеварения, а также в кале (Holisova, 1968; Рандольф, 1974). В. Г. Кревер (1987) этим методом изучал роль разнотипных дорог (грунтовых, асфальтированных шоссе и др.) в изоляции друг от друга группировок лесных грызунов на территории Волжско-Камского заповедника. С одной стороны дороги раскладывали приманку, смешанную с цветными нитками, а через 3 дня расставляли ловушки по обеим сторонам дороги. Выяснено, что грызуны (рыжие полевки и желтогорлые мыши) не пересекают асфальтированные шоссе, а переходят только грунтовые дороги. Следовательно, асфальтированные шоссе вызывают территориальную изоляцию отдельных частей популяции этих видов.

Еще один способ мечения — автоматическое окрашивание зверьков различными флуоресцентными красками, баллончики которых закрепляются в живоловках, и животные, задевая за них, самоокрашиваются. Этот метод в России еще не применяли.

По мечению лесной мышовки есть небольшие материалы. И. Л. Кулик и др. (1968) в Кировской области метили зверьков, отловленных в цилиндры, ампутацией пальцев (табл. 38, 1). Там же два зверька были помечены ^{60}Co и за ними вели непрерывные наблюдения (табл. 38, 6.1). Их суточные участки оказались равными 1800–2800 м². Длина их перемещения за сутки равнялась 230–640 м. Зверьки были активны преимущественно ночью. По материалам лаборатории Б. Е. Карулина общая продолжительность их суточной активности равнялась 3 ч 30 мин (Кучерук, Никитина, 1980).

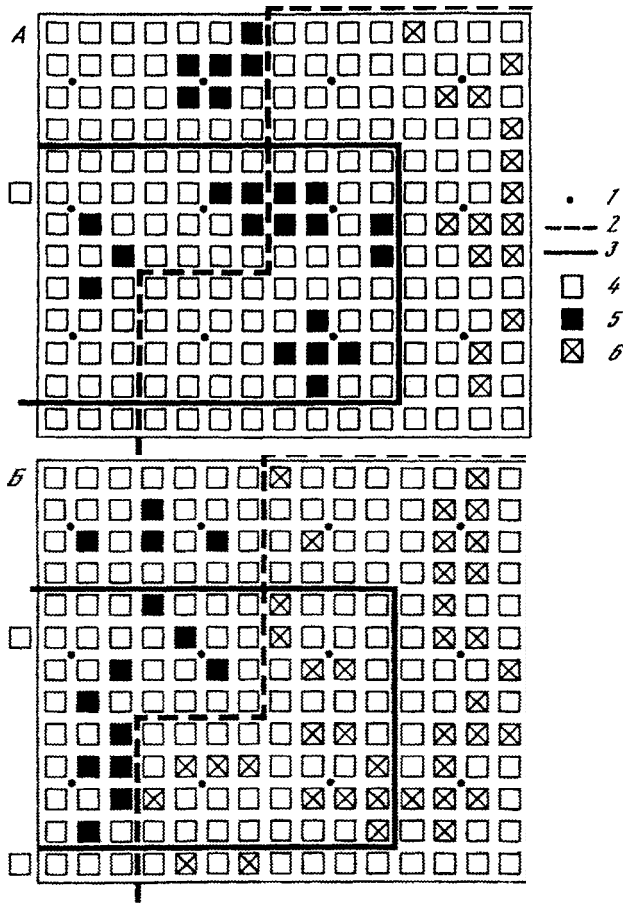


Рис. 24. Определение степени контакта двух самцов полевок-экономок по результатам введения стойких красителей: *А* — первый день наблюдений, *Б* — второй и третий дни наблюдений. 1 — расположение ловушек, 2 — границы части участка крупного самца; 3 — границы части участка мелкого самца (по данным мечения ампутацией пальцев), 4 — расположение дощечек; 5 — следы мечения трипановым синим (крупный самец); 6 — следы мечения акрихином (мелкий самец)

Таким образом, существует много методов мечения лесных грызунов, одни из которых связаны со сложным оборудованием, а другие, напротив, очень просты и не требуют больших материальных затрат и сложных приспособлений.

Сделано немало работ по сопоставлению результатов мечения, полученных различными методами (Кулик, 1970; Карулин и др., 1976), в которых авторы показывают преимущества мечения радионуклидами перед традиционными методами. Однако надо заметить, что применению сложных методов почти везде предшествуют традиционные. В большинстве случаев прежде всего необходимо выбрать зверька (или зверьков), оседло живущих на данной территории (т. е. провести мечение с помощью ампутации пальцев).

II.2. ЗВЕРЬКИ, ВЕДУЩИЕ ДРЕВЕСНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ

С помощью мечения изучали поведение летяги, белки, сонь и азиатского бурндука.

II.2.1. ЛЕТЯГА

По мечению летяги нам известна единственная работа В. К. Рахилина (1968).

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Мечение ушными кнопками (табл. 38, 3.2). В. К. Рахилин (1968) в Сихотэ-Алиньском заповеднике развешивал искусственные гнездовья на расстоянии 50 м одно от другого. Летяги заселяли их на 46,6 %. Систематически осматривая гнездовья и метя летяг ушными кнопками, автор установил, что размеры участков обитания одной пары летяг в длину колеблются от 100 до 600 м, а в ширину обычно бывают 50 м.

На участке пара имеет от одного до шести постоянно используемых гнездовых, кроме того, до 24 временно посещаемых и до 7 кладовых.

С помощью мечения было установлено также, что на восточных склонах Сихотэ-Алиня летяги приносят за лето два помета. Молодые первого помета остаются с самкой до рождения второго. Молодые второго помета зимуют в одном гнездовье с родителями.

II.2.2. ОБЫКНОВЕННАЯ БЕЛКА

Обыкновенная белка является территориальным животным, но в отличие от большинства грызунов способна на дальние миграции, связанные с неурожаем основного корма в районе обитания (Формозов, 1936; Кирис, 1956). Эта биологическая особенность вида привлекла многих исследований к наблюдению за перемещениями и характером использования территории с помощью разных способов мечения. Работы шли в двух направлениях: изучение дальних перемещений — миграций белки и характер использования территории оседлыми особями.

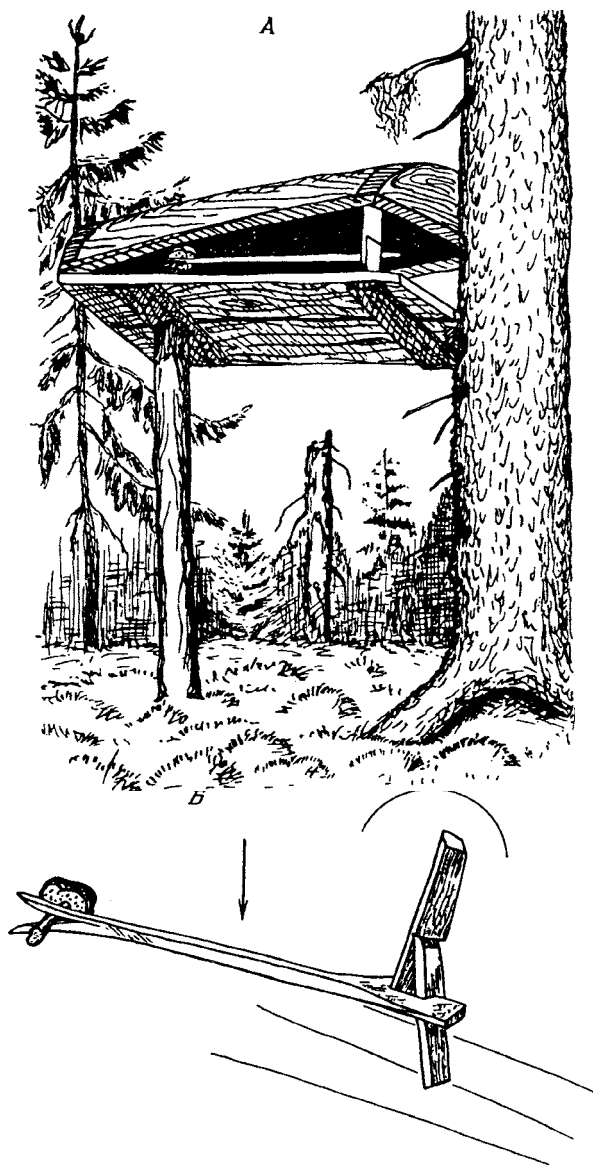


Рис. 25. Ловушка-долбленка (цит. по: Сокольский, 1989):
А — общий вид; Б — спусковой механизм

Впервые у нас в стране Ю. А. Салмин (1938) в Сихотэ-Алиньском заповеднике пометил кольцами 27 белок и через полгода получил один возврат с расстояния 400–450 км. По данным В. С. Покровского (1959) с 1925 по 1955 г. в СССР была окольцована 361 белка. Фундаментальные исследования по изучению миграций белок проведены в Печеро-Ильчском заповеднике С. М. Сокольским с соавторами (Сокольский, Кудрявцева, 1980; Млекопитающие..., 2004). В последние годы появился ряд других публикаций по мечению белки (Богодяж, 1983; Куликов, Мухин, 1980, 1988; Агафонов, 1980). Есть наблюдения с применением телеметрии (Онугфрениа и др., 1983), а также с использованием методики регистрации окрашенной мочи (Богодяж, 1986).

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Мечение ушными кнопками (табл. 38, 3.2) и птичьими кольцами (табл. 38, 3.1). Зверьков обычно ловят плашками-долбленками (рис. 25), которые расставляют на земле на расстоянии 30–40 м друг от друга или 100 м; иногда ловушки укрепляют на ветках деревьев (Сокольский, Кудрявцева, 1980; Млекопитающие..., 2004). Ловушки наживляют приманкой — свежими грибами или горсткой кедровых орехов. Кроме того, белок ловят петлей из жилки или медной проволоки сечением 0,6–0,9 мм, укрепленной на конце длинного удилица; этот способ можно применять в сфагновом сосняке, молодом березняке и в других местах с невысокими деревьями (Сокольский, 1964).

Можно ловить белок, плывущих по воде. Во время расселения белки часто переплывают реки, и в это время с лодки их вылавливают скачком или даже руками.

Вот как описывают способ изъятия пойманной белки из ловушки С. М. Сокольский и Э. Н. Кудрявцева (1980). Увидев закрытую ловушку, надо слегка приподнять ее и убедиться в том, что белка попалась. Затем подсунуть прочный холщевый мешок под низ ловушки и натянуть его до 1/3–1/4 длины ловушки. При этом обычно зверек сразу перескакивает в мешок. Однако иногда попадают такие белки, которые упорно сидят в ловушке. Тогда надо слегка приподнять ловушку и дунуть на белку. Когда белка окажется в мешке, его надо быстро перехватить за горловину и снять с ловушки. Для осмотра белку берут через мешок большим и указательными пальцами за кожу на голове. Головой белку нужно развернуть в противоположную сторону от горловины мешка. Держа таким образом белку в руке, осматривают состояние ее гениталий и сосков. У самок рожавших, соски маленькие, но заметные. У молодых, ни разу не рожавших самок соски почти не видны. У взрослых самцов с весны до середины лета хорошо заметна мошонка, кожа на ней темная, шерсть частично выпала. У молодых самцов мошонка почти не видна.

У перезимовавших белок шерсть на хвосте грубая, редкая, с серым оттенком, у молодых — нежная и шелковистая. Но это отличие заметно только до середины лета, а к осени хвосты молодых и взрослых становятся

ся одинаковыми. Молодые белки до 3,5–4-месячного возраста по весу и поведению хорошо отличаются от взрослых. К осени эти различия нивелируются и прибылых особей от перезимовавших можно отличить лишь по состоянию гениталий.

Метят белку следующим образом. В мешке ее отжимают в угол, направляя головой к специально сделанному в мешке разрезу по размеру уха. Через это отверстие вытаскивают ухо (у самца правое, у самки левое), делают скальпелем в ухе прорезь и вдевают предварительно согнутую в колечко алюминиевую стандартную метку серии Б или В. Провед пластинку в отверстие, замыкают «замочек», иначе пластинка разогнется и выпадает из уха. Пометив белку, ее пересаживают в маленький мешочек, взвешивают и отпускают на месте поимки. При повторных попаданиях и осмотре меток надо учитывать, предупреждают С. М. Сокольский и Э. Н. Кудрявцева (1980), что молодые белки в гнезде сгрызают друг у друга метки. Иногда сгрызают метки и взрослые белки, или теряют метки, разрывая ухо.

Ловушки обычно ставят и кольцуют белок с мая по октябрь. Проверяют ловушки один раз в сутки, а когда появляются молодые бельчата, два раза.

Для получения полноценных материалов по мечению белки необходимо широко оповестить местных охотников: объявить награду за доставку помеченных белок. О дальних перемещениях сведения получают из Центра кольцевания РАН.

Большинство исследователей пришли к заключению, что популяции белок, с которыми они работали, весьма консервативны в использовании территории. Так, А. Н. Куликов и А. Г. Мухин (1980, 1988), работавшие на западных склонах Сихотэ-Алиня, указывают, что за 4 года наблюдений 92,3 % всех помеченных белок перемещались не более, чем на 500 м. Только у 8 особей зарегистрированы передвижения до 1500 м. В Восточных Саянах 6,7 % меченых белок можно считать мигрантами, остальные ввели оседлый образ жизни.

С. М. Сокольский и Э. Н. Кудрявцева (1980) величину и форму участков определяли следующим образом: на плане в масштабе 1 : 2000 они наносили все точки отлова и обводили их кружками, радиус которых равнялся половине расстояния до ближайшей ловушки, затем эти кружки соединяли по внешним касательным и площадь получившейся фигуры измеряли планиметром.

Индивидуальные участки белок, как это типично для всех грызунов и других животных, различны по своим размерам у зверьков разного пола и возраста, в основном размеры участков белок колеблются от 0,6 до 3,25 га. Примерно на такие же размеры указывает О. М. Богодяж (1980, 1983) для хвойно-смешанных лесов Ленинградской области; участок взрослых самцов во время гона бывает 3–4 га, а в остальное время — 1,7 га, средний размер участка обитания взрослой самки 1 га, в период лактации он уменьшается до 0,4 га. В это время участки самок всегда изолированы, а

границы их активно охраняются. Участок самца часто перекрывает несколько участков самок.

Весьма интересны наблюдения за помеченными птичьими кольцами молодыми белками в Псковской и Ленинградской областях (Богодяж, 1983). Этим методом было установлено, что расселение молодняка имеет два пика: в июле–августе и в октябре; оно не зависит от плотности населения белок и кормности их участков. На месте остаются единичные особи молодых, преимущественно самки. Бельчата даже из одного выводка отличаются не только по размерам и весу, но и по двигательной активности и срокам выхода из гнезда. Авторы по последнему показателю делят бельчат на три группы. В первую входят в основном самцы. Они первыми выходят из гнезда, обычно в возрасте 60 дней, значительно подвижнее других бельчат этого возраста — проходят за день 3–5 км. Эти наиболее активные бельчата расселяются по чужой территории, стараясь избегать встреч с другими белками; при этом они придерживаются строго определенного направления.

Во вторую группу бельчат входят и самцы, и самки. Они расселяются в более позднем возрасте — старше 70 дней. Им свойственны при расселении хаотические передвижения с частыми возвратами назад. Они гораздо менее подвижны, чем бельчата первой группы: проходят за день от 100 м до 1 км.

Третья группа бельчат дольше всех находится в гнезде. К расселению они приступают в возрасте не менее 80–90 дней. К этой группе, в основном, относятся самки. Их часто можно обнаружить через месяц или два после начала расселения всего в 100–800 м от места рождения.

Наблюдения С. М. Сокольского и Э. Н. Кудрявцевой (1980) показали, что максимальные перемещения мигрирующих белок равны 400–500 км. В один и тот же год белки могут передвигаться в разных направлениях, но подавляющая часть мигрантов (60–80 %) придерживается одного направления. Так, например, на север двигались, переплывая реки Печору и Илыч, 78 % белок, на юг — 39 % (рис. 26).

Разная степень миграционной активности, по-видимому, заложена в онтогенезе и отражает разнокачественность поведения молодняка белки (Богодяж, 1983). Впоследствии эта разнокачественность приводит к тому, что за равное число дней одни мигрирующие белки проходят 500 км, другие — 70 км, а третьи — всего 200 м.

Вероятно, сам процесс расселения возник как механизм, препятствующий инбридингу, с одной стороны, а с другой — увеличивающий способность вида к заселению мест с более благоприятными условиями существования.

Наиболее объёмные материалы по мечению белок птичьими кольцами получены в Печоро-Илычском заповеднике (Млекопитающие..., 2004). За 31 год здесь было помечено более 5 тысяч этих грызунов, что позволило подробно изучить разные стороны их экологии и в том числе — демографическую структуру популяций в равнинных и предгорных частях

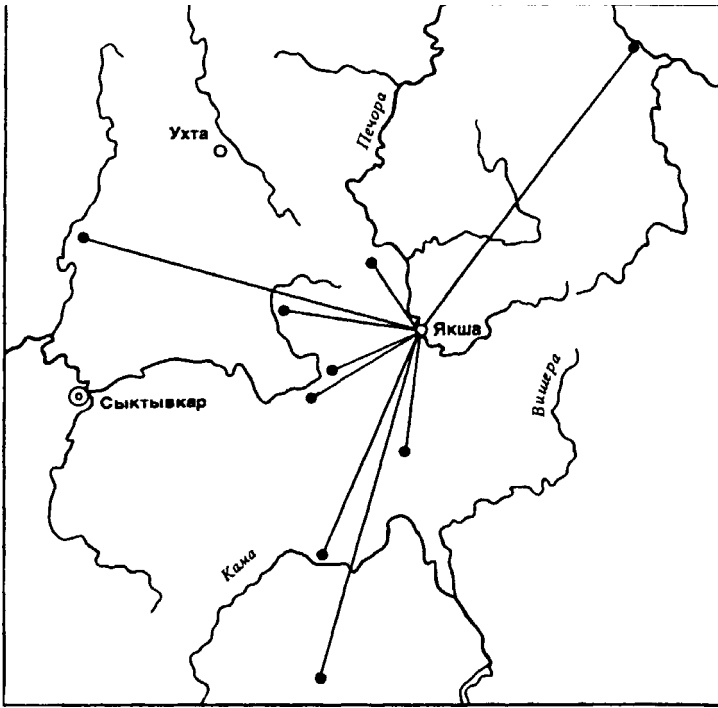


Рис. 26. Перемещения белки по данным мечения (цит. по: Сокольский, Кудряшов, 1980): места добычи (отмечены кружками) белок соединены линиями с местами мечения

заповедника. С. М. Сокольский и Э.Н. Кудрявцева (1980) приводят данные по продолжительности жизни белок, определённую в ходе мечения на площадках по самому длинному отрезку времени. Предельный возраст оседлых зверьков не превышает 5,3 года на равнине и 4,5 — в предгорьях. Жизнь белок-мигрантов оказалась на 35–55 % короче. При этом даже в оседлой части популяции 85–90 % особей не доживает до 3 лет. Наибольшая смертность прибывших зверьков в период расселения наблюдается в предгорных районах.

Мечение цветными ошейниками и воротничками с номерами (табл. 38, 3.4). Воротнички — цветные пластмассовые ошейники — с помощью карбокситовой смолы укрепляются на шее белки. Этот способ мечения помогает проводить визуальные наблюдения за поведением белок. Так, О. М. Богодяж (1980) проследила, как молодые расселяющиеся белки, попав на чужой участок, избегают встреч с белками-аборигенами, а если видят их, то прижимаются к земле и прикладывают уши.

Применение радиотелеметрии. Ошейники и воротнички (табл. 38, 5.2). Передатчик укрепляют на животном в виде ошейника или воротничка весом 8–9 г; иногда на ошейник наносят флуоресцирующий состав, что позволяет вести и визуальные наблюдения (Онуфрения и др., 1983).

Передатчик и 3 аккумулятора (залитые эпоксидной смолой) прикрепляют к металлическому ошейнику и надевают зверьку на шею. Сигнал принимают с помощью переносного высокочувствительного приемника с направляющей антенной, радиус действия которого не превышает 200 м. Длительность работы аккумуляторов — 12–18 дней. Белок прикармливают и отлавливают в ловушки при необходимости замены аккумуляторов.

Метод использовали в Окском заповеднике (Онуфрения и др., 1983). Установлено, что в осенне-зимний период суточная активность у белок очень небольшая и зависит от характера пищи. Молодые белки, которые кормились только семенами сосны, находились вне убежищ в среднем 7 ч 5 мин, а взрослые — 6 ч 45 мин. Зверьки, кормившиеся не только семенами сосны, но и желудями, насыщались быстрее — молодые особи находились вне гнезда 4 ч 50 мин, а взрослые — 3 ч 55 мин.

Летом (в июле) активность белок была совершенно иной. Например, молодая самка (сеголетка) находилась вне убежища почти все светлое время суток и большую часть времени кормилась, делая перерывы по 2–3 ч, во время которых неподвижно сидела на дереве.

По данным А. С. Онуфрения с соавторами (1983) суточная активность носила однофазный характер, вопреки общепринятому мнению о двухфазной активности (Богодяж, 1982 и др.). За весь период наблюдений только в 4,5 % случаев были зарегистрированы повторные выходы белок из гнезда. Но разные особи выходят из гнезда не в одно и то же время: одни активны с восхода солнца, другие несколько позже. При помощи этой методики выявлены размеры индивидуальных участков. Белки, жившие в чистых сосняках и, следовательно, кормившиеся только семенами сосны, имели следующие размеры индивидуальных участков: молодые — 2,4 га; взрослые — 6,6 га. Белки, участки которых располагались на границах сосняка и лиственного леса, были более подвижны, потому что они отыскивали желуди под снегом, а значит, передвигались не только по верху, но и по земле, в среднем за сутки в осенне-зимний период они проходили 610–690 м (и в том числе по снегу 350–480 м). Их участки были значительно больше.

При изучении перемещений североамериканской красной белки (*Tamiasciurus hudsonicus* Erxleben) особей снабжали ошейниками с радиопередатчиками, переносили на разные расстояния от их индивидуальных участков и следили с помощью радиометра за их передвижениями. В большинстве случаев белки возвращались на свои участки (Bovet, 1990).

МАССОВОЕ МЕЧЕНИЕ

Введение в организм стойких красителей (табл. 39, 3). Предварительно метод был апробирован на белках, содержащихся в неволе (Богодяж,

1986). Испытывали водорастворимые красители — эозин, трипановый синий, акрихин и конго-рот. Опыты показали, что наиболее эффективны 5–10 % растворы трипанового синего и эозина. Смешивание растворов красителей с вазелиновым маслом продлевало срок выведения его с мочой до 8–12 дней. Затем перешли к мечению в естественных условиях. Зимой на снегу яркие пятна окрашенной мочи были очень хорошо видны.

Сначала с помощью визуальных наблюдений выявляли основные контуры индивидуальных участков белок, далее им вводили по 2 мл раствора красителя. Удалось проследить все перемещения белок, уточнить размеры участков и избирательность посещений кормовых точек, длину суточного хода. Разные красители, введенные отдельным зверькам, давали возможность определить характер поведения белок на пограничных территориях. Применение этой методики ограничивают длительные снегопады и оттепели.

Таким образом, при мечении белок применялись разные методы, но чаще всего белок метят ушными кнопками с повторным выловом меченых зверьков. Этот метод очень эффективен, поскольку есть вероятность, что если меченая белка попадает в руки охотника, то метка будет возвращена.

II.2.3. Сони

По степени привязанности к обитанию на деревьях сони занимают промежуточное положение между белкой и бурундуком. С помощью мечения изучал орешниковую соню Г. Н. Лихачев, в значительно меньшей степени работали с лесной соней и полчком.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Мечение птичьими кольцами (табл. 38, 3.7). Изучению территориального размещения орешниковой сони, изменению ее веса по сезонам года и другим вопросам экологии вида с помощью мечения посвящено несколько исследований Г. Н. Лихачева (1967 а–в). Автор работал в Тульской области (заповедник «Тульские засеки») и в Московской области (Приокско-Тerrasный заповедник). На обеих территориях были развешены на расстоянии 50 м друг от друга линиями вдоль просек искусственные гнездовья для птиц-дуплогнезднеиков, которые охотно заселяла и орешниковая соня. Гнездовья были пронумерованы. В них отлавливали зверьков, метили их, регистрировали уже помеченных.

Сонь метили самыми мелкими птичьими кольцами, от которых отрезали слово «Mosca» и надевали на заднюю лапку выше пятки. При мечении орешниковой сони такие укороченные колечки можно надевать только взрослым зверькам (массой не менее 11–13 г). Более мелких молодых сонь приходилось метить ампутацией пальцев, при этом надо иметь в виду, что отсутствие пальцев может отрицательно сказаться на способности зверька к лазанию. В тульских дубравах орешниковая соня обычна по всему лесу, но

чаще встречается в молодых и средневозрастных насаждениях с развитым подростком. В мелколиственных лесах южного Подмосковья ее численность значительно меньше. Здесь соя заселяет осиново-березовые молодняки, реже попадает в подростке взрослого лиственного леса; в хвойных лесах не встречается.

Орешниковая соя устраивает на деревьях шарообразные гнезда из листьев и травы (Формозов, 1937). В искусственных гнездовьях-дуплянках зверьки тоже устраивают гнезда, в том числе выводковые. Наблюдения Г. Н. Лихачева за мечеными соями показали, что у самок бывает несколько таких гнезд, они способны перетаскивать еще голых детенышей из одной дуплянки в другую и переводить уже самостоятельно передвигающийся молодняк.

Зверьки консервативны в использовании гнезд, и из года в год одна особь занимает одну и ту же дуплянку или находящуюся по соседству. Для взрослых самок и самцов типично пребывание в разные годы в одном и том же участке леса (рис. 27). Молодым зверькам свойственны значительные перемещения. Основные кочевки происходят осенью. Иногда зверек уходит на расстояние до 1 км, обычно же на несколько сот метров. Интенсивность осенних миграций зависит от численности зверьков: когда она высока, сони передвигаются на большие расстояния. По-видимому, какой-либо направленности в осенних миграциях молодых орешниковых сонь не существует. Они свободно заходят на участки старых особей; враждебности со стороны последних не наблюдается. По данным мечения показано, что летние кочевки взрослых самцов составляют 50–100 м, изредка — 150–200 м. Г. Н. Лихачев сообщает, что он наблюдал в течение 5 лет за одним самцом, который постоянно жил в пределах двух кварталов.

Сони, рожденные в начале лета (и самцы, и самки), составляющие основную массу молодых зверьков, в первую осень жизни совершают, как уже было сказано, значительные миграции, но многие из них остаются зимовать в местах своего рождения. Молодым особям, родившимся во второй половине лета, вообще не свойственны осенние миграции.

Размножаются орешниковые сони, в основном, в возрасте старше 1 года, но некоторые самки приносят приплод в возрасте 4 месяцев. Часть годовалых самок, приносящих помет в июле–августе, до этого — в начале лета (в период спаривания) передвигаются на довольно большие расстояния (300–500 м) в поисках мест постоянного обитания.

Регулярное взвешивание меченых особей показало, что их вес подвержен значительным колебаниям. Большинство молодых перезимовавших самцов выходят из спячки с малым весом, который постепенно возрастает в течение лета и сильно увеличивается в сентябре, когда зверек накапливает жир перед спячкой. У взрослых самцов вес в течение лета мало меняется и даже несколько снижается, но осенью возрастает весьма значительно. В среднем самцы в возрасте 2–4 года весной весят 21 г, а осенью их максимальный вес — 36,7 г. У самок сезонные изменения веса



Рис. 27. Распределение самок орешниковой сони на учетной площадке Приокско-Террасного заповедника летом 1954 г. (цит. по: Лихачев, 1967): 1 — гнездовье; 2 — самки без выводка; 3 — самки с выводком; 4 — кочевки

происходят так же, как и у самцов. Но летом есть изменения, связанные с беременностью; у самок в возрасте 2–4 лет увеличение веса при беременности заметно за 8–9 дней до родов, а у годовалых — за 6–8 дней.

В последующие годы изучением орешниковой сони с помощью мечения занимался в Литве Р. А. Юшкайтис (1988, 1990). Он также периодически отлавливал зверьков в искусственных гнездовьях для птиц. Им показано, какой процент своего веса сони утрачивают во время спячки.

Лесную соню метили птичьими кольцами в Беловежской Пуще (Голодушко, 1959). Лесная соня — обычный зверек заповедника «Беловежская Пуща», охотно заселяет искусственные гнездовья, развешанные через 50 м. Систематически осматривая гнездовья в течение ряда лет (1953–1956) и метя сонь кольцами серии F, установили, что зверьки перемещаются на очень небольшие расстояния. Большинство окольцованных сонь было отловлено не более чем в 150 м от места кольцевания; самый дальний отлов — 900 м. Индивидуальные участки обычно имели радиус 150–300 м. Большинство сонь придерживалось одних и тех же участков в течение всего срока наблюдений (Голодушко, 1959; Голодушко, Подутов, 1961).

В этом же заповеднике при работе одновременно с лесными сонями были проведены небольшие наблюдения за мечеными особями сони-полчек. Показано, что и этот вид сонь передвигается на очень небольшие расстояния 50–100 м (Голодушко, Подутов, 1961).

II.2.4. АЗИАТСКИЙ БУРУНДУК

Мечением этого зверька в России занимались мало, хотя, казалось бы, он по своему поведению вполне подходит для этого: очень доверчив, близко подпускает к себе человека, и, пометив его краской, можно было бы наблюдать особенности его поведения. Впервые азиатского бурундука метил Ф. Р. Штильмарк ампутацией пальцев. Затем метили ушными кнопками или кольцами для птиц (Куликов, Мухин, 1980, 1983). Есть одно упоминание Ф. Р. Штильмарка (1967) о выстригании шерсти на хвостах бурундуков, которое помогало автору при регулярных обходах регистрировать меченых зверьков.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Ампутация пальцев с повторным выловом (табл. 38, 7). Ф. Р. Штильмарк (1967) в центральной части Западного Саяна для отлова бурундуков с целью мечения использовал обычные пружинные живоловки, которые широко употребляют у нас в стране при работе с мелкими грызунами. Их расставляли на двух площадках размером 1 и 12,5 га. Кроме того, ловушки выставляли параллельными линиями через 20–25 м одну от другой при расстоянии между живоловками 10–15 м. Так как обследуемая площадь была невелика, автор не рассчитывал размеры индивидуальных участков зверьков, а ограничивался показателями подвижности, т. е. средним расстоянием между крайними точками поимок (табл. 41).

ТАБЛИЦА 41

Показатели подвижности бурундуков в различные месяцы
(Штильмарк, 1967)

Месяц	Среднее расстояние (м) между крайними точками регистрации меченой особи					
	Взрослые, $n = 58$				Молодые, $n = 31$	
	самцы, $n = 22$		самки, $n = 36$			
	P	P_{\max}	P	P_{\max}	P	P_{\max}
Май	52,3	134,1 (280)	24,1	49,0 (70)	—	—
Июнь	46,2	83,2 (160)	24,9	47,8 (60)	—	—
Август	58,9	140,7 (300)	39,5	112,3 (210)	72,1	149,8 (290)

P — среднее расстояние между точками последовательных встреч;

P_{\max} — среднее расстояние между крайними точками ловов (в скобках — наибольшие величины).

С помощью этого метода выяснено, что бурундуки весьма консервативны в использовании территории. Взрослые зверьки даже в мае, пока еще не кончился гон, перемещаются обычно всего на несколько десятков метров. Летом они еще менее подвижны. Подвижность увеличивается лишь в августе, в период запасаения кормов на зиму. Осенью, после окончания заготовок, бурундуки не отходят далеко от нор. Молодые плохо идут в ловушки.

Систематические наблюдения с помощью мечения позволили получить данные о возрастном составе популяции бурундуков. Автор исследовал серию черепов (289) и получил с помощью мечения черепа-эталонны зверьков точно известного возраста.

За два года наблюдений соотношение возрастных групп не было одинаковым. В 1962 г. было значительно больше зверьков, переживших 2 зимы, чем в 1961 г.

Мечение наружными метками (ушные кнопки) (табл. 38, 3.2). А. Н. Куликов и А. Г. Мухин (1980) на западных склонах Сихотэ-Алиня метили бурундуков одновременно с белками ушными кнопками. Зверьков ловили на постоянной линии длиной 5 км, где было расставлено 120 живоловок. Эти исследователи также получили информацию о небольшой подвижности бурундуков: большинство из них перемещалось не более чем на 80 м, и только отдельные особи за год прошли от 844 м до 1438 м. Эти зоологи с помощью метода мечения показали влияние погодных факторов на активность бурундука. Оказалось, что он менее чувствителен к изменению погоды, чем белка, потому что у бурундука убежище расположено в норе под землей.

III. ОБИТАТЕЛИ ОТКРЫТЫХ БИОТОПОВ

В этом разделе мы рассмотрим особенности мечения обитателей открытых биотопов: полевков, домовый мыши (экзоантропной формы), обыкновенного хомяка, хомячков, сусликов, сурков, песчанок, тушканчиков и обыкновенной слепушонки.

III.1. ЗВЕРЬКИ, ВЕДУЩИЕ НАЗЕМНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ

III.1.1. ПОЛЕВКИ И ДОМОВАЯ МЫШЬ (ЭКЗОАНТРОПНАЯ ФОРМА)

Впервые зверьков надвида обыкновенной полевки¹ и домовую мышь экзоантропной формы метили птичьими кольцами В. В. Раевский (1934) и Б. К. Фенюк с сотрудниками (Фенюк, Шейкина, 1938; Фенюк, 1950). Затем этих грызунов, а также узкочерепную и общественную полевков изучали с помощью ампутации пальцев. В последние годы применяли антибиотики и радиоактивные нуклиды.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Ампутация пальцев с повторным выловом (табл. 38, 1). При отлове грызунов открытых биотопов для мечения можно применять все типы живоловок, описанные в разделе «Обитатели лесных (закрытых) биотопов». У нас в стране чаще всего применяют обычные сетчатые живоловки с пружиной, оснащенные «домиками». В связи с тем, что при мечении грызунов открытых биотопов обычно можно обнаружить на площадке все или почти все отверстия их нор, ловушки располагают непосредственно у этих отверстий. Кроме того, ловушки ставят в шахматном порядке, с определенными интервалами. Это дает возможность определять, на какие расстояния от норы перемещается зверек, какие норы он посещает и т. д.

В Ступинском районе Московской области было тщательно обследовано клеверное поле (5 га), и все норы надвида обыкновенной полевки закартированы на плане в масштабе 1 : 100. Ловушки были расставлены непосредственно у отверстий нор. Обнаружено, что зверьки летом очень консервативны в использовании территории, и, хотя они постоянно меняют норы, эти перемещения не превышают 20–30 м в радиусе от норы. Ни в одном случае не было отмечено передвижений полевков из одной части поля в дру-

¹ Впоследствии, когда этот надвид был дифференцирован, метили отдельно собственно обыкновенную полевку и восточноевропейскую полевку (Барановский, Охотский, 1988).

гую (Карасева, Кучерук, 1954). Аналогичные наблюдения за общественной полевкой проводил М. В. Касаткин (1990) в Дагестане, также расставляя ловушки у отверстий нор.

Н. П. Прокопьев (1986), работая с узкочерепной полевкой в долине средней Лены, установил, что от весны к осени размеры участков у перезимовавших самцов увеличивались от 650 м² до 1950 м², а у самок от 200 до 1500 м². Мечение узкочерепных полевков в степной зоне Омской области (Малькова и др., 2004) позволило изучить структуру колоний и степень агрегированности особей на разных фазах цикла динамики численности. Показано, что при численности до 10 экз./га летом и осенью доля мигрантов в 2,7–3,4 раза превышает долю оседлых особей. Установлено, что площадь, занимаемая территориально-семейной группировкой, довольно стабильна и составляет около 600 м². Агрегированность зверьков меняется в зависимости от плотности, будучи вдвое выше в годы пика.

В. С. Кожевников (1986, 1988, 1990) исследовал экологию «обыкновенной полевки» (надвид) на посевах многолетних трав в Краснодарском крае, отлавливая меченых зверьков ловушками Тишлеева. Описаны особенности расселения полевков в разное время года, обнаружены значительные передвижения, зависящие от хода сельскохозяйственных работ. Покос трав и уборка сена вызывали перераспределение зверьков на полях. После покоса некоторые особи были отловлены в 400 м от места мечения, часть полевков (10–15 % населения) не меняли свои индивидуальные участки по 4–5 месяцев. Выявлено три основных периода, когда полевки совершают переселения: 1) ранней весной в период расселения из «стаций переживания» — на 50–450 м; 2) в сентябре в связи с появлением всходов падалицы — на 20–200 м; 3) в ноябре: с полей клевера на озимые посевы пшеницы — на 50–200 м.

С помощью регулярного перекалывания куч соломы и остатков ометов и мечения выловленных зверьков надвида обыкновенной полевки было показано, что они не только концентрируются в этой соломе весной, но в значительном числе остаются там жить в течение всего лета. Полевки используют омет в качестве убежища, а питаются зеленью, не отходя от омета далее 10–20 м. В течение всего срока наблюдений (апрель–август) полевки в соломе интенсивно размножались (Карасева, Кучерук, 1954).

Серия работ по мечению домовых мышей в открытых стациях показала, что пространственная структура их популяций представляет собой систему индивидуальных участков. У самцов они перекрываются, у самок — нет (Тупикова и др., 1956; Лаврова, Наумова, 1955). В летнее время самцы интенсивно посещают участки самок (Хохлова, 1986). Самые маленькие участки у самок с выводками.

Мечение птичьими кольцами (табл. 38, 3.1). Для мечения мелких грызунов употребляют птичьи кольца самых малых размеров. Этот метод целесообразно использовать лишь для решения каких-либо специальных задач. Например, при изучении питания хищных птиц-миофагов рассчитывают на находку колец в погадках.

Применение радиоактивных нуклидов (табл. 38, б). Эта методика была подробно описана нами ранее. Круглосуточное слежение за особями навидя обыкновенной полевки мечеными ^{60}Co выявило характер их перемещений в ометах (Карулин и др., 1974; Охотский, 1975; Охотский и др., 1977), особенности использования индивидуального участка (Никитина и др., 1972), зависимость цикла суточной активности полевок от погодных условий (Никитина и др., 1972; Карулин и др., 1974). Впоследствии были изучены особенности использования территории видами-двойниками — обыкновенной и восточноевропейской полевками в местах совместного обитания; выяснено, что эти близкие виды используют территорию различно (Барановский, Охотский, 1988).

При помощи радиоактивных нуклидов установлено, что домовые мыши (экзоантропной формы) отличаются пластичностью поведения; это выражается в том, что при умеренной температуре воздуха зверьки активны не только ночью, но и днем, а при высокой температуре их активность строго ночная: суточные участки имеют размеры 1130–2230 м², в течение суток мыши обегают участок от 2 до 13 раз, проходя от 0,5 до 2 км (Никитина и др., 1976).

Этим методом изучена также роль грызунов в прокормлении эктопаразитов (Новокрещенова, 1968).

МАССОВОЕ МЕЧЕНИЕ

Применение радиоактивных нуклидов (табл. 39, 1.2). Этот метод подробно описан ранее (раздел II.1.1). С целью моделирования путей передачи туляремийного микроба в стогах и ометах применяли радиоактивный фосфор ^{32}P , который имитировал возбудителя. Его вводили обыкновенным полевкам, отловленным в ометах, и далее легко обнаруживали у носителей (полевок, которые поедали трупы меченых зверьков), переносчиков (членистоногих, получающих маркер с кровью полевок) и на субстрате (куда маркер попадал вместе с калом и мочой зверьков) (Охотский и др., 1977; Литвин и др., 1980).

Введение в организм антибиотиков (табл. 39, 2). В России этот метод применяли при мечении зверьков открытых биотопов — обыкновенной и восточноевропейской полевок — Т. Е. Гладкина и В. С. Кожевников (1986). При этом определена оптимальная доза тетрациклина — 20–25 мг; при больших дозировках зверьки погибали. Авторы считают, что у полевок чувствительность к тетрациклину выше, чем у полевой мыши.

III.1.2. ОБЫКНОВЕННЫЙ ХОМЯК

Мечением обыкновенного хомяка впервые занималась Е. В. Карасева (1962).

Ампутация пальцев с повторным выловом (табл. 38, 1). Обыкновенный хомяк очень хорошо попадает в ловушку, но при этом прилагает

все усилия для того, чтобы выйти из нее. Этот очень активный, смелый и сильный зверек открывает дверцу, разгрызает деревянные стенки и т. д. При мечении хомяков применяют ловушки разной конструкции: деревянные зайцевские ящичного типа с подвижным вторым дном, соединяющимся с дверкой, а также обычные пружинные живоловки увеличенного размера. Хомяки одинаково хорошо идут как в металлические, так и в деревянные ловушки, но деревянные они быстро прогрызают и уходят, поэтому их надо часто проверять. Наиболее эффективными оказались металлические ловушки с падающей дверкой, которая настораживается на подвижном коромысле, соединенном с подвижным полом (рис. 28). Для отлова хомяков дверку целесообразно утяжелить свинцовым грузом. В дверке проделаны небольшие отверстия, в которые входят концы подвижного коромысла. Благодаря этому приспособлению попавшийся хомяк не может изнутри приподнять дверцу, он сам себя запирает, нажимая собственным весом на доньшко, соединенное с коромыслом. Для того чтобы ловушка работала безотказно, пазы, по которым ходят дверки, надо регулярно смазывать маслом. В качестве приманки используют морковь и черный хлеб с подсолнечным маслом. Весной хомяки лучше ловятся на хлеб, когда же появляется молодая морковь, зверьки охотнее берут ее.

Попадаемое хомяков в ловушки во второй половине лета резко понижается в связи с началом запасаения корма. В это время их не привлекает ни подсолнечное масло, ни морковь, но хороший эффект дает мед, которым смазывают кусочки хлеба.

Хомяк селится обычно в густых зарослях кустарников и бурьянистой травянистой растительности, поэтому норы летом искать крайне трудно, но сравнительно легко весной, когда растительность низкорослая. Такой поиск ведут 3–4 человека, идущие цепью. Каждую нору отмечают вешкой и нумерованным кольшком и наносят на план; в результате в течение всего сезона полевой работы можно находить все норы и наблюдать за ними.

Попавшего в ловушку хомяка следует поместить в мешочек, нащупать его голову и схватить пальцами за кожу позади лопаток. Далее освобождают из мешка заднюю часть тела, чтобы определить состояние гениталий и сосков и номер по пальцам конечностей или пометить зверька (Карасева, 1962).

Мы изучали жизнь хомяков в холмисто-увалистых предгорьях Северо-восточного Алтая (Краснокутский район) на площади в 62 га, где систематически облавливали все обнаруженные норы. На части этого участка (26 га) ловушки были расставлены в шахматном порядке. Кроме того, весь опытный участок периодически облавливали ловушками, расставленными с интервалом 20 м линиями на расстоянии 100 м друг от друга. Вокруг опытного участка хомяков ловили капканами и путем раскопки нор. Работа велась в 1957–1959 гг.

Наблюдения за мечеными хомяками показали, что они просыпаются в первой декаде апреля. В апреле же наблюдается активный гон. В это время зверьки выселяются из зимовочных нор на склоны юго-восточной

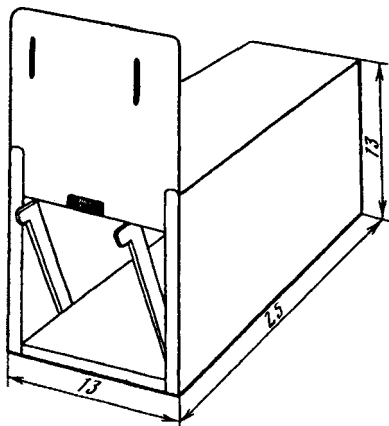


Рис. 28. Ловушка на хомяка.
Размеры в см

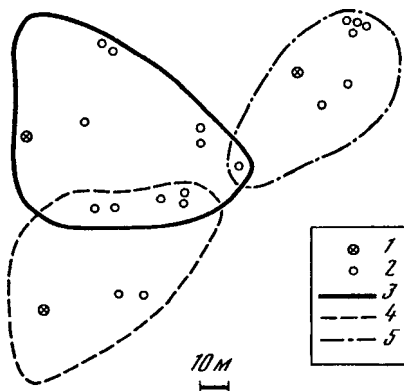


Рис. 29. Использование самками обыкновенного хомяка одних и тех же защитных нор: 1 — выводковая нора; 2 — защитная нора; 3–5 — границы индивидуальных участков

экспозиции, где раньше начинается вегетация. Здесь самки щенятся. В конце июля – августе старые хомяки начинают покидать летние выводковые норы и переселяются с юго-восточных склонов ближе к пахотным полям, где они роют зимовочные, более глубокие и сложно устроенные норы и делают в них запасы, приготавливаясь к зиме. Многие зверьки после зимовки возвращаются обратно на те места, где они жили предшествующим летом (табл. 42, 43). Наиболее консервативны старые самки, которые после зимовки часто возвращаются в те места, где они шенились в предшествующем году. Выводковые норы разных самок могут находиться близко друг от друга, и при этом несколько самок используют одни и те же защитные норы (рис. 29). Поэтому вряд ли справедливо высказывание Н. М. Дукельской и В. И. Степанова (1932) о том, что жилые норы хомяков всегда расположены на большом расстоянии друг от друга, поскольку эти злобные зверьки избегают близкого соседства.

О размерах индивидуальных участков участвующих в размножении и неполовозрелых самок можно судить на основании данных табл. 44. У беременных самок участки несколько больших размеров, чем у кормящих, так как последние отходят от гнездовой норы только на небольшие расстояния. У молодых зверьков (сеголеток) участки значительно больших размеров. Индивидуальные участки взрослых самцов настолько велики, что мы не имели возможности точно определить их контуры. Однако по нашим данным хорошо видно, что самцы делят между собой территорию,

ТАБЛИЦА 42

Число меченых хомяков,
сохранявшихся на опытном участке в разные годы

Показатели	1957		1958		1959		Всего
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	
<i>Старые</i>							
Помечено заново	84	51	22	18	49	27	251
Сохранились с 1957 г.	—	—	12 (14,2 %)*	16 (31,3 %)	3 (3,5 %)	7 (13,7 %)	—
Сохранились с 1958 г.	—	—	—	—	7 (31,7 %)	9 (50,0 %)	—
<i>Молодые</i>							
Помечено заново	91	85	28	31	—	—	235
Сохранились с 1957 г.	—	—	8 (8,7 %)	14 (16,4 %)	—	2 (2,1 %)	—
Сохранились с 1958 г.	—	—	—	—	3 (10,6 %)	6 (19,3 %)	—
Всего	175	136	70	79	62	51	486

* В скобках указан процент вернувшихся на опытный участок хомяков от числа ранее помеченных.

причем каждый самец посещает только определенную группу самок и никогда не заходит на территорию, посещаемую другим самцом. По ориентировочным данным, полученным для некоторых самцов, площадь индивидуальных участков равнялась 10–12 га. Наибольшее зарегистрированное расстояние, которое прошел самец за 10 дней — 5,5 км, что, вероятно, не является пределом.

После второй щенки во второй половине лета хомяки начинают готовиться к зиме, устраивая зимовочную нору. На какие расстояния от своих выводковых нор уходят хомяки осенью, удалось выяснить только с помощью мечения (табл. 45). Установлено, что старые самки устраивают зимние норы ближе к летним, чем самцы и молодые.

Дифференциация по внешним признакам (табл. 38, 4). Наблюдения за поведением хомяков, дифференцируемых по внешнему виду, проводили с вышки (Карасева, 1962).

Во время гона и в период выращивания самками молодых, хомяки активны круглые сутки. Молодые начинают выходить из нор в первой декаде июля, примерно в месячном возрасте. Круглосуточные наблюдения показали, что старые самки и молодые не отходят днем от норы дальше 40–50 м,

ТАБЛИЦА 43

Число хомяков, вернувшихся после зимовки в свои норы, и хомяков, поселившихся в других норах, расположенных на разных расстояниях от прошлогодней норы (цит. по: Карасева, 1960)

Расстояние между норами, м	Старые		Молодые	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
Одна и та же нора	7	—	—	—
до 100	9	—	2	—
101–200	8	—	—	1
201–500	3	2	5	—
501–1000	1	3	1	1
1001 и более	—	1	—	2

ТАБЛИЦА 44

Размеры индивидуальных участков хомяков (цит. по: Карасева, 1962)

Пол, состояние и возраст хомяков	Число зверьков	Суммарное число ловов	Средняя площадь индивидуального участка, в кв м
Беременные самки	52	257	600
Кормящие самки	43	215	480
Выводки, обитающие вместе с матерью	28	140	425
Молодые самки	18	72	2100
Молодые самцы	16	64	2500

ТАБЛИЦА 45

Расстояние между летними и зимними норами у хомяков разного пола и возраста (цит. по: Карасева, 1962)

Расстояние от зимовочных до летних нор, м	Старые хомяки		Молодые хомяки	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
201–300	2	—	—	—
301–400	4	—	1	2
401–500	3	2	2	1
501–1000	1	1	—	1
1001 — и выше	—	3	1	—

тогда как ночью — на 200–250 м (падают в ловушки на таком расстоянии от своих нор). Обычно первой из норы выходит самка, за ней выбегают молодые. Пасутся молодые около самки, далеко не разбегаясь. Их поведение вне норы отличается от поведения взрослых хомяков тем, что молодые, откусив кусочек растения (чаще всего вегетативные части), не закладывают его тут же на месте в защечные мешки, как это делают взрослые хомяки, а тащат в нору. При приближающейся опасности самки издают предостерегающие звуки, при которых детеныши моментально скрываются в норе.

М. Хамар с соавторами (Namar et al., 1963) метили обыкновенных хомяков, раскладывая возле норы порции приманки, содержащие радионуклид ^{32}P . Затем с помощью счетчика вокруг норы вели поиски радиоактивных экскрементов. По их концентрации авторам удалось определить, какие растительные ассоциации зверьки посещают наиболее часто.

III.1.3. Хомячки

Опыты по мечению серого хомячка впервые проводила Н. В. Тупикова, забайкальского (*Cncetulus pseudogriseus* Orlov et Iskhakova) — В. Е. Соколов с соавторами, барабинского — А. Ю. Телицына и Н. Ю. Феоктистова, мохноногих А. В. Суrows и А. Ю. Телицына.

Хомячков метили ампутацией пальцев с повторным выловом. В последние годы применяли радиотелеметрию.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Ампутация пальцев с повторным выловом (табл. 38, 1). Этим методом установлено, что размеры участков обитания серого хомячка у взрослых самцов достигают 3200 м², их участки значительно (до 50 %) перекрываются. Участки самок меньше — в среднем 2000 м², причем молодые размножающиеся самки чаще обитают на периферии поселения. Перекрывание участков размножающихся самок незначительно, а перекрывание участков самцов и самок обычно (Васильева, Суrows, 1984).

У барабинского хомячка в южной Туве размеры участков обитания у взрослых самок 4600–5100 м², у самцов до 8100 м². Степень перекрывания участков у самцов довольно высока, у самок гораздо ниже (Телицына, Феоктистова, 1990).

При изучении забайкальского хомячка одновременно использовали методы ампутации пальцев и радиотелеметрии (Соколов и др., 1989) (табл. 46). Показано, что индивидуальные участки, выявленные первым методом, примерно вдвое меньше, чем при определении их радиопрослеживанием.

Применение радиотелеметрии (табл. 38, 5.3). В России методом радиотелеметрии изучали особенности экологии и поведения мохноногих хомячков (джунгарского и хомячка Кэмпбелла) во время работы в 1985–1992 гг. американско-советской экспедиции в Туве и в Новосибирской области (Соколов и др., 1989; Суrows, Телицына, 1986; Суrows и др., 1988;

ТАБЛИЦА 46

Площадь участков обитания участвующих в размножении самцов забайкальского хомячка, определенных двумя методами повторных отловов и радиопрослеживания
(цит. по: Соколов и др., 1989)

№ зверька	Метод ампутацией пальцев		Метод радиопрослеживания	
	число отловов	площадь участка, м ²	число пеленгации	площадь участка, м ²
1	6	1800	44	3120
2	11	3038	38	12 054
8	10	2025	43	3150
32	5	1800	5	1500

Телицына и др., 1988; Телицына, 1993; Wynne-Edwards et al., 1990, 1992 и др.). Хомячок Кэмпбелла и джунгарский хомячок — очень близкие виды. В задачи экспедиции входило изучение с помощью мечения степени сходства и различия их экологических и этологических особенностей: соотношение норной и вненорной активности, характер передвижений, особенности кормового, комфортного, исследовательского и маркировочного поведения.

Работу вели по следующей методике. Тщательно обследовали опытную площадку и отмечали все жилые норы хомячков. Затем выставляли около входных отверстий ловушки Шермана, наживленные маленькими мешочками из однослойной марли с семенами подсолнечника, смоченными подсолнечным или арахисовым маслом. Пойманного хомячка взвешивали, определяли репродуктивное состояние и после этого вшивали ему микропередатчик. Размер передатчика 15 × 9 × 7 мм, вес — около 2 г (вместе с батарейкой). После присоединения батарейки (Maxell R 292, После присоединения батарейки (Maxell R 292, время работы — до 55 дней) к передатчику все приспособление заливали воском. Микропередатчики работали в метровом диапазоне.

Вшивание микропередатчика в брюшную полость хомячку проводили под эфирным наркозом или при обездвиживании зверьков кетасетом (Katamine Hydrochloride: 10 мг/мл с 10 % Acepromazine 1 мг/мл) в количестве 1,5 мл на 100 г живого веса инъекцией в брюшную полость. Стерильность не соблюдали. Мышечную стенку брюшины зашивали стежками хирургическим шелком или хирургическими скобками (9 мм длины). В послеоперационный период хомячков держали в тепле до полной адаптации. Затем выпускали точно на месте поимки и начинали следить за его передвижением. Для локации зверьков использовали двухканальный приемник (LL Electronics 150–151 MHz Custom Electronics CE-12) и ручную антенну системы Йагги (У-формы) R 151–3 FB. Сигнал был легко распознаваем

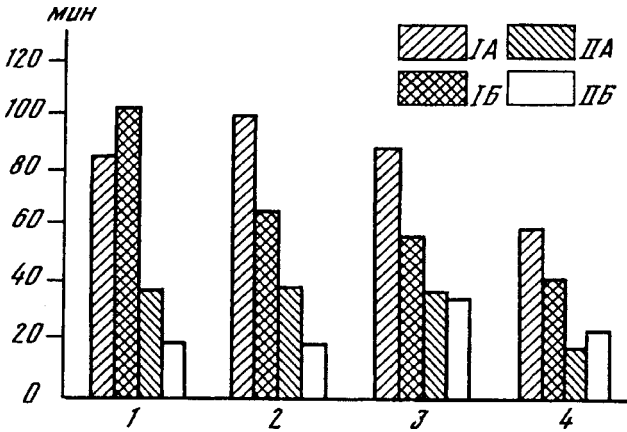


Рис. 30. Средняя продолжительность пребывания вне норы в течение ночи самцов и самок хомячков Кэмпбелла (I) и джунгарского хомячка (II) (цит. по: Телицына, 1993): А — самцы, Б — самки. 1-4 — порядковый номер выхода из норы

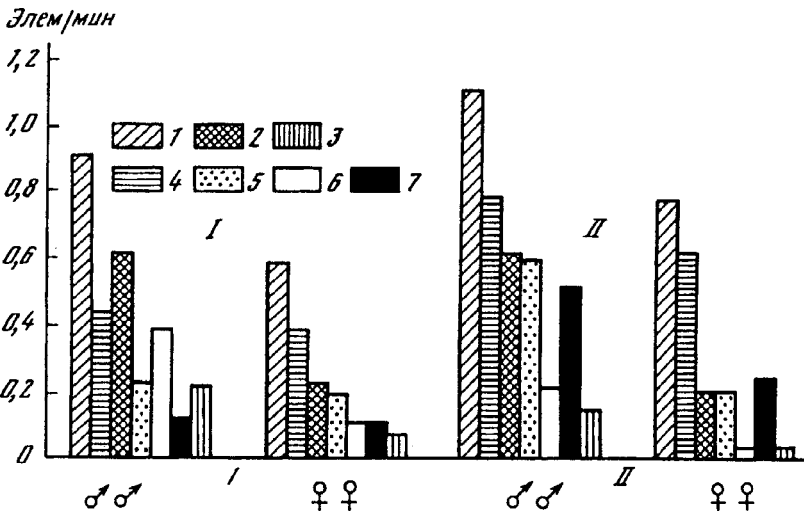


Рис. 31. Частота появления разных форм поведения у самцов и самок хомячка Кэмпбелла (I) и джунгарского хомячка (II) (цит. по: Телицына, 1993): 1 — перемещение; 2 — комфортное; 3 — копание; 4 — кормовое; 5 — исследовательское; 6 — маркировочное; 7 — настороженное

на расстоянии 50–70 м, если хомячок находился на поверхности земли, и 30–50 м, если он был в норе.

Мохноногие хомячки передвигаются медленно, при негустой растительности можно легко идти за хомячком, освещая его карманным электрическим фонариком. Как только зверек исчезал из поля зрения, наблюдатель сейчас же включал приемник и по радиосигналу определял его местонахождение. Наблюдатель фиксировал все формы поведения хомячка и наговаривал информацию на диктофон. Одновременно другой работник, следующий за ним, выставлял цветные флажки по всему маршруту движения зверька. Расположение флажков и результаты наблюдений (по записям на диктофоне) наносили на план местности в масштабе 1 : 10 000, где были обозначены все особенности микрорельефа, границы растительных ассоциаций и все норы хомячков.

Мохноногие хомячки, так же как и другие представители семейства хомяковых, — типичные норники с ночной активностью. В течение темного времени суток они неоднократно покидают норы и появляются на поверхности земли. С помощью радиопрослеживания выяснено, что оба вида изучаемых хомячков выходят из нор обычно 3 раза за ночь (редко 4 или 2). Хомячок Кэмпбелла значительно больше времени проводит на поверхности земли, чем джунгарский (рис. 30). Интересно, что некоторые особи хомячков Кэмпбелла выходят из норы в строго определенное время, и наблюдатели могли прогнозировать их появление с точностью до нескольких минут. Для джунгарского хомячка этого не было отмечено.

Индивидуальные участки у самцов хомячка Кэмпбелла достигают очень больших размеров — 10–13 га, а у самок всего 1–2 га. У джунгарского хомячка и у самцов, и у самок участки гораздо меньше — десятые доли гектара. Возможно, эти видовые различия объясняются особенностями их биотопического распределения. У размножающихся зверьков обоих видов перекрываются участки лишь разнополых особей.

Методом радиопрослеживания детально изучены различные формы поведения хомячков, а именно — кормовое, исследовательское, маркировочное, настороженное, комфортное, а также перемещение и копание. На рис. 31 показана частота проявления разных форм поведения у самцов и самок хомячка Кэмпбелла и джунгарского хомячка. Интересны особенности маркировки территории участков хомячков.

Самцы в большинстве случаев метят территорию брюшной железой, самки чаще и гениталиями. В начале ночи зверек пробегает значительные расстояния и при этом наносит много меток. При маркировке территории хомячок как бы внезапно изгибается всем телом и, прогнувшись, проползает брюшком по субстрату.

Одновременно с увеличением числа маркировок повышается частота проявления комфортного поведения. В большинстве случаев, прежде чем оставлять метку, зверек проводит ряд ритуальных чисток, которые стимулируют выделение секрета желез. Ритуальные чистки заключаются в расчесы-

вании шерсти, при этом хомячок слегка заваливается на бок и интенсивно расчесывает задней лапой среднебрюшную железу. Потом чешет бока (стимулируя боковые железы), умывается (приводя в действие железы, расположенные в углах рта) и после этого метит территорию. Большое значение имеет опушенность подошв (специфический признак рода). При расчесывании шерсти часть секрета задерживается на лапах и затем участвует в маркировке. У самок эта закономерность выражена меньше, так как для маркирования вагинальным секретом не требуется предварительной стимуляции.

Мечение территории большей частью происходит в укрытиях под дерновинками ковыля, кустами караганы, но также нередко и на открытом песке и около входов в норы. Вероятно, расположение меток в укрытиях предохраняет их от дождя и, следовательно, их действие более продолжительно.

В пределах участка обитания метки располагаются неравномерно: они не всегда находятся по границам участка, но иногда локализируются в середине его. Кроме того, хомячки метят места, где сделаны запасы. Самцы хомячка Кэмпбелла часто метят субстрат вокруг рецептивной самки. Около нее в течение часа собирается 2–5 самцов, которые поочередно спариваются с ней. Маркировка территории проявляется и при «купании» хомячка в песке. Там, где есть открытые участки песка, хомячки Кэмпбелла предварительно обнюхивают песок, потом копают, затем хомячок внезапно падает на спину, молниеносно переворачивается несколько раз, встряхивается и бежит дальше. Во время этого «купания» происходит мечение песка. В местах обитания джунгарского хомячка обычно песчаных участков нет, но зверьки часто копают почву у входов в норы, метя при этом выбросы земли.

С помощью радиопрослеживания удалось провести наблюдения за кормовым поведением хомячков. Значительную часть их рациона составляет животная пища, в основном насекомые. Свет карманного фонарика привлекал летающих ночных насекомых. Наблюдали, как хомячки подпрыгивали и ловили на лету моль, затем стряхивали с нее пыльцу и съедали. Хомячок Кэмпбелла, вероятно, что-то почуяв или услышав, внезапно начинал копать землю, выкапывал крупную личинку, откусывал ей голову и высасывал внутренности. Этот процесс сопровождался хрустом и «чавканьем».

Таким образом, с помощью метода радиопрослеживания показана большая общность поведения хомячков джунгарского и Кэмпбелла. В то же время, хомячок Кэмпбелла гораздо более подвижен, его внеоройная активность более продолжительна, а размеры индивидуальных участков значительно больше, чем у джунгарского хомячка. Отмеченные особенности объясняются различными условиями обитания зверьков этих видов (Телицына, 1993).

III.1.4. Суслики

Впервые сусликов метили М. Д. Зверев, Н. И. Калабухов и В. В. Раевский. С помощью разных способов мечения в России и прилегающих странах метили малого, длиннохвостого, краснощекого, рыжевато- и желтого

сусликов. Суслики — достаточно благодарный объект для изучения с помощью мечения. Это зверьки с дневной активностью, светлоокрашенные, на шкурке которых хорошо видна краска маркера. Кроме того, сусликов можно метить и ампутацией пальцев. Они хорошо попадают в ловушки разных систем (Демяшева, донские ловушки и др.). Часто сусликов метят одновременно двумя способами: окраской частей тела и ампутацией пальцев, или окраской и ушными кнопками.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Ампутация пальцев с повторным выловом (табл. 38, 1). В. В. Попов и Д. Б. Веруцкий (1990) изучали изменение интенсивности миграций длиннохвостого суслика при различной его численности. Установлено, что при высокой численности (10 и более зверьков на гектар), суслики перемещаются главным образом из ядра поселения на его периферию, среди мигрантов преобладают молодые и годовалые самцы. При средней численности (5–9 зверьков на 1 га) направление миграций то же, но интенсивность ее меньше. При низкой численности (1–4 зверька на 1 га) резко снижается поток мигрантов из ядра на периферию и возникает подвижность в обратном направлении — с периферии в ядро. При еще более низкой численности поток мигрантов из ядра прекращается.

Мечение наружными метками (табл. 38, 3.4). Характер использования территории желтым сусликом изучал А. Д. Миронов (1988). Автор применил оригинальную методику — отловленных зверьков он метил ошейниками с цветными лентами. Установлено, что в районе наблюдений (Каракумы, Ташаузская обл.) численность сусликов небольшая (0,3 особи на 1 га), размеры участка обитания 2–5 га, в пределах участка суслик использует 30–40 нор.

О характере использования территории рыжеватым сусликом на Среднем Урале интересные данные получил Е. С. Некрасов (1982). В период низкой численности (0,2 особи на 1 га) индивидуальные участки самцов — 3,7–6 га, а самок — 1,6 га. При более высокой численности (1–3 особи на 1 га) индивидуальные участки соответственно равны 0,78 и 0,64 га.

Окрашивание шерсти на разных участках тела (табл. 38, 4). При окрашивании шерсти сусликов чаще всего используют черный урзол Д с резорцином, реже красный хризоидин, который держится около одного месяца. Прежде чем наносить краску, то место, на которое она будет нанесена, протирают спиртом, а раствор краски нагревают до 70–80° С.

Окраску делают по определенной системе, которая позволяет на расстоянии определить номер зверька. К сожалению, авторы обычно не указывают принцип этой нумерации. Например, А. Н. Солдатова (1964) сообщает лишь о том, что она на отдельные участки мехового покрова наносила стойкими красителями различные узоры, что помогало ей распознавать отдельные особи.

Методика мечения, использованная при работе с американской чернохвостой луговой собачкой (*Synomys ludovicinus* Ord), подробно описана в работе Хугланда (Hoogland, 1994). Он применял черный краситель нианзол Д. Порошок краски растворяется в 2 мл теплой дистиллированной воды приблизительно с равным количеством 6 %-й перекиси водорода. Нианзол Д при первом нанесении дает окраску рыжего цвета, затем в течение 5 мин в теплом помещении (не менее +15° С) чернеет. При температуре ниже +15° требуется 20 мин, при этом цвет получается не черным, а темно-серым. Все манипуляции с луговыми собачками проводили в специальном квадратном ящике со стороной 2 м, что дает ряд преимуществ: создается защита от ветра и, следовательно, внутри него теплее, что важно, как уже было сказано, для проявления краски. Если погода холодная, ящик вносят в помещение. Употребление ящика дает еще и то преимущество, что зверьки при манипуляциях с ними не могут убежать. Внутри ящика зверька выталкивали из живоловки в брезентовый мешок с молнией, взвешивали, определяли состояние гениталий, очесывали, собирая эктопаразитов, и красили. Работа проводилась вдвоем: один сотрудник держал луговую собачку за шкурку позади лопаток, другой расстегивал молнию на широкой стороне мешка и брал зверька за задние ноги левой рукой, правая оставалась свободной для очеса и нанесения краски. Маркируя зверьков, краской писал цифры на боках, причем номера до 50 давались самкам, а после 50 — самцам. Кроме того зверьков метили ушными кнопками. Для этого открывали узкий конец мешка настолько, чтобы могла пройти голова зверька, и вставляли кнопку.

Наблюдения за мечеными сусликами удобно проводить с переносной вышки высотой 1,5–2 м. Зверьки обычно не обращают внимания на того, кто на ней сидит. Наблюдатель смотрит в бинокль и отмечает все перемещения зверьков, в том числе заходы в норы, расположение которых должно быть предварительно закартировано, а норы перенумерованы.

У нас в стране использование территории малым сусликом изучали Н. И. Калабухов и Раевский (1933, 1935), а вслед за ними Н. Б. Бируля (1941) и С. Н. Варшавский (1954). Они описали участки обитания сусликов и характер их использования.

Надо упомянуть, что С. Н. Варшавский (1954), проводя визуальные наблюдения за сусликами, не метил их, а различал по естественным индивидуальным признакам.

А. Н. Солдатова (1962, 1964), наблюдая за мечеными малыми сусликами, показала, что в пределах участка зверек периодически перемещается из одной норы в другую. Характер использования территории заметно изменяется в разные периоды его жизни. Значительно изменяются и формы поведения зверьков, в частности степень охраны границ участка, интенсивность контактов, расселение молодых. Заметное влияние на характер использования территории оказывает плотность популяции. Максимальная величина передвижений сусликов при средней численности не

превышает 300 м, но подавляющее большинство зверьков уходит от норы не более чем на 100 м.

А. И. Шилов (1982) путем визуальных наблюдений за длиннохвостыми сусликами, покрашенными урзолом Д, установил, что в первые дни после выхода на поверхность молодые зверьки не контактируют друг с другом, но уже в конце первой недели они начинают играть. Постепенно количество игровых контактов растет, достигает максимума и затем прекращается, на смену им приходят агрессивные контакты, максимальное количество которых наблюдается перед расселением молодых. К концу расселения агрессивные контакты исчезают.

В Кызылкумах вели визуальные наблюдения за использованием убежищ желтыми сусликами, которых не метили, а различали по внешнему виду (Бокштейн и др., 1989). Были установлены границы участков обитания особей и сезонные изменения их размеров. Самыми маленькими они оказались перед залеганием сусликов в спячку.

МАССОВОЕ МЕЧЕНИЕ

Применение радиоактивных нуклидов (табл. 39, 7). Методика заключается во введении в организм зверька радионуклидов и дальнейшее тропление его, т. е. поиск точек выделения меченой мочи с помощью ручного радиометра (Ефимов и др., 1990). Этим методом обнаружено, что малые суслики, живущие вблизи стоянки животноводов, активно используют прикошарные и приколодезные понижения, где находятся пятна мезофильной растительности. Выяснено, что участок особи состоит из территории вокруг норы и мест кормежки на мезофильном пятне, при этом удаленность отдельной особи от нор до мест кормежки достигает 150 м и более. Образно говоря, используемая сусликом территория имеет гантелевидную форму, длинная ось которой направлена в сторону мезофильных пятен. Суслики, норы которых находятся рядом с мезофильным пятном, перемещаются во всех направлениях не более чем на 2–5 м.

III.1.5. СУРКИ

Особенности использования территории, подвижности и других форм поведения сурков (в основном серого) изучали с помощью различных методов мечения. Впервые этим занимались С. А. Берендяев, Д. И. Бибилов, Н. А. Куликова и др. Есть также некоторые данные по результатам наблюдений за мечеными особями красного сурка, собранные В. А. Кизиловым и С. А. Берендяевым (Бибилов, 1980).

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Мечение ушными кнопками (табл. 38, 3.2). При мечении сурков их отлавливают дуговыми капканами № 3, а молодых иногда добывают рука-

ми. Чтобы уменьшить число травмированных особей, на дуги капканов надевают разрезанный резиновый шланг, смягчающий силу удара. Однако сурки получают повреждения не столько от удара, сколько от того, что попав в капкан, они сильно крутятся, грызут лапу, зажатую капканом, и часто вывихивают или ломают ее, так что примерно половина меченых сурков обычно имеет травмы, поэтому необходимо чаще проверять капканы. Д. И. Бибиков (1980) пишет, что при повторных отловах следы травм в виде неправильно сросшихся костей и культы регистрируются постоянно. Однако автор полагает, что эти травмы не нарушают образа жизни зверьков, так как он дважды отмечал выводки у самки, потерявшей ногу. Несмотря на этот пример, нам представляется, что в целом нанесение столь существенных травм животным не может не сказаться на их подвижности. Попросту говоря, вряд ли животное на трех лапах передвигается так же интенсивно, как на четырех. Поэтому очень интересна попытка В. И. Шубина (1986) различать сурков по особенностям окраски, шрамам на теле и другим индивидуальным признакам в ходе визуальных наблюдений за семьями байбаков в Северном Казахстане. Только при отсутствии этих признаков автор прибегал к отлову и маркировке. Может быть, при длительных наблюдениях и определенном навыке в большинстве случаев крупных особей можно различать без специального мечения и, следовательно, без травмирования их капканами.

Техника мечения определяется тем, что сурок относительно крупное и сильное животное, с которым не так просто справиться. Для фиксации пойманного грызуна употребляют конус из крупноячеистой проволочной сетки (рис. 32). Сурка загоняют мордой в вершину конуса и в одну из ячеек вытаскивают ухо, у основания ушной раковины делают прорезь, в которую вставляют метку, замок ее зажимают плоскогубцами. Замок должен быть обращен наружу, а номер метки — внутрь (Бибиков, 1980).

Окрашивание шерсти на разных участках тела (табл. 38, 4). Для окраски зверьков их отлавливают капканами, красят, а затем выпускают в ту же нору. В качестве красителя употребляют урзол Д. На подопытной площадке предварительно картируют расположение всех нор сурков и далее ведут наблюдения за индивидуально мечеными особями. При длительных наблюдениях в связи с линькой и обесцвечиванием покрашенного участка волосяного покрова зверьков повторно отлавливают и снова красят (Берендяев, Кулькова, 1965).

Крашенные зверьки ведут себя точно так же, как и не маркированные. Никто не отмечал каких-либо изменений в отношениях к ним других сурков. Не происходило и обособления меченых особей. Они продолжают жить в той же колонии и контактировать с теми же соседями, хотя окрашенные участки тела сильно преображают их внешний вид.

Путем визуальных наблюдений за крашеными сурками установлено, что после весеннего пробуждения размеры кормовых участков семей составляют всего сотые доли гектара (Кулькова и др., 1969). В летние норы из

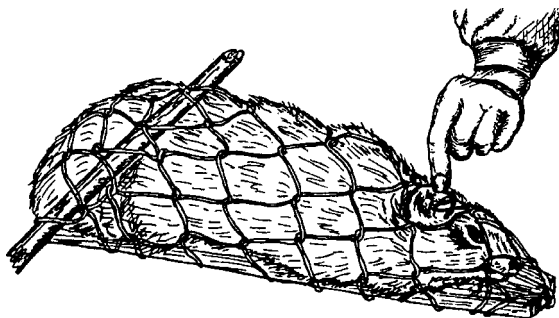


Рис. 32. Мечение сурка с помощью ушной метки в специальном конусе (Бибиков, 1980)

зимних переселяются почти все особи, за исключением самок, принесших выводки. В это время площадь семейных участков достигает 1 га и сурки становятся очень активны. Окрашенных особей можно было увидеть даже на расстоянии 100 м от их нор на территории чужих колоний, но обычно они возвращались обратно. Некоторые сурки за день посещают до 26 нор. Переселившись в летние норы, они постоянно их меняют, и их семейные участки увеличиваются до 0,5–1,0 га. Перед залеганием в спячку площадь семейных участков значительно сокращается и составляет сотые доли гектара. Серые сурки разного пола и возраста не отличаются по продолжительности дневной активности (Кулькова и др., 1969). Показано, что наземная активность сурков прерывиста. С применением мечения разработаны точные критерии определения возраста сурков (Бибиков, 1967).

С помощью мечения изучены особенности поведения сурков. Д. И. Бибиков (1980) указывает, что в целом взаимоотношения между особями у сурков имеют мирный характер. Для них типично временное взаимное посещение нор на соседних участках; при этом хозяева к пришельцам относятся дружелюбно. С. А. Берендяев и Н. А. Кулькова (1965) только один раз наблюдали проявление агрессии двух взрослых сурков к самке из распавшейся соседней семьи: зверьки гнали ее и не подпускали даже к своим защитным норам. Однако она беспрепятственно посещала другие соседние семьи, где ее принимали дружелюбно. К другим выводам приходит В. И. Шубин (1986), работающий с байбаком; он утверждает, что в пределах семейного участка все члены семьи связаны друг с другом дружелюбными контактами, но чужака любого пола и возраста хозяева изгоняют путем агрессивных демонстраций или даже драк. При кормовых перемещениях сурки иногда заходят на 5–10 м на территорию семейного участка другой семьи, но хозяева гонят их, как только заметят.

Весьма интересны результаты наблюдений В. И. Шубина по хемокommunikации сурков. Территорию семейного участка сурки постоянно

маркируют выделениями заглазничных желез (60–70 % всех меток), реже — железами, расположенными в углах рта, и, возможно, экскрементами (с секретом анальных желез) и мочой. Эти метки сурки обычно оставляют в прикопках, вырытых передними лапами. Чаще всех метят территорию взрослые самцы (до 70–80 % всех оставляемых меток), реже взрослые самки (10–15 %); двухлетние особи и годовики еще реже (1–5 %). Сеголетки в маркировке не участвуют. Большая часть меток локализуется около постоянно обитаемых нор. Значительно реже сурки маркируют временные норы и тропы. Границы участка не маркируются совсем, за исключением тех ситуаций, когда между сурками возникают территориальные конфликты и происходит демонстративное мечение.

В прямой защите семейного участка наиболее активны взрослые самцы. Другие члены семьи (кроме сеголеток) также участвуют в территориальных конфликтах, но способны выгнать с участков лишь зверьков своего возраста или более молодых. Исчезновение самца-хозяина может привести к вторжению чужого самца, что иногда вызывает преобразование семьи. Границы участков семей с устоявшимся составом отчетливо проявляются в поведении доминантных самцов. В пограничной зоне (2–3 м) они не проявляют прямой агрессии, а лишь обмениваются угрожающими демонстрациями.

Кроме вышеуказанных методов за рубежом вели наблюдения за желтобрюхим (*Marmota flaviventris* Audubon et Bachman) и лесным сурками (*M. monax* Linnaeus) с применением метода радиотелеметрии (Anderson et al., 1976). Зверьков отлавливали капканами и подкожно вживляли радиопередатчики (частота 26 МГц), которые передавали сигналы в одних случаях только во время активности зверей, а в других и когда они находились в покое. Продолжительность работы батарей питания — 82 дня. Дальность передачи сигналов на поверхности земли составляла 200 м, а под землей — 100 м. Несколько приемников с самописцами устанавливались по краям подопытной площадки, на которой были закартированы все норы сурков. Таким образом проводилась локация перемещений сурков с передатчиками.

МАССОВОЕ МЕЧЕНИЕ

Применение радиоактивных нуклидов (табл. 39, 1.2). Для мечения серых сурков и одновременно питающихся на них блох совместно с окрашиванием урзолом применяли изотопы серы — ^{35}S (метионин) и фосфора — ^{32}P (двузамещенный ортофосфат натрия) (Берендяева и др., 1966; Шварц, Берендяева, 1967). На 1 кг массы вводили 1 мКюри метионина или 0,5 мКюри фосфора, разведенного в 5 мл физиологического раствора. Наблюдения проводили на площадках по 12–42 га, расположенных друг от друга на расстоянии 3–5 км. На площадках сурков отлавливали капканами, вводили им подкожно нуклид и одновременно окрашивали урзолом. Затем зверьков выпускали в те же норы и следили за их перемещениями. Блохи получали маркер в одних опытах через кровь хозяев, в других их метили

поверхностно. Блохи сурков не мигрируют из норы на поверхность, их переносят только хозяева, поэтому уровень контакта между зверьками оценивали по интенсивности обмена меченых блох между ними.

В результате опытов установлено, что в летний период важное значение в осуществлении паразитологического контакта между сурками приобретают нежилые норы в нейтральной зоне, которые активно посещают сурки из разных семей. Именно в этих норах осуществляется передача насекомых с одного сурка на другого и, соответственно, с одного семейного участка на другой.

III.1.6. ПЕСЧАНКИ

Впервые песчанок — полуденную, когтистую и гребенчуковую — метили с применением орнитологических колец Б. К. Фенюк и М. П. Демьяшев. В дальнейшем их метили ампутацией пальцев с повторным выловом, введением радиоактивных нуклидов и нанесением наружных меток.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Ампутация пальцев с повторным выловом (табл. 38, 1) и окрашивание или выстригание шерсти на разных участках тела (табл. 38, 4).

При изучении песчанок оба указанных метода, как правило, применяются одновременно. С помощью повторного отлова меченых зверьков установлены наибольшие расстояния передвижений меченых гребенчуковых песчанок в Волжско-Уральских песках — 3,3 км (Медзыховский, Маштаков, 1974), а полуденной в Астраханской области — 1,5 км (Бахтигозин и др., 1961).

В последние десятилетия отечественные зоологи интенсивно изучают экологию и поведение песчанок путем визуальных наблюдений за зверьками с наружными метками, которых параллельно метят ампутацией пальцев. Большинство таких работ посвящено полуденной, гребенчуковой, когтистой, а также краснохвостой (*Meriones libicus* Lichtenstein) песчанкам (Попов, Ильченко, 1987; Попов и др., 1989; Чабовский и др., 1990; Чабовский, Попов, 1994; Громов и др., 1996; Попов, Чабовский, 1997 и др.). В результате этих исследований были выявлены особенности социальных отношений и социальная структура популяций песчанок разных видов, адаптивные особенности индивидуального поведения и уровень стресса животных различного социального статуса, а также характер межвидовых отношений в местах совместного обитания.

Н. В. Веревкин (1986), наблюдая в Каракумах за индивидуально мечеными этими способами полуденными песчанками, выяснил, что цикл суточной активности изменяется в зависимости от сезона. В апреле–мае в большинстве случаев все песчанки активны исключительно в ночное время. Осенью (в октябре) зверьки активны в основном в светлое время суток, но часть особей может выходить из нор и ночью, однако большой подвижности при этом они не проявляют. В некоторые годы весной и осенью наблюдает-

ся смешанная активность. Независимо от перечисленных вариантов продолжительность суточного периода активности колеблется от 7 до 11 часов. Кроме того, было показано, что в мелкобугристых песках Каракумов размеры индивидуальных участков полуденных песчанок зависели от плотности их населения (Веревкин, Миронов, 1990). При относительно большой плотности (8 особей на га) размеры участков обитания самок равнялись 5000–6000 м², а в другой год, когда численность была равна всего 3 особям на 10 000 м², — 20 000 м². Во время выкармливания молодых самки используют всего 1000–2000 м². В это время они охраняют границы своих участков от вторжения других самок. Чем плотнее размещены участки самок, тем меньше площадь, посещаемая самцами. Самцы территорию не охраняют. В период размножения зверьки ведут одиночный образ жизни. Однако к осени ситуация меняется. Участки обитания песчанок перекрывают друг друга, что говорит о большой социальности вида. Частота групповых встреч, видимо, относительно независима от плотности популяции и является достаточно стабильным видовым показателем.

Применение радиоактивных нуклидов (табл. 38, б). Интересные результаты мечения ⁶⁰Со получены Б. Е. Карулиным с сотрудниками (1979) в пойме р. Эмбы, где они работали с гребенчуковой песчанкой. По вышеописанной методике они вводили зверькам под кожу кобальт ⁶⁰Со активностью 1–2 мг/кг Ra. Было помечено четыре взрослых зверька — два самца и две самки. За каждым из них вели круглосуточные наблюдения в течение 2–3 суток.

Численность гребенчуковых песчанок в месте, где проводились исследования, была высока. Повсюду встречались норы с большими выбросами земли и кормовыми столиками с погрызами кыяка — основного корма этих животных. Гребенчуковые песчанки были активны в темные, а иногда и в сумеречные часы. Вечером зверьки выходили из нор от 20 ч 20 мин до 20 ч 25 мин. Утром уходили с поверхности в нору не позже 5 ч 15 мин. Среди ночи у песчанок наблюдали один-два перерыва в активности от 40 мин до 2 ч 25 мин. Общая продолжительность активности гребенчуковой песчанки за сутки колеблется от 4 ч 8 мин до 7 ч 45 мин (в среднем 5 ч 44 мин).

Площадь суточных участков у разных особей песчанок значительно различалась. Минимальный участок — 0,08 га, максимальный — 1,0 га. Колебания определялись распределением растительности. Длина суточного пробега была в пределах 263–1542 м.

МАССОВОЕ МЕЧЕНИЕ

Применение радиоактивных нуклидов (табл. 39, 1). В 60-х гг. для мечения песчанок начали применять радионуклиды ³²P, ³⁵S, ¹⁴C, ⁴⁵Ca. Этим методом работали, главным образом, сотрудники противочумной системы. Работы показывают, что малые песчанки относительно оседлы: значительная часть населения в течение всей жизни живет в одних и тех же но-

рах. Наиболее велика подвижность весной перед началом размножения и на первых его этапах (Бурделов, 1980).

С помощью мечения много сделано по изучению эктопаразитов песчанок, в основном блох, питающихся кровью меченых песчанок (Солдаткин и др., 1962 и др.).

III.1.7. ТУШКАНЧИКИ

Особенности экологии и поведения тушканчиков с помощью мечения изучались А. М. Чельцовым-Бебутовым, Н. П. Осадчей, Е. Г. Иваницкой, К. А. Роговиным, В. С. Лобачевым и др. Работали с тарбаганчиком, малым тушканчиком, емуранчиком и мохноногим тушканчиком. Мечение тушканчиков — дело нелегкое, поскольку они не идут ни в один тип живоловок. Поэтому невозможно выловить население площадки, что обычно делают при мечении грызунов других групп. Отлов тушканчиков с фарой на автомашине при учетах численности, рекомендованный А. М. Чельцовым-Бебутовым и Н. П. Осадчей (1960), при мечении мало применим. В. С. Лобачев и Г. И. Шенброт (1973, 1980) считают, что наилучшие результаты добычи с целью мечения дает отлов зверьков ловцами, идущими с переносными фарами (ФИК 25 Вт). Таким путем удастся отловить и пометить почти всех зверьков, населяющих опытную площадку. Эти же авторы предлагают еще один способ отлова тушканчиков: зверька загоняют в нору и тут же накрывают ее паутиной сетью; обычно через 1–2 мин тушканчик выскакивает из норы и запутывается в сети.

А. Д. Миронов и М. В. Веревкин (1988) предлагают с целью мечения оригинальный способ отлова тушканчиков с помощью сконструированной ими ловушки. За ее основу они взяли используемую орнитологами для ловли мелких птиц западную, или «боек». В конструкцию этого сооружения внесен ряд изменений, необходимых для отлова грызунов. Вся клетка изготовлена из металлической сетки, подвижная жердочка заменена pedalью и соединена с падающей дверцей металлическим тросиком.

Метить тушканчиков ампутацией пальцев нельзя, так как на задних лапах пальцы большие и при их ампутации зверек теряет много крови.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Окрашивание шерсти на разных участках тела (табл. 38, 4), мечение птичьими кольцами (табл. 38, 3.7) и цветными проволочками (табл. 38, 3.5). Зверьков метят черной краской урзолом Д. В свете фар на зверьке хорошо заметны темно-бурые пятна. Наиболее удобны варианты окраски в виде сочетания пятен на задних ногах тушканчика и полос на боках тела или на задней части спины. При определенных позах тушканчика эти метки хорошо видны. Они держатся около одного месяца. После этого зверька необходимо снова отловить и дополнительно покрасить. Зверьков метят и выстриганием шерсти (Миронов, Веревкин, 1988).

В качестве долговременных меток удобно употреблять птичьи алюминиевые кольца серий ХА и Х. Кольца вставляют в основания ушных раковин, предварительно сделав надрез скальпелем. Кроме того, тушканчиков метят цветными проволочками, которые также вставляют в основание ушных раковин. Этот метод имеет преимущество по сравнению с кольцеванием, потому что в свете фар можно, не отлавливая тушканчика, видеть сочетание цветных проволочек на расстоянии примерно 15 м и по ним определить номер, тогда как для того, чтобы узнать номер кольца, зверька надо поймать. С помощью этого метода Е. Г. Иваницкая и К. А. Роговин (1976) изучали пространственную структуру популяции тарбаганчика в Гурьевской области. Наблюдения велись с помощью переносной лампы-фары (ФИК) мощностью 20 Вт, питаемой комплектом аккумуляторов (НК-28). Они выяснили, что летом тушканчики имеют хорошо выраженные индивидуальные участки, размеры которых колеблются от сотых долей гектара до нескольких гектаров. Пространство внутри индивидуальных участков используется неравномерно: в их пределах выделяется основная территория, на которой располагаются дневочные и защитные норы. Эти основные территории у тушканчиков не перекрываются.

В последующие годы К. А. Роговин (1980) продолжал изучение пространственной структуры населения тарбаганчика и малого тушканчика. Он установил, что эти виды обитают на одной и той же площади, но преобладает по численности всегда один вид, что дает основание предполагать конкурентные отношения между тушканчиками этих видов. Определены размеры участков и особенности использования основных и защитных нор, а также характер контактов отдельных особей. Расстояние между крайними точками встреч меченых зверьков для самок тарбаганчика 42 ± 2 м, для самцов 73 ± 4 м; у малого тушканчика — для самок 52 ± 4 м, для самцов — 92 ± 12 м.

С помощью мечения было установлено, что тушканчики этих двух видов неодинаково используют свои норы. Для малого тушканчика не характерно наличие системы защитных (временных) нор. Зверьки избегают опасности благодаря способности к стремительному бегу и к резким сменам направления. Тарбаганчики не способны к столь быстрому и маневренному бегу, но в пределах их участков имеется система защитных нор, в которых они спасаются от преследователей; им также свойственно затаивание.

Следовая метка: выстригание шерсти на ступнях зверька (табл. 38, 7.2). А. Д. Миронов и М. В. Веревкин (1988) изучали мохноногих тушканчиков с помощью метода следовой метки, однако они не ампутировали пальцы, а выстригали часть волосяной щетки на ступне зверька. Была разработана таблица (код) мечения с номерной емкостью 10–15 особей, в связи с чем работать можно было бы только на небольшой территории. После мечения проводилось тропление следов, сделанных мечеными зверьками. Это необходимо делать в очень сжатые сроки в течение 2–3 часов до и

после восхода солнца, так как затем обычно поднимается ветер, который стирает все следы. Поэтому чтобы провести по возможности более полное картирование ночных перемещений тушканчиков, продельвают глубокую борозду двухметровой штангой, шириной в 2 м; следы, отпечатавшиеся в борозде, легко читаются даже на другой день.

В результате этих наблюдений было установлено, что каждый зверек в пределах своего участка имеет 2–3 гнездовых норы, расположенные на расстоянии 5–10 м одна от другой, которые он постоянно посещает в течение нескольких дней. К остальным своим норам только подходит, но почти каждую ночь. Через 4–8 дней одна из них может стать основной норой. Резервные норы тушканчиков другими особями не посещаются.

Размеры участков самцов 19–22 га, самок 2–5 га. Участки самок обособлены друг от друга. Участок самцов охватывает участки 2–3 самок (Веревкин и др., 1988). В их пределах находятся кормовые участки площадью 500–2000 м². Иногда зверек перемещается в сторону на 500 м и более для сбора лукович эфемеров.

Из прочих методов надо отметить метод А. М. Чельцова-Бebutова и Н. П. Осадчей (1960), а впоследствии А. Д. Миронова и М. В. Веревкина (1988), которые применяли татуировку ушей тушканчиков, употребляя для этого тушь (табл. 38, 2.2).

МАССОВОЕ МЕЧЕНИЕ

Применение радиоактивных нуклидов (табл. 39, 1.2). С помощью мечения мохноногих тушканчиков радиоуглеродом была показана возможность обмена блохами тушканчиков с другими видами грызунов (песчанок, тонкопалых сусликов). Это дает возможность для изучения контакта носителей чумы в природных очагах (Сабилаев, 1967).

III.2. ЗВЕРЬКИ, ВЕДУЩИЕ ПОДЗЕМНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ

По отношению к грызунам, ведущим подземный образ жизни, единственный возможный прием изучения их подвижности — это методы мечения радиоактивными нуклидами и радиотелеметрия. Первые наблюдения за грызунами этой экологической формы были проведены в Румынии за белозубым слепышом (*Nannospalax leucodon* Nordmann). Его метили ⁶⁰Со и установили скорость и дальность перемещений (Namar et al., 1964, 1970).

III.2.1. ОБЫКНОВЕННАЯ СЛЕПУШОНКА

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Применение радиоактивных нуклидов (табл. 38, б). Непрерывные круглосуточные наблюдения за обыкновенной слепушонкой проводили в Западном Казахстане. Л. А. Хляп с соавторами (1977) в качестве метки при-

меняли кобаниктовую проволочку ^{60}Co активностью 2 мг/экв. Техника мечения описана выше. Была установлена площадь индивидуального участка: у самок 21 и 14 м² и самцов 14 и 12 м². За сутки каждая слепушонка обходила меньше половины своего участка. На совместно используемой территории самец и самка перемещались по одним и тем же ходам. Длина суточного пробега достигала 200–250 м. Быстрые перебежки чередовались с остановками на 10–40 мин, во время которых слепушонка, вероятно, кормилась. Зверьки перемещались только под землей. На поверхности они появлялись на секунды, чтобы выкинуть землю. Роющая деятельность занимала в сутки 2–8 ч.

Установлено, что слепушонки активны круглосуточно: за 24 часа у них было 9–11 периодов активности. Короткие периоды активности в основном приурочены ко второй половине ночи и утренним часам, а длительные — к послеполуденным и вечерним (Хляп и др., 1980).

Многолетнее мечение обыкновенной слепушонки проводили Н. Г. Евдокимов и В. П. Позмогова (1998). Особенностью данной работы — абсолютный посемейный отлов и мечение с помощью ампутации первой фаланги пальцев. На основе посемейного вылова проводились исследования по окрасочному полиморфизму обыкновенной слепушонки и его связи со стресс-реактивностью. На этой же основе было проведено многолетнее полевое исследование (методом мечения и повторного отлова) колониального поселения обыкновенной слепушонки в Курганской области. Получены оригинальные данные по количественному составу семей и поселения слепушонки в целом по сезонам и годам. Выявлены трехгодичные циклические колебания численности, их взаимосвязь с продолжительностью жизни, возрастным и половым составом, плодовитостью, характером миграций, механизмы поддержания стабильной численности.

IV. ОБИТАТЕЛИ БЕРЕГОВ ЕСТЕСТВЕННЫХ И ИСКУССТВЕННЫХ ВОДОЕМОВ

IV.1.1. ОБЫКНОВЕННЫЙ БОБР

Опыты по мечению бобров впервые проводил Л. С. Лавров в Воронежском заповеднике. Были использованы разные приемы мечения, впоследствии в Окском заповеднике применили радиотелеметрию.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Татуировка (табл. 38, 2.1) и выщипы на перепонках между пальцами задних ног (табл. 38, 2.1). Индивидуальные метки ставят бобрам на перепонки между пальцами задних ног. Применяли два типа таких меток.

Л. С. Лавров (1980) метил бобров, делая на перепонках выщипы, надрезы и проколы. Он пишет, что, применяя заранее разработанный «ключ», можно с достаточной надежностью метить значительное количество животных и проследивать путем последующих выловов их территориальные перемещения.

Татуировку перепонки как метку применял только американец М. Уивер (Weaver) на канадских бобрах (*Castor canadensis* Kuhl). Он путем селективного отбора вывел белых бобров и употреблял метод мечения на фермах (цит. по: Лавров, 1980). На обычных темноокрашенных бобрах татуировка не видна, и этот способ мечения не может быть применим.

Латунные диски (табл. 38, 3.3). Надо упомянуть еще о латунных дисках, которые укрепляли на хвост бобра (Day, Major, 1976; цит. по: Лавров, 1980). Однако Л. С. Лавров в результате экспериментальной работы показал, что в связи со своеобразным строением и функциями хвоста, а также большой его подвижностью, он не пригоден для закрепления на нем каких-либо посторонних предметов.

Мечение ушными кнопками и крылометками (табл. 38, 3.2). Наиболее целесообразно метить бобров в ушные раковины, на которых закрепляются алюминиевые пластинки серии Н, изготавливаемые Центральным бюро кольцевания. Длина пластинки 55 мм, ширина 6 мм, на одном ее конце имеется отверстие, а на другом — язычок. Пластинку вставляют в разрез уха так, чтобы ее края плотно его облегали, а замок был расположен на внутренней стороне уха. Самцам кнопка прикрепляется на правое ухо, самкам — на левое; самцы получают нечетные номера, а самки четные, что помогает идентифицировать зверя, если обнаружены только его останки.

Правильно надетые кольца бобр носит практически всю жизнь. Например, в Хоперском заповеднике в 1950 г. были пойманы три бобра, окольцованные в 1939 г. Звери носили кольца 11 лет, и состояние колец было вполне удовлетворительным.

В. С. Кудряшов (1975) впервые применил для мечения бобра так называемую булавочную крылометку. Обычно ими метят птенцов водоплавающих птиц. Автор сочетал эту крылометку с разной комбинацией цветных фигурных пластмассовых пластинок. Это позволило ему вести визуальные наблюдения за мечеными бобрами. В результате проведенных опытов выявлено, что у бобров имеется сильно выраженная привязанность к местам обитания и своим партнерам. Многократно доказано, что окольцованные самец и самка годами живут в одном месте. Совместный выпуск меченых бобров, которые не жили раньше вместе, обычно приводит к тому, что они разделяются и расходятся на несколько километров. И, наконец, если зверей выпускают в непривычные для них условия (крупные реки с быстрым течением и др.), звери иногда уходят даже за несколько сот километров (Лавров, 1980). С помощью цветных крылометок выяснены также особенности взаимоотношений бобров в семье и характер передвижения зверей в пределах семейного участка (Кудряшов, 1975).

Применение радиотелеметрии (табл. 38, 5.1). Метод телеметрии использовали с целью круглосуточных наблюдений (Сухов, 1986). Бобру прикрепляли у основания хвоста при помощи металлической скобы радиопередатчик размером $79 \times 68 \times 38$ мм в полихлорвиниловой трубке. Передатчик с элементами питания, герметизирующей заливкой и креплением весил 560 г, из них 20 г весил сам передатчик и 277 г — элементы питания. В дальнейшем за счет улучшения конструкции общий вес уменьшили до 300 г. Передатчик работал в импульсивном режиме в диапазоне 167 МГц. Сигнал принимался стационарным приемником, снабженным высокой вращающейся антенной; кроме того, в работе использовали портативный пеленгатор и визуальные наблюдения (Соколов и др., 1977; Кудряшов и др., 1990). С помощью этой методики проводили наблюдения за бобрами в Окском заповеднике на старице р. Пры. Показано, что характер использования территории бобрами всецело зависел от уровня воды в старице и наличия ледяного покрова. Осенью, когда старица обмелела, вся семья переселилась в самую глубокую ее часть, где бобры расчистили старые норы и затопили запас корма. В течение 5 месяцев семья бобров использовала в этой части старицы участок протяженностью 250 м. В конце марта участок увеличился на 100 м вдоль русла старицы в сторону реки. После схода льда в апреле резко возросла активность бобров. Их наблюдали на старице на расстоянии 900 м от р. Пры и на другом ее берегу (Кудряшов и др., 1990).

Хронометраж нахождения зверей в воде и на суше, количественная характеристика двигательной активности позволили выяснить особенности суточной активности, выявить ее сезонные изменения и оценить экологические адаптации бобра к обитанию в воде. Бобр во все сезоны года в основном обладает монофазным типом суточной активности. Но зимой происходит сдвиг фазы активности с сумеречно-ночной на светлое время суток. Перерыв в активности у бобров обычно составляет 11–13 ч (максимум 20 ч). Бобр находится в воде в течение суток 5,5 ч. Максимальная длительность непрерывного нахождения в воде у этого зверя не превышает двух часов.

IV.1.2. ОНДАТРА

Впервые в нашей стране ондатру метил В. Я. Паровщиков в Архангельской области. Он испробовал несколько способов мечения: надевал алюминиевые кольца на основание хвоста, на заднюю лапу, а также метил зверьков, отрезая фаланги пальцев, а затем учитывал следы ондатры с ампутированными пальцами. Впоследствии широко применяли ушные кнопки, был применен также метод радиотелеметрии и введение радионуклидов.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Мечение ушными кнопками (табл. 38, 3.2) в сочетании с ампутацией пальцев (табл. 38, 1). В. К. Корсаков (1980) полагает, что наиболее целесообразно совмещать мечение ондатры ушными кнопками с ампутацией

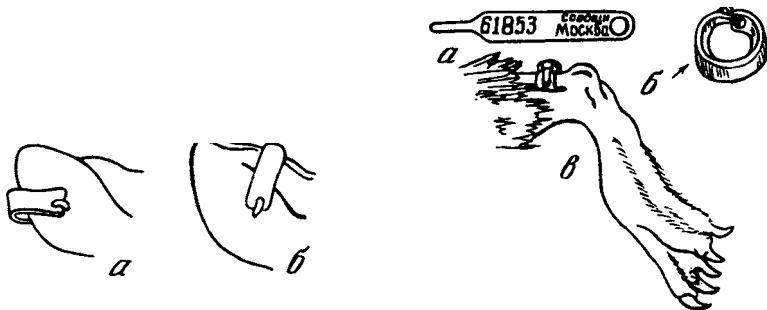


Рис. 33. Способ мечения ондатры ушными кнопками (цит. по: Корсаков, 1980): *a* — неправильно закрепленная кнопка, *б* — правильно закрепленная кнопка

Рис. 34. Мечение ондатры за ахиллесово сухожилие (цит. по: Корсаков, 1980): *a* — пластинка с номером, *б* — пластинка, свернутая в кольцо; *в* — пластинка, надетая на ахиллесово сухожилие

пальцев. Ушные кнопки вдевают в ухо двумя способами (рис. 33). При мечении первым способом ондатра часто вырывает метки когтями задней лапы. При втором варианте вырывание метки случается реже. Метка не должна касаться уха, кроме краев отверстия, через которое ее продевают. Кроме того, ондатру метят за ахиллесово сухожилие (рис. 34) (Беляев, 1968; Ларин, 1965). Для того, чтобы метку (рис. 34 *a*) было легче и быстрее вставить, ее заранее следует согнуть (рис. 34 *б*). Каждый способ мечения имеет свои преимущества и недостатки. Ушные кнопки мало заметны в шерсти ондатры, и поэтому промысловики не всегда их обнаруживают и, следовательно, не возвращают. На ахиллесовом сухожилии метка хуже сохраняется, так как ондатры их грызут или ранка воспаляется и метка теряется. Но если она сохраняется, охотники ее хорошо видят и, соответственно, возвращают.

Ондатр ловят живоловками различных конструкций. Пойманных особей для взвешивания, осмотра гениталий и мечения фиксируют. Для фиксации В.В. Беляев (1968) сконструировал специальное приспособление — «трубу» из трех частей: трубы, муфты и конуса. Размеры трубы делают такими, чтобы зверек, помещаясь в ней, не мог развернуться. Для особей массой свыше 600 г трубу делают длиной 28 см и диаметром не более 7 см. Один конец трубы затягивают крестообразно тремя-четырьмя проволочками. Конус служит для перехода зверька из живоловки в трубу. Узкое отверстие конуса должно быть равно диаметру трубы, широкое должно входить в дверцу живоловки. Муфта предназначена для обеспечения прочности соединения трубы с конусом. Трубу изготавливают из оцинкованного железа толщиной 0,7 мм; конус — из досок толщиной 15 мм. С помощью такой трубы ондатру метят за ахиллесово сухожилие.

Г. К. Корсаков (1980) полагает, что для мечения ондатры целесообразно применять «конус», сделанный из сетки на деревянной основе. Один и тот же конус этой конструкции пригоден для ондатры любой величины. Основание конуса делается из доски толщиной от 1,5 до 2,5 см; длина доски — 45 см; диаметр одного конца 15 см, другого — 4 см. С боков прибивают проволочными скобками сетку из проволоки в виде полукруглой крыши. С широкой стороны высота этой крыши 13 см, с узкой — 3 см. Ячей сетки должны быть 2×2 см, чтобы сквозь них можно было бы легко вытянуть для мечения ухо или лапу ондатры. Пойманную ондатру вынимают из живоловки за хвост и опускают головой вниз в конус. В конусе зверька сразу зажимают движком, при этом хвост должен попасть в желобок, врезанный в основании движка. Такому зафиксированному зверьку несложно надеть кольцо на ухо. Наиболее удобно делать это с помощью специальной иглы, изготовленной из иглы шприца с диаметром просвета 1,5 мм (Фомичева, 1958).

Ондатру метят с разными целями: для изучения подвижности, инстинкта дома инстинкта дома (хоминг), особенностей использования территории, поведения, для получения черепов-эталонов.

У ондатры сильно развит инстинкт дома. Меченые зверьки возвращались с расстояния в 10 км (Паровщиков, 1936 а). Даже зимой отдельные меченые особи возвращались к месту своего прежнего обитания, проплывая подо льдом свыше 1 км (Мараков, 1967).

Есть сведения о дальности естественных перемещений ондатры. В. А. Паровщиков (1936 б) указывает, что меченые ондатры были пойманы в 150 км от места мечения. Другие авторы приводят значительно меньшие расстояния — 25 км (Слудский, 1948).

Мечение ондатры в дополнение к визуальным наблюдениям позволило выявить размеры их семейных участков и изучить взаимоотношения внутри семьи и между особями из разных семей. Границы семейных участков ондатр строго определены. Каждый участок имеет две зоны — охраняемую — от 350 до 3000 м² и кормовую, величина которой зависит от наличия корма и плотности населения ондатры и колеблется от 4000 до 10 000 м² (Корсаков, 1972, 1980). Если чужаки заплывают на территорию семейного участка, то хозяева всегда их вытесняют.

Применение радиотелеметрии (табл. 38, 5.2). Использование метода радиотелеметрии дало возможность изучить особенности передвижений ондатры (Соколов и др., 1979). Наблюдения велись в пойме р. Оки круглосуточно. Радиопередатчик укрепляли на ошейнике. Его вес вместе с ошейником, элементами питания и герметизирующей заливкой составил 50–55 г. Источником питания служил ртутно-цинковый элемент, который обеспечивал работу передатчика в течение 4–5 недель. В качестве передающей антенны использовали гибкий штырь длиной 15 см. Поскольку контакты располагались на нижней поверхности висящего на шее ондатры передатчика, они замыкались водой не только при нырянии ондатры, но иногда и при кормлении на мелководье, что в 4–5 раз увеличивало частоту

следования импульсов. Можно было различать два режима работы передатчика: сигнал «суша» — это 1 импульс за 2 с, а сигнал «вода» — 2 и более импульсов в 1 с. Дополнительную информацию о подвижности животных давала интенсивность сигнала передатчика. Сигнал радиопередатчика (работавшего в диапазоне 32 мГц) был хорошо слышен из-под воды и из-под льда. Сигнал ослабевал при нахождении животного в норе или в густых зарослях прибрежной растительности.

С помощью секундомера круглосуточно регистрировали время пребывания ондатры в воде и на суше, в том числе в норе. Было установлено, что во все сезоны года у ондатры имеется три фазы активности. В безледный период жизни ритмика активности зависит от светового режима. Преобладание активности в темное время суток позволяет ондатре избегать влияния повышенных дневных температур воздуха, пресса хищников и других факторов беспокойства. Зимой у ондатры преобладает дневная активность. Ондатра в среднем деятельна вне норы третью часть суток. Перерывы в активности не превышают 10 ч. В воде ондатра находится суммарно всего 1,5 ч, что составляет 17 % времени всей активности. Максимальная длительность непрерывного нахождения в воде — 22 мин (Сokolov и др., 1979; Сухов, 1986).

МАССОВОЕ МЕЧЕНИЕ

Применение радиоактивных нуклидов (табл. 39, 1.2). Этот оригинальный метод (Большаков, Баженов, 1988) подробно описан нами при массовом мечении рыжих и красных полевок в разделе «Обитатели скал и каменистых осыпей».

Ю. А. Горшков и А. В. Пудовкин (1984) проводили массовое мечение ондатр, чтобы установить количество выживших молодых к началу промыслового сезона. Для этого ондатр отлавливали летом живоловками и вводили беременным и лактирующим самкам с помощью шприца под кожу раствор ^{45}Ca . Метки через плацентарный барьер или с молоком передавались потомству. Осенью при массовом отлове ондатр у молодых брали костную ткань и исследовали на наличие радионуклидной метки. Таким образом, этот метод позволяет достоверно установить количество выживших к началу промыслового сезона молодых особей, т. е. средний состав семьи.

IV.1.3. ВОДЯНАЯ ПОЛЕВКА

Водяную полевку впервые метили П. А. Пантелеев и А. А. Терехина методом ампутации пальцев, а Ю. Г. Терновская и А. Н. Варсин — радиоактивными нуклидами. Делались попытки метить кольцами, которые надевали на лапы и в разрез ушной раковины. Эта методика для водяной полевки оказалась неподходящей, так как на лапах под кольцами образовывалась опухоль, из ушных раковин зверьки срывали метки задними лапами. Наиболее удачным оказался метод ампутации пальцев с повторным выловом.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Ампутация пальцев с повторным выловом (табл. 38, 1). Для отлова водяной полевки применяли ловушки Зайцева. В ловушку в качестве приманки клали кусочки свежей моркови. Ловушки расставляли в основном вдоль береговой линии в местах поселений грызунов. Их осматривали два раза в сутки. Зверьков пересаживали из ловушки в небольшой мешок, взвешивали, метили (или определяли уже имеющийся номер), описывали состояние гениталий и сосков и выпускали на месте поимки. С помощью мечения П. А. Пантелеев (Пантелеев, 1968; Пантелеев и др., 1980) получили точные данные по перемещениям и миграциям полевки. В период половодья полевки переживают разлив на незатопленных гривах, где нередко держатся на нижних ветвях деревьев. Некоторые особи, осевшие на гривах, остаются жить там все лето. Часто водяные полевки переживают разлив на славинах мусора, скопившегося в зарослях тростника. Во время спада паводковых вод расселение водяных полевек происходит вслед за отступающей водой. Грызуны сначала расширяют свои участки, занимая освободившиеся от воды грядки, затем они окончательно осваивают участки берега образовавшихся «озерков» (или заливов) и не посещают прежние участки. В течение лета вода продолжает спадать, высыхают временные «озерки», и водяные полевки в большинстве случаев вынуждены перемещаться и менять свои индивидуальные участки.

С помощью мечения установлено, что длина индивидуального участка вдоль береговой линии равна у половозрелых самок в среднем 40 м (от 10 до 80 м), а у половозрелых самцов — 60–110 м (20–310 м). Участки оседлых самок в течение лета почти не изменяются. У самцов участки становятся меньше по мере уменьшения числа размножающихся самок.

Осенняя миграция водяных полевек происходит в основном по дну пересохших весенних водотоков, а также по краям посевов, по заросшим сорняками обочинам проселочных дорог. Мечение зверьков показало, что они перемещаются на расстояние до 5 км. Осенью после периода миграций при умеренной численности водяные полевки имеют также хорошо выраженные индивидуальные участки. Участки половозрелых самок, как правило, изолированы друг от друга и иногда перекрываются только по периферии. Обычно участок каждой самки перекрывается несколькими участками самцов. Но при очень высокой численности полевки не имеют четких индивидуальных участков: они сообща используют всю территорию, пригодную для их обитания.

При помощи мечения разработана методика определения возраста водяной полевки. На основе эталонных черепов особей, абсолютный возраст которых был точно определен, выделено семь возрастных групп полевек, что позволило изучить динамику возрастной структуры популяции (Пантелеев, Терехина, 1976).

ТАБЛИЦА 47

Частота повторных ловов серых крыс, меченых с помощью ампутации пальцев, по сравнению с грызунами других видов

Вид	Число помеченных особей	Среднее число повторных ловов на 1 особь	Авторы
Серая крыса	459	1,75	Davis (1948)
Полевая мышь	458	4,1	Никитина (1980)
Лесная мышь	107	5,5	Ильенко, Зубчанинова (1963)
Обыкновенный хомяк	486	5,5	Карасева (1962)
Водяная полевка	1000	15,0	Пантелеев (1968)
Полевка-экономка	786	5,4	Карасева, Ильенко (1957)
Рыжая полевка	118	7,7	Меркова (1955)

МАССОВОЕ МЕЧЕНИЕ

Применение радиоактивных нуклидов (табл. 39, 1.1). Ю. Г. Терновская и А. Н. Ворсин (1959) разработали в лаборатории методику мечения водяных полевок радиоактивными нуклидами. Наиболее подходящим оказался фосфор ^{32}P . Авторы применяли метод самомаркировки, была установлена доза радиоактивного вещества. Исходя из среднего веса водяной полевки — 100 г, доза составляла 2,0 мКи/кг. В качестве приманки использовали излюбленный водяными полевыми корм — свежую морковку или проростки тростника; из них вынимали сердцевину и наполняли ее раствором радионуклида. Водяные полевки одинаково хорошо ели обе приманки. Наличие маркера обнаруживали у мертвых водяных полевок, помещая их целиком в счетчик.

IV.1.4. СЕРАЯ КРЫСА (ЭКЗОАНТРОПНАЯ ФОРМА)

Впервые серую крысу экзоантропной формы метили В. А. Рыльников, С. А. Квашнин и Е. В. Карасева. При отлове серых крыс для мечения возникают большие осложнения, так как эти животные очень осторожны и имеют хорошую память. Если крыса один раз поймалась в живоловку и претерпела процедуру мечения, второй раз ее поймать очень трудно (табл. 47). Поэтому метод ампутации пальцев с повторным отловом для пасюков вряд ли пригоден.

В то же время этим методом можно изучать черную крысу. Такой опыт был проведен А. Д. Бернштейн (1959) в Колхидской низменности. Эти крысы значительно чаще, чем пасюк, повторно посещали ловушки

(верши): на 49 помеченных в природе черных крыс пришлось в среднем три повторных лова.

Серых крыс экзоантропной формы метили окрашиванием или выстриганием на разных участках тела, антибиотиками (тетрациклином и его производными) и введением в организм стойких красителей.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Окрашивание или выстригание шерсти на разных участках тела (табл. 38, 4). При применении этого метода крысу достаточно поймать в живоловку один раз, что является большим преимуществом. По нашим наблюдениям, степень осторожности пасюков в разных популяциях неодинакова и зависит в большой степени от того, проводилась ли в данной местности дератизация.

Работы по мечению крыс проводили в Узбекистане в Ташкентской области (Квашнин, Карасева, 1983, 1985; Карасева, 1990 б), где была очень высокая численность крыс, а дератизация фактически отсутствовала. Несмотря на то, что крыса — зверек с выраженной ночной и сумеречной активностью, в Узбекистане их можно было постоянно наблюдать и в светлые часы суток около их нор, которыми они во многих местах буквально изрешетили берега арыков (Квашнин и др., 1986). Работы проводились на дамбе, сложенной из камней, укрепленной сеткой, которая предохраняла от размывания берега при разливе р. Паркент-Сай. Между этими камнями крысы жили круглый год.

Ловили крыс следующим образом. На дамбе ставили небольшие клетки с дверками. К двери была привязана веревка, конец которой держал в руке наблюдатель. В клетке всегда была приманка, крысы свободно входили в клетку, ели приманку и выходили из нее. Когда нужно было отловить грызуна, наблюдатель дергал за веревку и клетка захлопывалась. Далее зверька вынимали, помещали в мешок и красили урзолом, как это было описано при мечении сусликов и других животных. Мы применяли систему мечения, предложенную для мечения крыс Колхауном (Calchoun, 1962) (рис. 35). Клетки-ловушки расставляли у входных отверстий в убежища, находящиеся между камнями, а также в других местах, часто посещаемых крысами. Отверстия убежищ крыс были закартированы.

Наблюдения велись с помощью бинокля в светлые часы суток, при этом описывались все перемещения крыс и особенности их поведения. Основные задачи, которые стояли перед исследователями, — изучение характера использования пасюками территории и их социальных взаимоотношений. Серая крыса относится к высоко социальным видам, для которых в основном характерен групповой образ жизни для особей всех возрастов, во все сезоны года и в любых местах обитания.

На дамбе в пределах контролируемой нами территории обитало пять группировок крыс. Площадь, занимаемая каждой из них, колебалась от 120 до 240 м². Групповые участки не перекрывались; расстояние между ними

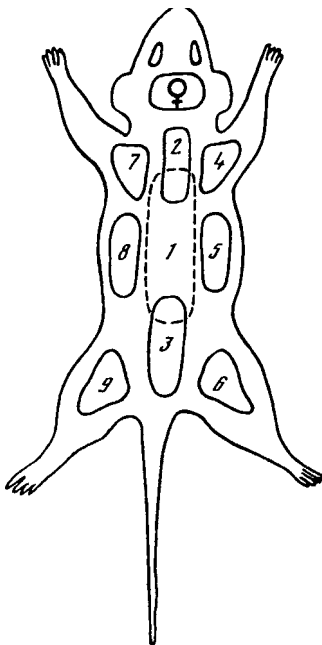


Рис. 35. Порядок мечения зверьков окраской или выстриганием шерсти на разных частях тела (1–9) (цит. по: Calchoun, 1962)

составляло 40–70 м. Численность и половой состав отдельных группировок пасюков были переменными, но чаще всего в них было по 10–15 особей (табл. 48). Вероятно, в этом случае возможно поддержание и упорядочивание информационных связей как между членами одной группировки, так и поселения в целом, что обеспечивает эффективную регуляцию в пределах локальных объединений. Отдельные группировки серой крысы весьма разнообразны по многим параметрам и в первую очередь по интенсивности размножения.

При наблюдении за поведением пасюков в вольерах (Calchoun, 1962; Barnett, 1975) было установлено, что между отдельными группировками имеют место соподчиненные отношения. Однако при наблюдениях в естественных условиях это не подтвердилось (Квашнин, Карасева, 1983, 1985).

С помощью мечения в естественных условиях выяснен характер передвижений отдельных членов группировок как в пределах общей территории группы, так и вне ее. В пределах групповой территории крыса ведет себя совершенно иначе, чем за ее пределами: она держится крайне уверенно, спокойно перемещается небыстрой рысцой обычно в одних и тех же направлениях, по временам останавливается, приподнимаясь на задних лапах, на время исчезает между камнями, спускается к воде или кормится.

ТАБЛИЦА 48

Характеристика группировок серых крыс, обитавших на речной дамбе в летнее и зимнее время (цит. по: Квашнин, Карасева, 1985)

№ участка группировки	Общее число взрослых особей*		Число индивидуально меченых особей		Число выводков	Число особей на 100 м ²
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀		
1	8	7	8	7	1	10,0
2	6	2	4	1	1	4,0
3	5	2	3	0	1	3,5
4	7	4	6	3	3	4,6
5	1	4	1	2	3	4,1
Всего	27	19	22	13	9	5,2

* Количество помеченных особей определяли по числу меченых животных, одновременно наблюдавшихся на поверхности дамбы, а также зверьков, различающихся по внешнему виду и индивидуальным особенностям поведения.

Высокоранговые самцы (доминанты и субдоминанты) свободно передвигаются по территории всего участка группы, причем центры их активности не совпадают. Подчиненные самцы используют какую-либо часть общего участка, а их индивидуальные участки значительно перекрываются. За пределами групповой территории (куда мы насильственно перемещали крыс) пасюк ведет себя суетливо, неуверенно, бежит то в одном направлении, то в другом, обычно тут же возвращается на исходное место, затаивается, быстро прячется под каким-либо укрытием и т. п. (Квашнин, Карасева, 1983, 1985; Карасева, 1990 б).

Длительные наблюдения за перемещениями меченых пасюков на дамбе показали, что некоторые особи время от времени выходят за пределы групповой территории на расстояние до 400 м, на срок до 15 дней. Можно предположить, что такие выходы имеют разведывательный характер. Часть искусственно переселенных меченых зверьков возвращалась обратно на территорию своей группировки, но некоторые особи приживались в новых группировках и занимали в них различное социальное положение — от доминанта до подчиненного. Это говорит о лабильности поведения крыс.

Возникновение новых группировок в естественных условиях, по видимому, происходит различными путями, в зависимости от конкретных условий. Наиболее вероятным представляется образование новых группировок на незанятых территориях из молодых половозрелых особей, вынужденных покидать места своего рождения в результате конкуренции с более взрослыми и сильными животными.

В пределах группировки взаимоотношения между ее членами, как правило, строятся по иерархическому принципу, что известно по наблюдениям за поведением крыс в вольерах (Соколов, Ляпунова, 1982; Квашнин, 1983 и др.). При работе с мечеными зверьками в естественных условиях они подтвердились (Квашнин, Карасева, 1985). Взаимоотношения между самками вне периода размножения носят миролюбивый характер, но они становятся агрессивными в период лактации. Для доминирующих самцов характерны определенные позы и типы поведения. Доминант постоянно метит территорию своего участка мочой. Он сгорблен и все время находится в напряжении. Хвост часто бывает слегка изогнут в виде буквы S. Характерной чертой доминанта является высокая исследовательская активность и, конечно, большая агрессивность. У серых крыс любому конфликту, как правило, предшествуют позы угрозы или боковые стойки. Это поведение демонстрируется в основном в отношении к неподвижному зверьку или, если зверек забился в какое-либо укрытие, для того чтобы вынудить его к бегству. Для агрессивного поведения крыс типично нападение, преследование убегающего зверька, схватки и укусы (Квашнин, 1990).

МАССОВОЕ МЕЧЕНИЕ

Введение в организм антибиотиков (табл. 39, 2). Для мечения крыс за рубежом им вводили или скармливали с приманкой тетрациклины и их производные (Stier, 1970). У нас в стране этот метод применяли при изучении подвижности крыс экзоантропной формы, населяющих рисовые поля Кубани (Рыльников, Карасева, 1985). В. А. Рыльников и др. (1981 б) значительно усовершенствовали этот метод. Они применяли не один, а несколько тетрациклинов — окситетрациклин, хлортетрациклин и др., которые дают в ультрафиолетовых лучах свечение разного цвета. За счет применения нескольких антибиотиков и их комбинаций число возможных маркеров было доведено до семи. Идентификация маркеров производится после выделения антибиотиков из костей методом хроматографии на бумажных кружках. Раскладывая приманку с этими веществами, удается пометить и затем различать несколько группировок крыс.

В декабре 1981 г. на территории рисовых полей площадью в 60 га на четырех участках были расставлены кормушки с приманкой, в которые были добавлены разные антибиотики группы тетрациклина (Рыльников, Карасева, 1985). Таким образом, крысы на каждом участке приобрели свою метку. В феврале 1982 г. при сплошном облове территории капканами было поймано 140 крыс, из которых 120 (86 %) оказались мечеными, т. е. на протяжении 3,5 месяцев основная масса зверьков не ушла с подопытной территории. Часть их переместилась с одного участка на другой (рис. 36 А) на расстояние в среднем 72 ± 2 м. Таким образом, с помощью массового мечения было показано, что крысы в благоприятных условиях весьма консервативны в использовании территории.

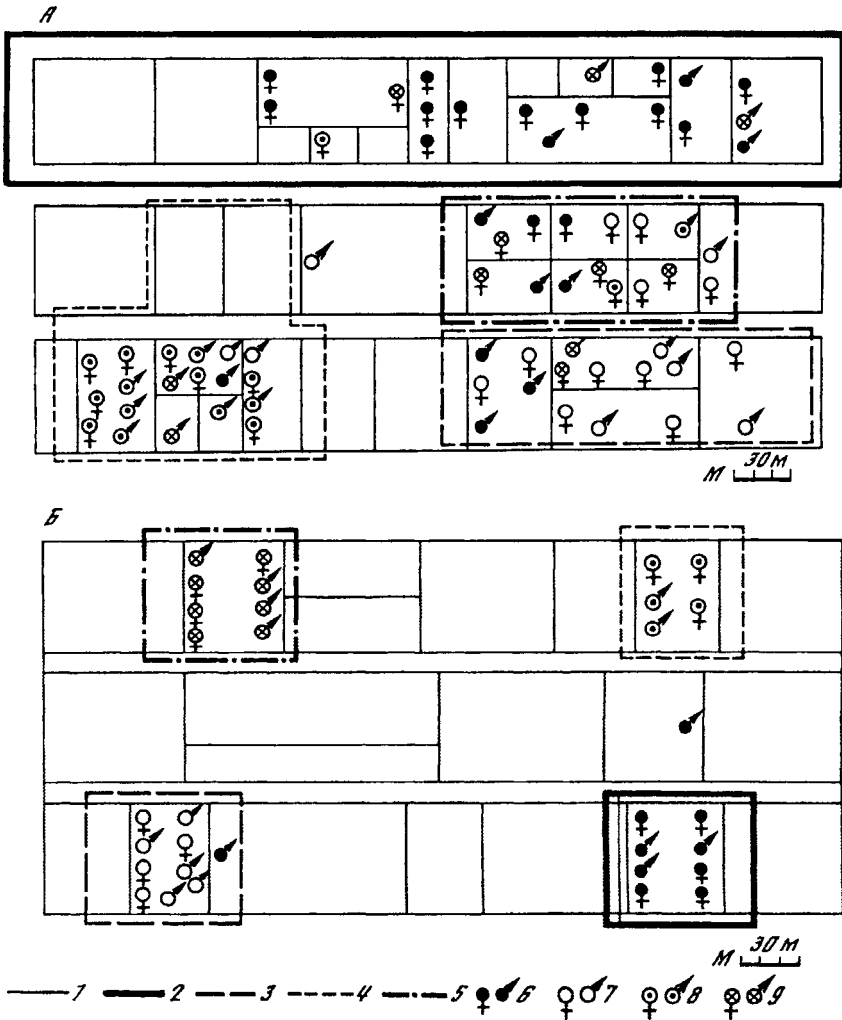


Рис. 36. Передвижение серой крысы на рисовых полях Кубани по результатам мечения антибиотиками (Рыльников, Карасева, 1985): *А* — декабрь–февраль 1981–1982 гг., *Б* — июль 1982 г.; 1 — земляные валки. Границы участка мечения маркерами: 2 — тетрациклином, 3 — тетрациклином и окситетрациклином, 4 — хлортетрациклином и метациклином, 5 — хлортетрациклином. Следы зверьков, получивших метку: 6 — тетрациклином, 7 — тетрациклином и окситетрациклином, 8 — хлортетрациклином и метациклином, 9 — хлортетрациклином

Той же методикой было изучено использование территории крысами летом (см. **рис. 36 Б**). Через 2 месяца после мечения среди отловленных оказалось 44 % маркированных, причем только 2 особи переместились из одного участка на другой на расстояние 100 и 300 м (Рыльников, Карасева, 1985).

Введение в организм стойких красителей (табл. 39, 3). Серую крысу особенно удобно метить стойкими красителями, так как при этом окрашиваются экскременты, которые у серой крысы хорошо заметны — относительно крупные, располагаются небольшими кучками, часто на открытых, несколько возвышенных местах. Для мечения раскладывают приманку с гистологическими красителями — бриллиант-грюн, эозин, трипанблау и др., а затем тщательно осматривают подопытную территорию и собирают окрашенный кал. Окраска его не всегда видна. Чтобы установить наличие краски, надо опустить часть экскрементов в пробирку с небольшим количеством воды, поболтать и посмотреть на свет. В большинстве случаев вода окрашивается в специфический цвет. Бывают случаи, когда одна особь крысы ела приманку не с одним красителем, а с двумя или несколькими. В. А. Рыльников с соавторами (1981 а) с помощью хроматограммы разработали методику разделения красителей. Этот метод дал возможность проводить мечение в нескольких группировках разными красителями.

На Кубани на рисовых плантациях, где поселения крыс вытянуты вдоль земляных валков, окаймляющих чеки, заполненные водой, раскладывали приманку (белый хлеб с красителями) в чашках Петри, для того чтобы приманка была хорошо видна и было легче контролировать ее поедание крысами. Приманка была разложена по углам чехов, и анализ собранного материала показал, что территория отдельных группировок не перекрывается (Рыльников и др., 1981 б; Карасева, 1990 б).

Таким образом, есть целый ряд методов, которые позволяют изучать пространственные отношения и поведение крыс в естественных условиях. Эти методы не требуют сложной аппаратуры и больших денежных затрат, поэтому доступны каждому исследователю.

V. ОБИТАТЕЛИ СКАЛ И КАМЕНИСТЫХ ОСЫПЕЙ

Грызунов типичных обитателей этих биотопов (скальные полевки) с помощью мечения не изучали. Однако в некоторых районах их экологическую нишу занимают грызуны других видов. Так, в условиях Южного Урала (800 м над у. м.) в скальных биотопах обитают лесные полевки (ры-

жая, красная и красно-серая). Этих полевок (главным образом, рыжую и красную) метили здесь с помощью радиоактивных нуклидов.

В.И. РЫЖАЯ И КРАСНАЯ ПОЛЕВКИ

МАССОВОЕ МЕЧЕНИЕ

Применение радионуклидов (табл. 39, 1). С помощью скармливания зверькам приманок, помеченных радионуклидами, О. Ф. Садыков (1981), О. Ф. Садыков с А. В. Баженовым (1983) и В. Н. Большаков с А. В. Баженовым (1988) изучали характер использования территории и миграции лесных полевок (рыжей, красной) в горах Южного Урала (800 м над у. м.). Установлено, что зимой при образовании снежных наледей и ледяных корок зверьки живут исключительно в каменистых россыпях, которые выполняют функции резервации. Этот биотоп не обладает хорошей кормностью, но имеет хорошие защитные условия. В пределах резервации регуляция численности осуществляется в основном эндогенными механизмами, а за ее пределами, в лесных участках — преимущественно экзогенными, связанными с изменениями погоды. Весной, до начала размножения полевки удаляются от своих убежищ не более чем на 100 м. С появлением первых проталин зверьки шире осваивают периферию россыпей, регулярно удаляясь на 200–300 м. В период же интенсивного размножения каждая группировка осваивает территорию в несколько квадратных километров. Наблюдения за распределением меченных нуклидами особей показало, что это происходит вследствие ежесуточных выходов на расстояние до 500 м и образования временных поселений за счет того, что при определенных условиях часть зверьков не возвращается после очередного дальнего выхода из резервации. Таким путем формируются пространственные группировки лесных полевок с различной динамикой численности и другими специфическими параметрами.

Использование мечения несколькими маркерами с последующим разделением каждого из них позволяет проводить комбинированное мечение на разных экспериментальных площадках в одно и то же время или на одной площадке в разные сроки.

А. Н. Баженов (1986) приводит пример применения радионуклидов, введенных при помощи инъекций (табл. 39, 1.2), для мечения потомства лесных полевок. В горной тайге на двух участках весной было помечено радионуклидами 99 самок двух видов лесных полевок. В конце лета плашками, расставленными вокруг места мечения и в радиусе 1–3 км, было отловлено 1147 полевок, из которых 222 были мечеными. Оказалось, что красные полевки перемещаются значительно дальше, чем рыжие, причем летом они расселяются на расстояние, равное длине суммарного суточного хода зверька при оседлом образе жизни. Средняя площадь, которую осваивает рыжая полевка и ее потомство за один репродуктивный сезон, равняет-

ся 500 га (при радиусе расселения 1290 м), а красная полевка — 1600 га (при радиусе расселения 2290 м). Различие объясняется тем, что величина суточного пробега у красной полевки значительно больше, чем у рыжей (Никитина, 1980 а).

VI. ОБИТАТЕЛИ НАСЕЛЕННЫХ ПУНКТОВ

В этом разделе мы рассмотрим методы мечения синантропной формы серой крысы и домовых мышей.

VI.1.1. СЕРАЯ КРЫСА (СИНАНТРОПНАЯ ФОРМА)

Крыс синантропной формы впервые метил Б. Л. Шура-Бура с соавторами (1962) с помощью радиоактивных нуклидов.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Окрашивание или выстригание шерсти на разных участках тела (табл. 38, 4). Серую крысу метили окраской урзолом Д и выстриганием шерсти (Соколов, Карасева, 1985; Карасева, 1990 б). А. Г. Михайленко (1982) метил крыс белой масляной краской, крысы быстро выгрызали эти участки, и становились заметны темные пятна подшерстка. За мечеными крысами легко вести визуальные наблюдения, так как они очень быстро привыкают к присутствию человека и не боятся его, ведут себя совершенно естественно и даже могут влезать на сапог наблюдателя, если он сидит неподвижно.

Крыс отлавливают разными ловушками. А. Л. Михайленко (1982) ловил их вершами, мы употребляли зайцевские ловушки. Наиболее удобны ловушки Хэвхэрта увеличенных размеров. Для крыс эта конструкция ловушки наиболее удачна, так как зверьку этого вида особенно свойственно перебегать под укрытиями. В данном случае он видит просвет на другом конце ловушки и пытается перебежать через нее. С помощью этих методов мечения выяснен характер использования территории серыми крысами.

Образ жизни синантропных крыс значительно отличается от такового экзoантропной экологической формы. Обитающие в природе крысы ведут себя как мелкие хищники. Они, как уже было сказано, должны широко перемещаться в поисках корма, скрываться от преследования врагов, переносить неблагоприятную погоду. Синантропные крысы в большинстве случаев обеспечены кормом, им не надо далеко ходить в его поисках. Под крышей они не подвергаются воздействиям неблаго-

приятных погодных условий, а врагов среди животных у них не так много. Все эти особенности накладывают отпечаток на пространственную структуру их населения. В основном это касается размеров, конфигурации и взаимного расположения участков обитания. Однако в целом характер использования территории крысами обеих экологических форм видоспецифичен.

А. Г. Михайленко (1982), работая в Молдавии на свиноводческой ферме, установил, что крысы живут группами («парцеллами»). В пределах их участков, так же как у эктоантропных крыс, выделяется территория (30–50 % площади участка), которую самец-доминант, постоянно патрулируя, защищает от вторжения посторонних особей. Перекрываются обычно лишь не охраняемые части групповой территории, на которых держатся преимущественно подчиненные крысы. Всего отмечено семь «парцелл», которые в свою очередь объединяются в три группы более высокого ранга. За пределы общей территории крысы фактически не выходили.

С помощью этого же метода — визуального наблюдения за индивидуально мечеными крысами — на Кубани показано, что в свиноводческой площадке 1820 м² обитало 4 группы крыс, на территориях которых не появлялись другие особи. Перемещения в пределах участка были невелики — 15–25 м (Соколов, Карасева, 1985; Карасева, 1990 б). Групповые участки крыс были относительно изолированы друг от друга, и между ними располагались нейтральные площади, приуроченные к коридорам свиноводческой площадки и проходам между загонами, в которых содержатся свиньи.

Мечение крыс с помощью телеметрии (табл. 38, 5) у нас в стране не проводили. В Британии в сельской местности был проведен эксперимент со взрослым самцом крысы, на которого надели радиопередатчик в виде ошейника, отпустили на месте поимки и в последующие дни проводили радиослежение. Вокруг норы были расставлены кормушки. В первые дни крыса кормилась на них и никуда не уходила. Когда кормушки убрали, то она в поиске корма стала широко перемещаться, уходя на 300–400 м, где и находила кормушку, но затем возвращалась в свою нору. Через 7 дней, когда кормушки были изъяты, зверек сильно расширил сферу своего перемещения. Он посетил другую, ранее не обитаемую нору в 1,5 км от своей норы, провел там 3,5 часа и затем вернулся в свою нору. В течение одной ночи крыса двигалась по кругу в пределах 3,5 км и возвращалась в свою нору (Taylor, 1978; Quay, 1978).

Этот эксперимент показывает, каких значительных размеров достигает, с одной стороны, подвижность крыс при поиске корма, и с другой — как велик консерватизм в использовании территории при наличии корма.

МАССОВОЕ МЕЧЕНИЕ

Применение радиоактивных нуклидов (табл. 39, 7.7). Этот метод для мечения крыс применяли многие исследователи (Шура-Бура и др.,

1962; Полежаев и др., 1962; Судейкин, 1976). В качестве метки употребляли радиоактивный фосфор (^{32}P) или радиоактивный кальций (^{45}Ca) в дозировке (0,6–0,8 мг на 1 кг приманки). Затем вели широкий облов территории капканами или затравливали крыс ядохимикатами. От трупов зверьков брали часть хвоста, сжигали его и определяли в золе наличие изотопа.

С помощью этого метода было установлено, что, несмотря на большой консерватизм, крысы в определенных ситуациях достаточно подвижны. Повышение подвижности наблюдается весной, что связано с активацией полового инстинкта. Так, в Москве переселенцы весной составляли 82 %; осенью — только 54 % (Судейкин, 1976). Причиной переселений крыс может быть и разрушение обитаемых ими построек, а также исследовательская активность, в том числе поиск корма. В. А. Судейкин (1976) описал передвижение пасюков в городе на расстояние 4 км, а в одном случае — 10 км. Но в подавляющем большинстве случаев (82,5 %) крысы перемещались на расстояние не больше 4 км.

Введение в организм антибиотиков (табл. 39, 2). Это очень простой способ, который дает хорошие результаты (Карасева и др., 1986). Мы уже говорили о нем, описывая мечение крыс экзоантропной формы. С его помощью получены материалы, характеризующие перемещения синантропных крыс.

Как известно, у синантропных крыс в отличие от экзоантропных нет зимой перерыва в размножении. Тем не менее, весной значительно увеличивается их половая активность, и в связи с этим значительная часть зверьков как в сельской, так и в городской местности выселяется из помещений в окружающие биотопы.

Вероятно, это выселение определяется также потребностью в витаминизированном корме. До появления метода мечения зверьков тетрациклином было неизвестно, на какие расстояния уходят крысы и какая их часть остается в населенном пункте.

В Ярославской области в деревне на свиноферме в мае была разложена приманка с тетрациклином (1 % к весу приманки). В июле этого же года был тщательно обследован берег ручья, который шел от деревни и тянулся на несколько километров, а затем впадал в озеро. Норы крыс и другие следы их пребывания были встречены в местах, заросших ивой, ольхой, орешником и другими кустарниками. Все эти места были обловлены капканами. Одновременно капканы были выставлены и на свиноферме. На ферме было отловлено 16 крыс, из которых 9 (56 % \pm 12) было меченых, а у ручья — 53 крысы, из них 8 меченых (15,3 % \pm 8). Меченые крысы на ручье были пойманы в 2 км от свинофермы. Из шести взрослых меченых самок три были кормящими. Следовательно, крысы, переселившиеся на берег ручья, остались там жить. Осенью при обследовании берега ручья свежих следов, говорящих о пребывании здесь

крыс, не было; вероятно, они переселились обратно в деревню (Карасева и др., 1986).

Этот метод применяла также В. К. Мелкова (1987), работая в подвале многоэтажного здания. Ее данные показали крайне малую подвижность крыс зимой в условиях отапливаемого помещения и обилия корма. Из 31 меченой особи 27 были отловлены на месте мечения и только 4 за ее пределами. Самое дальнее перемещение меченой крысы составляло 37 м.

VI.1.2. ДОМОВАЯ МЫШЬ (СИНАНТРОПНАЯ ФОРМА)

Домовых мышей синантропной формы у нас в стране маркировали в основном И. С. Хохлова, Б. Р. Краснов и И. А. Кайдун.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ МЕЧЕНИЕ

Ампутация пальцев с повторным выловом (табл. 38, 1). Методом ампутации пальцев И. С. Хохлова (1982) показала, что в отличие от мышей экзоантропной формы мыши, обитающие в населенных пунктах, в частности в сельской местности, очень консервативны в использовании территории. Каждое строение населяет одна семья мышей. Обычно она состоит из одного самца, одной или нескольких самок и их потомства. Молодые мыши из жилых помещений выселяются в природные станции. Как уже было сказано выше, в открытых станциях участки обитания самок не перекрываются, однако в населенных пунктах при высокой численности и невозможности выселения участки самок перекрываются, что ведет к снижению темпов размножения путем нарушения хода эстральных циклов (Хохлова, 1986).

Б. Р. Краснов и И. А. Кайдун (1986) показали, что на крайнем северо-востоке России мыши за последние десятилетия впервые заселили ряд населенных пунктов, где образовали стойкие поселения. С помощью мечения была показана слабая структурированность группировок мышей в поселениях, образуемых в районе недавнего «освоения».

* * *

За последние десятилетия благодаря применению методов мечения (радионуклидами, телеметрия, мечение окрашиванием и выстриганием шерсти на разных частях тела, различение по естественным признакам и др.) получены принципиально новые материалы не только по экологии, но и по этологии грызунов. Как бы ни были приближены к естественным условия проведения экспериментов в лабораториях, они не могут полностью заменить непосредственных наблюдений за поведением грызунов в местах их обитания.

Наблюдая за меченым зверьком или следуя за ним, можно реально оценить особенности его поведения: исследовательского, маркировочного,

комфортного, кормового и др. В ряде случаев удастся с помощью наблюдений за мечеными зверьками уловить социальные взаимоотношения особей. Поэтому наблюдения в природе часто могут в какой-то степени корректировать даже очень ценные результаты, полученные в вольерах.

* * *

Таким образом, при всем многообразии описанных методов изучения грызунов в полевых условиях необходима дальнейшая их разработка и усовершенствование с учетом тех природных условий, в которых они применяются.

Работая с теми или другими методами, надо подходить к ним творчески, и в то же время методы обязательно должны быть стандартизованы, для того чтобы полученные результаты можно было сопоставить.

ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА И ГЕНЕРАТИВНОГО СОСТОЯНИЯ

Одна из важнейших задач, которую приходится решать зоологам при изучении грызунов в полевых условиях — определение демографической и функциональной структуры популяций. Эти характеристики и их изменения во времени и пространстве напрямую связаны с темпами размножения и смертности животных. Анализ структуры населения часто дает ключ к пониманию видовых и популяционных особенностей динамики численности представителей разных систематических групп грызунов, а также позволяет прогнозировать ее уровень.

Для получения сравнимых данных по структуре популяций необходимы стандартизированные методики определения возраста и генеративного состояния животных отдельных видов или систематических групп, а также единый подход к обработке имеющихся материалов. В отечественной литературе наиболее детально эти вопросы рассмотрены в статье Н. В. Тупиковой 1964 года «Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих», которая давно стала библиографической редкостью. Раздел этой статьи, посвященный размножению, до сих пор остается наиболее квалифицированным и полным методическим пособием по определению генеративного состояния грызунов и насекомыхоядных. Поэтому с согласия автора мы включили в свою книгу большую часть оригинального текста, таблицы и рисунки. Сделаны лишь небольшие купюры и добавлена форма для обработки материала из статьи А. Д. Бернштейн (2006). В разделе по определению возраста первоначаль-

ный текст Н. В. Тупиковой видоизменен и в него включены новые литературные данные, опубликованные за последние 40 лет. Все дополнения к этому разделу и подбор новых литературных данных выполнены Т. Ю. Чистовой. Для удобства определения возраста представителей разных видов мы свели разнородные данные, имеющиеся в литературе, в определительные таблицы с указанием авторов каждого материала. Рисунки приведены без изменений, в оригинальном виде со ссылкой на авторов.

Помимо материалов по грызунам статья Н. В. Тупиковой включала методики определения генеративного состояния и возраста некоторых групп насекомоядных (землеройки, кроты), которые часто встречаются в уловах вместе с грызунами. Мы сочли целесообразным оставить эти разделы в данной главе, так как такого рода сведения могут оказаться весьма полезными при проведении комплексных исследований мелких млекопитающих.

В конце главы приведены примеры использования перечисленных здесь методов анализа возрастнo-функциональной структуры популяций грызунов.

I. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА

Возрастная структура популяции наряду с половым составом и интенсивностью размножения служат важнейшими показателями, характеризующими состояние популяции, и во многом определяют ее динамику. Однако принципы и методы определения возраста млекопитающих до сих пор разработаны недостаточно. Многие исследователи выделяют так называемые «возрастные» группы (*juv*, *subad*, *ad*, *senex*), пользуясь в качестве критериев весом, длиной тела и степенью половой зрелости. Все эти показатели весьма изменчивы и, помимо возраста, зависят от ряда других факторов. Вес и длину тела можно использовать для определения возраста лишь в короткий период интенсивного роста особей, а затем темпы их роста в большей степени определяют условия существования и физиологическое состояние. Возраст наступления половой зрелости также зависит от времени рождения, плотности популяции и внешних условий. У мелких грызунов он колеблется от 3–4 недель до 7–12 месяцев. Как правило, в возрасте нескольких недель созревают зверьки, родившиеся весной и в начале лета. Зверьки, родившиеся в конце лета и осенью, обычно созревают после зимовки. В годы интенсивного нарастания численности большая часть зверьков, родившихся весной и в первую половину лета, в этом же сезоне достигает половозрелости и дает потомство. В годы, предшествующие сокращению численности, в раннем возрасте созревает лишь небольшая часть молодняка, большинство молодых зверьков остается неполовозрелыми. Поэтому момент наступления половозрелости не может служить критерием возраста. Употребление тер-

минов *subadultus*, *adultus* и других вызывает еще одно возражение. Одни исследователи понимают под ними действительно определенные возрастные группы, другие вкладывают в них понятие половозрелости, третьи употребляют эти термины, не отдавая себе отчета в их содержании. Это приводит к путанице и исключает возможность сопоставления материалов разных авторов. Мы считаем, что для внесения ясности в этот вопрос нужно четко разграничить понятия «возраст» и «половозрелость». При анализе материала необходимо пользоваться как показателями возраста (абсолютного или относительного), так и показателями половозрелости и проводить их в сопоставлении. Возможно, настало время отбросить латинские термины *subadultus* — *adultus* и другие и пользоваться русскими — «неполовозрелый», «половозрелый», а возраст выражать в месяцах или условных группах. Если возраст не определен точнее, имеет смысл выделять среди добытых особей хотя бы две возрастные группы: перезимовавшие и сеголетки (родившиеся в текущем году).

Возраст детенышей и молодых особей можно определять по комплексу внешних признаков, в частности по строению меха и стадиям возрастной линьки. Внешние морфологические признаки (пигментация еще голой кожи, развитие шерстного покрова, формирование ушной раковины и слухового прохода, прорезывание зубов, формирование пальцев, прорезывание, сроки линьки из детского наряда во взрослый) формируются у детенышей и молодых зверьков в определенном возрасте. Порядок, сроки появления и развития этих признаков устойчивы. Таблица определения возраста по этим признакам дана для 13 видов в работе Н. В. Тупиковой и Л. В. Каледы (1957).

Для всех видов грызунов по меху (детскому, в период линьки, взрослому) определяют возраст молодых зверьков, когда еще ни пластика черепа, ни строение зубов не имеют существенных различий.

Детский наряд молодых зверьков, как правило, более тусклой окраски, волосы короче и реже, чем у взрослых. Для обнаружения линьки у зверька раздувают мех, и на месте раздвинувшихся волос бывает хорошо видна «щетка» новой шерсти. Раздувая мех последовательно на всем теле, можно легко и быстро обнаружить весь рисунок линьки (рис. 1). Зная последовательность прохождения линьки у изучаемого вида, надо искать подрост в соответствующих местах: у маленьких зверьков — там, где он начинается (на груди и под лапками), у больших зверьков — там, где он заканчивается (на голове и на спине у корня хвоста). Когда линька заканчивается ее не всегда легко заметить по состоянию меха. В этом случае шкурку надо снять и посмотреть темные пятна на мездре в области темени и корня хвоста. У зимовавших зверьков мех более тусклый, неровный, растрепанный. По строению взрослого наряда зимовавших от сеголеток можно отличить у одних видов до осени (большая песчанка, водяная полевка), у других — эти различия пропадают раньше (мыши, серые полевки и др.).

Для описания и сортировки накопленных данных, полученных при изучении прижизненной линьки грызунов, А. Д. Миронов и О. М. Голубева (1999) предложили простой способ компьютерной обработки массивов псевдографической информации. В его основе лежит работа с блоками ячеек в программе Excel. На электронном листе размещаются бланки со стилизованным изображением зверька. Линные поля отмечают соответствующим цветовым и цифровым маркированием соответствующих ячеек. Площадь линных полей определяется подсчетом суммы маркированных ячеек. Расположение линных полей характеризуется вертикальным и горизонтальным цифровыми рядами, обозначающими данный блок.


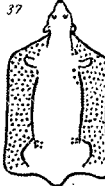



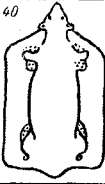












По окончании интенсивного роста и появлении взрослого наряда по структуре меха и размерам можно в лучшем случае отличить зимовавших от сеголеток. Поэтому в качестве возрастных критериев используют целый ряд признаков, связанных с развитием зубной системы, черепа и другими показателями.

По особенностям формирования зубной системы грызунов можно разделить на три группы:

1. Виды, у которых коренные зубы с момента появления имеют корни.
2. Виды, у которых коренные зубы к моменту появления не имеют корней. Они появляются в определенном возрасте и увеличиваются по мере старения зверьков.
3. Виды, у которых коренные зубы не имеют корней в течение всей жизни.

Для корнезубых грызунов наиболее точные результаты при определении возраста дает анализ состояния зубной системы. Этот метод удобно использовать при сборе материала в полевых условиях. Для видов с постоянным ростом зубов в качестве критерия возраста лучше всего использовать краниологические показатели в сочетании с экстерьерными. Ниже мы перечисляем критерии, на которых основано большинство современных методов определения возраста грызунов и мелких насекомоядных.

1. Степень стертости жевательной поверхности и коронки зубов (для видов, у которых зубы с момента появления имеют корни).
2. Соотношение высоты коронки и длины корня (для видов, у которых коренные зубы не имеют корней к моменту появления; они появляются в определенном возрасте и удлиняются по мере старения зверьков).
3. Морфологические пропорции черепа, пропорции отдельных его частей, развитие гребней, швов, структура костей (для видов, у которых коренные зубы не имеют корней в течение всей жизни).
4. Комплекс экстерьерных признаков.
5. Вес хрусталика глаза.
6. Число ростовых слоев в зубах и кости.
7. Особенности развития скелета, исследованные рентгенологическим методом.

Виды	СРОКИ ЛИНЬКИ В ДНЯХ				
<i>Ce triton</i> <i>" migratorius</i> <i>Rh. optimus</i>	25-30 27-30 30 	35 32-34 37 	40 35-38 45 	45 40 52 	50 45 60 
<i>Mesoxia indica</i>	40 	45 "	50 "	55 "	60 "
<i>Ap. ooparus</i> <i>" silvaticus</i> <i>" flavicollis</i> <i>" speciosus</i> <i>Mus musculus</i>	30-33 30-32 30 28-30 	35 30-35 	38 40 .. 35-38 	42 43 45 50 40 "	45 45-50 50 60 40-45 "
<i>L. lagurus</i>	25 	27 "	30 "	33 "	35 "
<i>Micr. arvalis</i>	26-28 "	30-32 	34 35 	37-39 	40-42 "
<i>D. torquatus</i>	28-30 	32 	35 	40 	45 
Стадии линьки	I	II	III	IV	V



← **Рис. 1.** Ход и сроки первой возрастной линьки у различных видов мелких грызунов (цит. по: Тупикова, Каледе, 1957): 1 — ювенильный наряд; 2 — подрост; 3 — наряд взрослого зверька

Некоторые методики определения возраста, основанные на приведенных здесь критериях, можно использовать непосредственно в экспедиционных условиях или сразу после окончания полевых работ, так как они не требуют специальных мер для хранения и обработки материала. Большинство из них базируются на возрастных изменениях зубной системы и краниологических показателей (пункты 1–4). Эти методы лучше разработаны и апробированы на практике отечественными зоологами. Ниже мы остановимся на их описании. Остальные методики более сложны для применения и предполагают наличие у исследователя соответствующих фиксаторов и оборудования. Подробную характеристику этих методов можно найти в специальной литературе (Friley, 1947; Robetson, Shadle, 1954; Тапасов, 1966; Askaner, Hansson, 1967; Friend, 1967; Birney, Jenness, Baird, 1975; Клевезаль, 1978; Hagen, Stenseth, Ostbye, Skar, 1980; Thomas, Bellis, 1980; Stump, Anthony, 1983; Piechocki, 1986). В тех случаях, когда возраст можно определить несколькими способами, исследователь может применять их в комплексе или выбрать наиболее приемлемый для себя. При использовании весовых и размерных показателей, таких как вес хрусталика глаза и длина корня зуба, необходимо учитывать подвидовые и популяционные различия. Для более точного определения возраста желательно иметь эталоны: датированный материал из конкретной географической популяции. При этом черепа зверьков, выращенных в виварии, не могут служить эталоном, так как темпы роста свободноживущих и виварных зверьков различны. Относительные возрастные критерии (соотношение длины корня и высоты коронки зуба, пропорции различных частей черепа и пр.), вероятно, более универсальны, но также могут изменяться в зависимости от внешних условий, сезона года и физиологического состояния особей. Более подробно мы остановимся на этом при описании конкретных примеров.

1.1. ВИДЫ ГРЫЗУНОВ, У КОТОРЫХ КОРЕННЫЕ ЗУБЫ С МОМЕНТА ПОЯВЛЕНИЯ ИМЕЮТ КОРНИ

Если зубы имеют корни уже ко времени прорезания и растут только в период формирования зубного ряда, то степень стертости коронок может служить хорошим возрастным признаком. Сюда относятся все виды семейств беличьих, бобровых, соневых, тушканчиковых, слепышовых и мышиных.

У представителей перечисленных выше семейств жевательная поверхность зубов состоит из бугорков, гребней или их сочетания. У моло-

дых зверьков бугорки и гребни с острыми вершинами, целиком покрыты эмалью. С возрастом эмаль стирается, и увеличиваются обнажения дентина. Сначала отдельные пятна дентина появляются на вершинах бугорков и гребней, потом они сливаются в петли, а затем покрывают всю жевательную поверхность зуба. Эмаль сохраняется в виде узкой каемки лишь по краям коронки. В процессе стирания эмали бугорки и гребни притупляются и уменьшаются вплоть до полного исчезновения. Поверхность зуба делается плоской, стирается и уменьшается основная часть коронки, а потом и верхние части корней, выходящие к старости из альвеол. У таких видов наиболее точным показателем возраста может служить степень стертости жевательной поверхности коренных зубов. При этом череп чистить не нужно, достаточно отчленить нижнюю челюсть, чтобы она не мешала, и просмотреть зубы.

Для определения возраста живых зверьков О. Н. Котляровым (1988) была предложена методика, позволяющая контролировать возрастные изменения в строении жевательной поверхности коренных зубов, начиная с 8–9-дневного возраста животных. В основу метода положен принцип снятия тождественных слепков, который был предложен для установления межвидовых различий по отпечаткам зубов у молодых грызунов. В качестве копировального вещества применялась уплотнительная замазка типа У-20, обладающая чрезвычайной пластичностью, сочетающейся с микроструктурной зернистостью. Это позволяет получать четкое изображение достаточно мелких деталей строения практически всех элементов изучаемой структуры. Копировальная матрица представляет собой металлический стержень округлого сечения неодинакового диаметра с загнутым концом. Рабочая часть приспособления имеет шероховатую поверхность. Исследуемое животное предварительно наркотизируется парами эфира до полного обездвижения. Возможно избирательное копирование элементов зубного ряда как верхней, так и нижней челюсти. Поворачивая стержень примерно на 45°, можно произвести до четырех попыток снятия слепков без повторной наркотизации. Метод был успешно опробован на общественной и обыкновенной полевках и степной пеструшке.

Лучше всего определение возраста по степени стертости жевательной поверхности коренных зубов разработано для серого сурика и байбака, бурундука, малого и крапчатого сусликов, лесной и орешниковой сони, сониполчка, обыкновенной белки, лесной мышовки, серых и черных крыс, разных видов мышей. Определительные таблицы и рисунки по этим видам даны ниже (табл. 1–12; рис. 2–11).

Кроме того, этим же методом успешно определяли возраст у обыкновенного слепыша (Пузаченко, 1991), разных видов тушканчиков (Лобачев, Шенброт, 1977), обыкновенного хомяка (Грулих, 1986). На основании различий в строении коренных зубов составлены хорошие таблицы для определения возраста бобров с точностью до года у молодых и для приближенного определения возраста взрослых зверей (Бородина, 1970 а, б).

I.1.1. ОБЫКНОВЕННАЯ БЕЛКА

ТАБЛИЦА 1

Определение возраста белки по стертости зубов
верхней челюсти (по материалам И. Д. Кирилс, 1937)

Возраст	Состояние зубов верхней челюсти
2–3 месяца	M^3 не прорезался или начал прорезаться. Pm^2 молочный, его корона имеет треугольную форму, его жевательная поверхность вдвое меньше, чем у M^1 , а передний корень сильно выступает вперед. Pm^1 обычно отсутствует. Обнажения дентина имеются только на больших наружных бугорках Pm^2 (рис. 2, I)
3–4 месяца	Pm^1 отсутствует; Pm^2 молочный. Обнажения дентина видны на наружных бугорках Pm^2 и M^1 . Нередко небольшая черточка дентина есть и на внутреннем бугорке Pm^2 (рис. 2, II)
4–5 месяцев	Зубной ряд неполный или не выровнялся, происходит смена молочного Pm^2 на постоянный. Иногда под сохранившимся молочным зубом виден постоянный зуб. В этих случаях молочный зуб выступает над общей жевательной поверхностью зубного ряда (рис. 2, III)
6–9 месяцев	Зубной ряд верхней челюсти полный и выровнявшийся. Все зубы постоянные, рост их прекратился. Обнажения дентина в виде небольших пятнышек имеются на больших наружных бугорках всех зубов верхней челюсти. Иногда небольшие черточки дентина появляются на поперечных гребнях M^1 и M^2 и на внутреннем бугорке M^1 (рис. 2, IV)
Старше 1 года	Обнажения дентина на больших наружных бугорках всех зубов вытянуто-грушевидной формы. На поперечных гребнях веретеновидные пятна дентина имеются только на M^1 и M^2 , на внутренних бугорках этих же зубов видны полулунные обнажения дентина. Изредка едва заметная черточка дентина появляется на внутреннем бугорке M^3 (рис. 2, V)
Старше 2 лет	Пятна дентина больших наружных бугорков коренных зубов слились с обнажениями дентина на поперечных гребнях. Полулунные обнажения дентина ясно видны на внутренних бугорках всех зубов верхнего ряда, причем на Pm^2 пятно дентина развито слабее, чем на остальных зубах (рис. 2, VI)
Старше 3 лет	Пятна дентина появились на малых бугорках наружного края зубов. На M^1 пятно дентина подковообразной формы, обращенной вершиной внутрь. На M^2 и M^3 поперечные дентинные полосы близко подошли к серповидным пятнам дентина внутренних бугорков этих зубов, но еще не слились с ними. На M^3 появилась полоска дентина вдоль его заднего края (рис. 2, VII)

Возраст	Состояние зубов верхней челюсти
Старше 4 лет	Площадь обнажений дентина составляет почти четверть жевательной поверхности. Поперечные полосы дентина сомкнулись или почти сомкнулись с пятнами дентина внутренних бугорков на всех коренных зубах, образовав на первых двух подковообразные фигуры. Обнажение дентина на M^3 имеет вид полуподковы (рис. 2, VIII)
Старше 5 лет	Дентин обнажился на всех бугорках и гребнях верхних зубов; его площадь занимает около трети жевательной поверхности. Пятна дентина поперечных гребней и внутренних бугорков слились в подковообразные фигуры на Pm^2 , M^1 и M^2 . Задняя кромка M^3 сильно стерта (рис. 2, IX)
Старше 6 лет	Площадь обнажений дентина составляет примерно половину жевательной поверхности верхнего зубного ряда. Бугорки и гребни на всех четырех зубах едва возвышаются над их жевательной поверхностью. На всех зубах пятна дентина имеют вид подковообразных фигур. Стерлась значительная часть блюдцеобразной поверхности кроны M^3

1.1.2. АЗИАТСКИЙ БУРУНДУК

ТАБЛИЦА 2

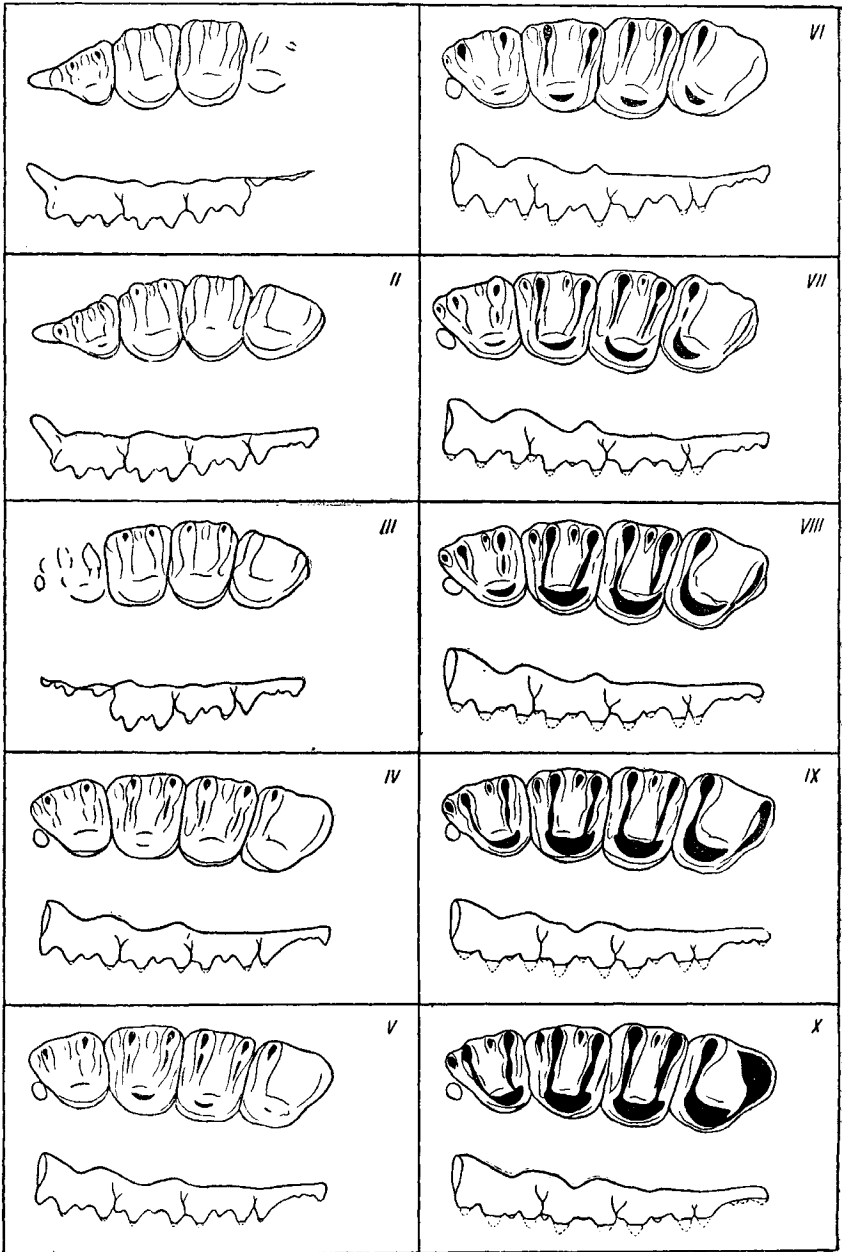
Определение возраста бурундука
(по материалам Н. Г. Шубина, 1965)

Возраст	Индекс стертости M^2	
	весна	осень
Менее года	Нет или незначительные обнажения дентина на поверхности зубов	
1 год (перезимовавшие одну зиму)	0,1–5,0 %	До 9,0 %
2 года (перезимовавшие 2 зимы)	5,1–9,0 %	> 9,0 %
3 и более лет	> 9,0 %	

Индекс стертости M^2 — величина отношения площади обнажения дентина ко всей поверхности зуба (в процентах). Для этого при 20-кратном увеличении на лист бумаги с помощью рисовального аппарата наносили контуры среднего коренного зуба верхней челюсти и обнажения дентина на нем.

Рис. 2. Возрастные стадии стирания коренных зубов верхней челюсти обыкновенной белки (цит. по: Кирис, 1937): I — 2–3 месяца; II — 3–4 месяца; III — 4–5 месяцев; IV — 6–9 месяцев; V — старше 1 года; VI — старше 2 лет; VII — старше 3 лет; VIII — старше 4 лет; IX–X — старше 5 лет





I.1.3. Сони

ТАБЛИЦА 3

Определение возраста лесной сони по зубам верхней челюсти
(по материалам М. Н. Лозан, 1961)

Возраст		Состояние зубной системы		
		май–июнь	июль–август	сентябрь–октябрь
Молодняк	25–27 дней	Pm и M ² ниже уровня M ¹		
	Более 35 дней		M ² равен M ¹ , про-резается M ³	
	Более 50 дней		M ³ хорошо развит. Зубы высокие с острыми гребнями (рис. 3 а)	
Зверьки, пережившие первую спячку	11–12 месяцев	На жевательной поверхности коренных зубов нет видимых изменений		
	13–14 месяцев		Начинается стирание эмали на вершинах гребней с внутренней стороны жевательной поверхности зубов. Здесь дентин постепенно обнажается в виде точек, которые, соединяясь, образуют в этих местах небольшие плоские поверхности	
	16–17 месяцев			Поверхности обнажения дентина увеличиваются и доходят до наружной стороны зубов, имея вид узких полос вдоль выступающих эмалевых гребней (рис. 3 б)

Окончание ТАБЛИЦЫ 3

Возраст		Состояние зубной системы		
		май–июнь	июль–август	сентябрь–октябрь
Зверьки, пережившие вторую спячку	24–25 месяцев	Обнаженные полосы дентина, расположенные вдоль вершин гребней на жевательной поверхности верхних коренных зубов, становятся более широкими (рис. 3 в)		
	26–27 месяцев		На относительно ровной жевательной поверхности коренных зубов образуются небольшие углубления, в которых гребни эмали полностью разрушены	
	28–29 месяцев			Сумма углублений, в которых гребни эмали полностью разрушены, превышает половину поверхности зуба; на уцелевшей части зуба сохраняются лишь остатки стертых гребней
Зверьки, пережившие третью спячку		Коренные зубы частично стерты	Углубления занимают всю жевательную поверхность зуба (рис. 3 з)	

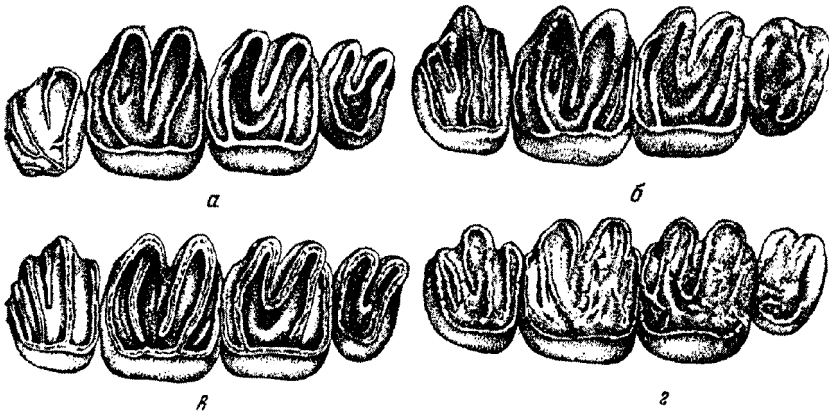


Рис. 3. Возрастные изменения верхних правых коренных зубов лесной сони (цит. по: Лозан, 1961): *a* — I группа; *б* — II группа; *в* — III группа; *г* — IV группа

ТАБЛИЦА 4

Определение возраста орешниковой сони по зубам верхней челюсти (по материалам М. Н. Лозан, 1961)

Возраст		Состояние зубной системы		
		май–июнь	июль–август	сентябрь–октябрь
Молодняк	15–16 дней	Прорезываются M^1 и M^2		
	30 дней	Появляется M^3 и обозначается место прорезывания Pm		
	40 дней		Состав зубов полный, но Pm и M^3 еще не достигают высоты M^1 и M^2	
	Около 50 дней		Все верхние коренные зубы равны между собой по высоте. Эмалевые гребни на их жевательных поверхностях острые (рис. 4 а)	
Зверьки, пережившие первую спячку	12–13 месяцев	Вершины эмалевых гребней на жевательной поверхности коренных зубов начинают притупляться (рис. 4 б)		

Возраст		Состояние зубной системы		
		май–июнь	июль–август	сентябрь–октябрь
Зверьки, пережившие первую спячку	14–15 месяцев		Вершины эмалевых гребней кое-где стираются, на этих местах обнажается дентин (рис. 4 в)	
	16 месяцев			Вдоль вершин эмалевых гребней появляются продолговатые углубления обнаженного дентина (рис. 4 з)
Зверьки, пережившие вторую спячку	24 месяца	Полосы обнаженного дентина у вершин эмалевых гребней становятся чуть шире, чем было осенью предыдущего года (рис. 4 д)		
	25–27 месяцев		Эмаль сильно стерта, отдельные небольшие участки гребней полностью разрушаются. Дентин обнажается не только на гребнях, но и между ними (рис. 4 е)	
	28–29 месяцев			На жевательной поверхности некоторых коренных зубов эмалевые гребни целиком разрушены, на их месте образуются углубления (в дентине). На коренных зубах разрушение захватывает половину или большую часть жевательной поверхности, на которой еще сохраняются остатки разрушенных эмалевых гребней

Возраст		Состояние зубной системы		
		май–июнь	июль–август	сентябрь–октябрь
Зверьки, пережившие третью спячку	36 месяцев	От коренных зубов начинают отламываться кусочки, состоящие из частей тела зуба, вместе с жевательной поверхностью (рис. 4 ж)		

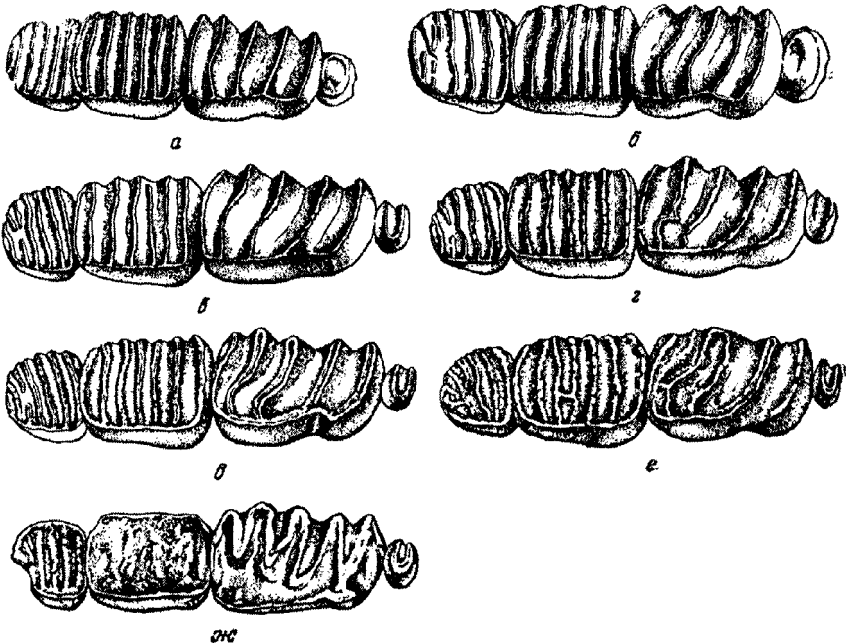


Рис. 4. Возрастные изменения верхних правых коренных зубов орешниковой сони (цит. по: Лозан, 1961): *а* — I группа; *б–г* — II группа; *д–ж* — III группа

ТАБЛИЦА 5

Определение возраста сони-полчка по зубам верхней челюсти
(по материалам С. С. Донаурова, В. К. Попова,
З. Н. Хонякиной, 1938)

Возраст	Состояние зубной системы	
	весна и первая половина лета	вторая половина лета и осень
25–30 дней	В верхней челюсти два коренных и прорезающийся молочный предкоренной	
60 дней	В верхней челюсти три коренных зуба, меняется молочный предкоренной	
3 месяца		Зубной ряд полный, но еще не выровнялся: Pm и M ³ ниже M ¹ и M ²
11–12 месяцев	Зубной ряд ровный. Гребни имеют ровные площадки. Обнажений дентина нет	
14–15 месяцев		На первом гребне Pm, на первом и втором гребнях M1, на первом гребне M2 заметны точки, а иногда и небольшие бороздки обнаженного дентина
2 года	Бороздки обнаженного дентина есть на всех зубах	
2 года 3 месяца		Бороздки обнаженного дентина есть на всех зубах
3 года	Сплошные обнажения дентина, занимающие всю площадь гребней. Дентин располагается в глубоких бороздках, по краям которых остались узкие эмалевые кромки	
3 года 3 месяца		Сплошные обнажения дентина, занимающие всю площадь гребней. Дентин располагается в глубоких бороздках, по краям которых остались узкие эмалевые кромки

I.1.4. СУСЛИКИ

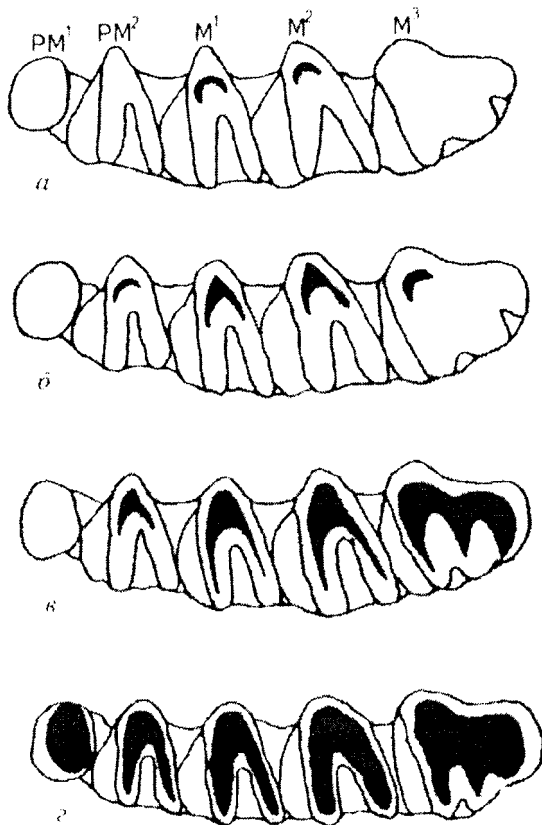


Рис. 5. Рисунки обнаженного дентина на поверхности зубов верхней челюсти у сусликов разного возраста (цит. по: Лобков, 1999): *a* — зубы годовалого зверька; *б* — зубы двухлетнего зверька; *в* — зубы трехлетнего зверька; *г* — зубы четырехлетнего зверька

ТАБЛИЦА 6

Определение возраста крапчатого суслика по степени стертости зубов верхней челюсти (цит. по: Лобков, 1999)

Возраст	Состояние зубной системы
1 год	Поверхность зубов не имеет обнажений дентина либо они имеются на M^1 и M^2 в виде узких дуг (рис. 5 <i>a</i>)
2 года	Обнажения дентина в виде узких дуг имеются на PM^2 , M^1 и M^2 . На M^3 в виде точки или дуги (рис. 5 <i>б</i>)

Возраст	Состояние зубной системы
3 года	Обнажения дентина хорошо выражены на РМ ² , М ¹ , М ² , в виде треугольных пятен, продолжающихся двумя узкими полосами на остальной поверхности зубов. На М ³ дентиновое пятно характерной формы занимает около половины поверхности зуба. На РМ ¹ иногда имеются небольшие дентиновые пятна (рис. 5 в)
4 года	Обнажения дентина на РМ ² , М ¹ , М ² , М ³ занимают почти всю поверхность зуба, РМ ¹ стерт до ровной площадки (рис. 5 з)
5 и более лет	Коронки некоторых зубов стерты почти до корней, отсутствуют отдельные зубы, а их альвеолы заросли

ТАБЛИЦА 7

Определение возраста малого суслика по стертости зубов
(по материалам Н. П. Наумова, 1936)

Возраст		Состояние зубной системы
весна	лето и осень	
1–1,5 месяца		Молочные зубы Рm ¹ , Рm ² верхнего зубного ряда значительно меньше следующих за ними коренных. Толщина Рm ¹ у альвеолы 1–2 мм. Передние корни Рm ² далеко выдвинуты вперед к резцам и наклонены к челюсти под углом 45. Также наклонен вперед тонкий Рm ¹ верхнего зубного ряда (рис. 6 I)
2-й год жизни	1-й год жизни	Зубной ряд имеет только постоянные зубы. Рm ² верхнего ряда стоит вертикально и имеет толщину около 1,7 мм; Рm ² лишь немного уже М ¹ . Обнажения дентина имеются не на всех пяти зубах верхнего ряда и обычно отсутствуют на Рm ² и Рm ¹ . Фигуры дентина в пределах одного зуба не образуют одной слитной фигуры, а разбросаны разобщенными пятнами (рис. 6 II, III, IV)
3-й год жизни	2-й год жизни	Обнажения дентина имеются на всех пяти зубах верхнего и нижнего рядов. Дентинные фигуры Рm ² и М ² верхнего ряда имеют вид дуг, часто прерывающихся, иногда имеют отростки, направленные к зубу, лежащему сзади. Гребень на Рm ¹ лишь немного понижен. Фигура обнаженного дентина на Рm ¹ нижнего ряда в виде буквы Г с добавочным отростком, направленным к резцам. Дентин обнажен на 30 % жевательной поверхности (рис. 6 V, VI)

Возраст		Состояние зубной системы
весна	лето и осень	
4-й год жизни	3-й год жизни	Дентинные фигуры на Pm^2 , M^1 и M^2 верхнего ряда имеют вид центрального тела с отходящими к внешней стороне зубного ряда тремя-четырьмя отростками. Зубной ряд плоский. Обнажение дентина на верхнем Pm^1 имеет форму положенной буквы Г. Гребень этого зуба стерт совершенно. Дентин занимает около 40–50 % жевательной поверхности зубного ряда (рис. 6 VII)
	4-й и 5-й год жизни	Pm^1 верхнего ряда стерт до невысокого сверху плоского столбика. Эмали на его жевательной поверхности не сохранилось. На зубах нижнего зубного ряда образовалась единая дентинная система (часто кроме Pm^1). Дентин на зубах верхнего зубного ряда занимает 60–70 % жевательной поверхности (рис. 6 VIII)
Старше 5–6 лет		Зубы разрушаются, стираются уже корни. Часто некоторые зубы выпали и альвеолы заросли (рис. 6 IX)

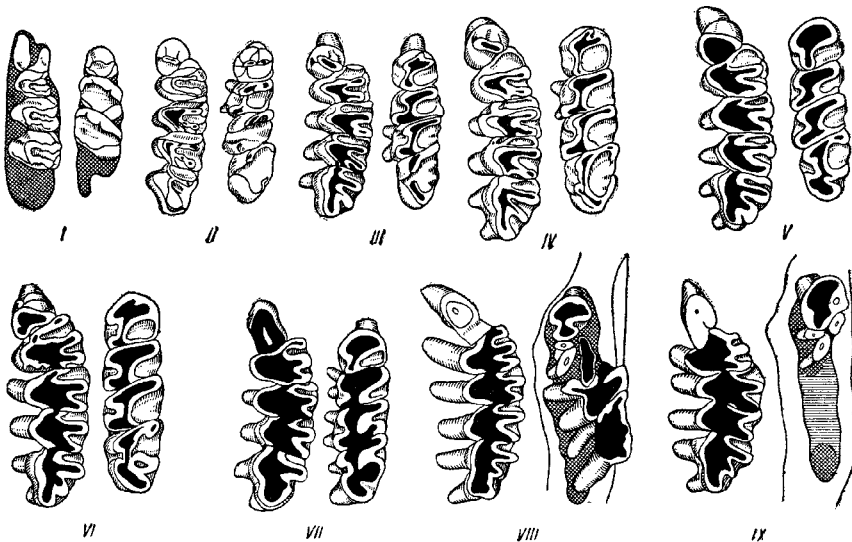


Рис. 6. Стирание зубов у малого суслика в зависимости от возраста (цит. по: Наумов, 1936): I — возраст 1–1,5 месяца; II — годовалый, весенний; III — годовалый летний; IV — двухлетний, весенний; V — двухлетний, добыт летом; VI — трехлетний, весенний; VII — трехлетний, добыт летом; VIII — старше четырех лет; IX — старше пяти лет. Слева зубы верхней челюсти, справа — нижней челюсти

ТАБЛИЦА 8

Определение возраста малого суслика по комплексу признаков
(по материалам Мейер, 1957)

Возраст	1 индекс	2 индекс	3 индекс	Стертость зубов	Развитие гребней	Средний вес зверьков
Детеныши	3,2–3,7	2,0–2,6	0,39–0,43	Имеются молочные зубы. Pm^1 сильно наклонен ко всему зубному ряду		≈ 80 г
Полувзрослые	3,4–4,3 (у макс. числа зв. 3,8)	2,4–3,0 (у макс. числа зв. 2,7)	0,35–0,41 (у макс. числа зв. 0,38)	Отсутствие стертости зубов	Мелкие размеры черепа, сближенные скуловые дуги, достаточно заметные венечные и ламбдовидные швы, отсутствие или слабое развитие гребней	≈ 129,5 г
Годовалые	3,8–4,4 (у макс. числа зв. 4,0–4,1)	2,6–3,1 (у макс. числа зв. 2,8–2,9)	0,35–0,42 (у макс. числа зв. 0,37–0,38)	Зубы стерты незначительно	Гребни развиты слабо	≈ 135 г
Старше года	3,9–4,6 (у макс. числа зв. 4,3–4,4)	2,8–3,4 (у макс. числа зв. 3,1–3,2)	0,32–0,39 (у макс. числа зв. 0,35–0,36)	Зубы сильно стерты	Гребни хорошо развиты	≈ 195 г

М. Н. Мейер предложила определять возраст малого суслика на основании краниологических признаков и веса зверьков. Определение возраста осуществляется в основном при помощи трех индексов:

1. Отношение кондилобазальной длины к длине зубного ряда.
2. Отношение скуловой ширины к длине зубного ряда.
3. Отношение затылочной высоты к кондилобазальной длине.

В качестве дополнительных критериев могут быть использованы показатели веса тела, степени стертости зубов, зарастания швов, развития гребней. При использовании только одного индекса (1) ошибка составляет 9 %.

1.1.5. СУРКИ

ТАБЛИЦА 9

Определение возраста серого сурка и байбака по стертости зубов и внешнему виду (по материалам В. И. Машкина, В. В. Колесникова, 1990)

Возраст	Состояние зубной системы	Внешний вид
<i>Сеголетки</i> (2–3 месяца)	Прорезаются коренные зубы M^3 и M_3 . Перед спячкой происходит замена молочных Rm^1 , Rm^2 и Rm_1 постоянными (рис. 7 А)	Заканчивается линька волосяного покрова. Хвост равномерно опушен (рис. 8 А, Б). Конец хвоста окрашен в темный, почти черный цвет. Нижняя половина хвоста равномерно темная. По размерам тела значительно мельче зверей остальных возрастных групп
<i>Однолетки</i> (после одной зимовки)	Все имеют постоянные зубы. Коронки предкоренных зубов по высоте находятся на одном уровне с коренными. Предкоренные Rm^1 , Rm^2 и Rm_1 острые, не стертые. Серпообразные стертости эмали с точечными обнажениями дентина появляются на центральных вершинах M^1 , M^2 , M_1 и M_2 (рис. 7 Б)	По размерам тела некоторые особи почти неотличимы от взрослых. Хвост равномерно опушен с темной окраской на конце. Нижняя сторона хвоста темнее верхней. В районе половых органов и на морде у самцов окраска меха одинаковая с прилегающими участками тела (без бурых пятен) (рис. 8 В)
<i>Двухлетки</i> (после двух зимовок)	На вершинах Rm^1 , Rm^2 и Rm_1 появляется каплевидная стертость эмали и точечные обнажения дентина. Серповидные стертости на M^1 , M^2 и M^3 имеют ответвления на средний и задний поперечные гребни этих зубов. В нижней челюсти на вершинах всех зубов появляются точечные стертости эмали, а на M_1 , M_2 и M_3 — и каплевидные обнажения дентина (рис. 7 В)	По размерам и массе тела звери не отличаются от взрослых. У отдельных самцов у половых органов бурое пятно от мочи. Хвост у двухлеток и особей старшего возраста неравномерно опушен, так как на отдельных участках линька задерживается (рис. 8 Г)
<i>Трехлетки</i> (после трех зимовок)	На всех зубах появляются дентиновые обнажения. От вершин M^1 , M^2 и M^3 в виде ответвлений обнажения распространяются на передние поперечные гребни зубов. На Rm^2 дентиновые обнажения приобретают форму полукруга с ответвлениями на поперечные гребни. На Rm_2 дентин конусообразно обнажается на поперечных гребнях. На M_1 , M_2 и M_3 дентиновые обнажения поперечных гребней соединяются узкими полосками стертости (рис. 7 Г)	У большинства самцов трех лет и более у половых органов мех приобретает бурый цвет, резко отличающийся от окружающих участков

Возраст	Состояние зубной системы	Внешний вид
<i>Четырехлетки</i> (после четырех зимовок)	Отдельные пятна стертости на M^1 , M^2 и M^3 соединяются в дентиновые поля и приобретают вид трезубца, а на Rm^2 — подковы. На M_1 , M_2 и M_3 дентиновые поля приобретают вид буквы «Н» (рис. 7 Д)	
<i>Пятилетки</i> (после пяти зимовок)	Площадь дентиновых полей значительная и на Rm^2 также приобретает форму трезубца. На M^1 , M^2 и M^3 — в виде трехпалой лапы с выровненными краями. На M_1 , M_2 , M_3 края дентиновых полей выравниваются и площадь их достигает 50 % жевательной поверхности (рис. 7 Е)	
<i>Шестилетки</i> (после шести зимовок)	Выравниваются края дентиновых полей и на Rm^2 . Стертость их достигает 50 % площади жевательной поверхности. На коренных зубах верхней и нижней челюсти площадь дентиновых обнажений достигает 60–70 % (рис. 7 Ж)	
<i>Семилетки</i> (после семи зимовок)	Рисунок стертости четкий. На жевательной поверхности верхних коренных зубов почти не остается эмали (около 90 % площади). Эмаль стенок коронки возвышается над стертymi участками дентина. На Rm^2 площадь оголенного дентина достигает 60–70 % (рис. 7 З)	
<i>Восьмилетки</i> (после восьми зимовок)	Жевательные поверхности верхних коренных зубов представляют собой сплошное обнаженное дентиновое желобовидное поле. В нижней челюсти дентиновые поля составляют 70–80 % поверхности зубов (рис. 7 И)	
«Старые» (после девяти зимовок и более)	Имеют полностью стертую эмаль на жевательной поверхности зубов. Из-за сильной стертости дентина в центре зуба могут образовываться отверстия. По высоте стачивания коронки сложно судить о точном возрасте	

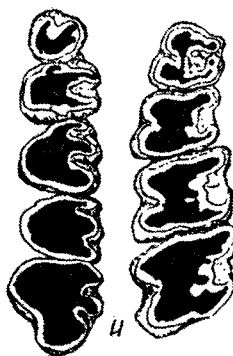
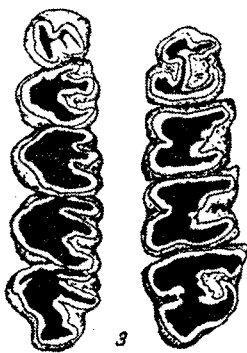
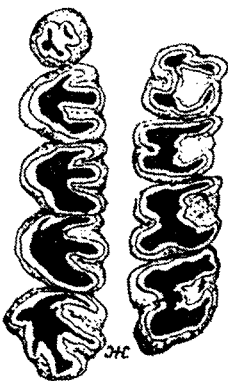
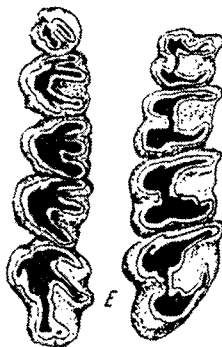
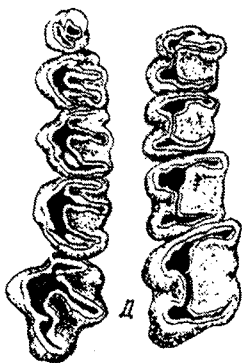
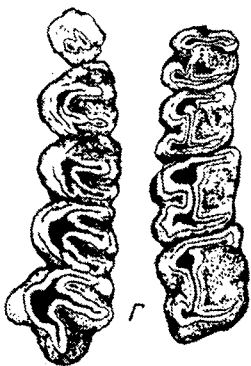
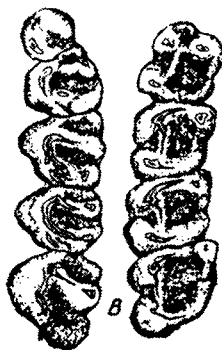
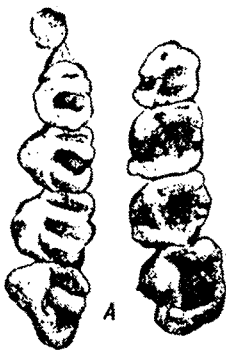


Рис. 7. Возрастные изменений стирания эмали и дентина жевательной поверхности зубов сурков (цит. по: Машкин, Колесников, 1990): *А* — сеголетка; *Б* — особь, пережившая 1 зиму; *В* — 2 зимы; *Г* — 3 зимы; *Д* — 4 зимы; *Е* — 5 зим; *Ж* — 6 зим; *З* — 7 зим; *И* — 8 зим и более. Для каждой пары фигур: слева — верхняя челюсть, справа — нижняя челюсть

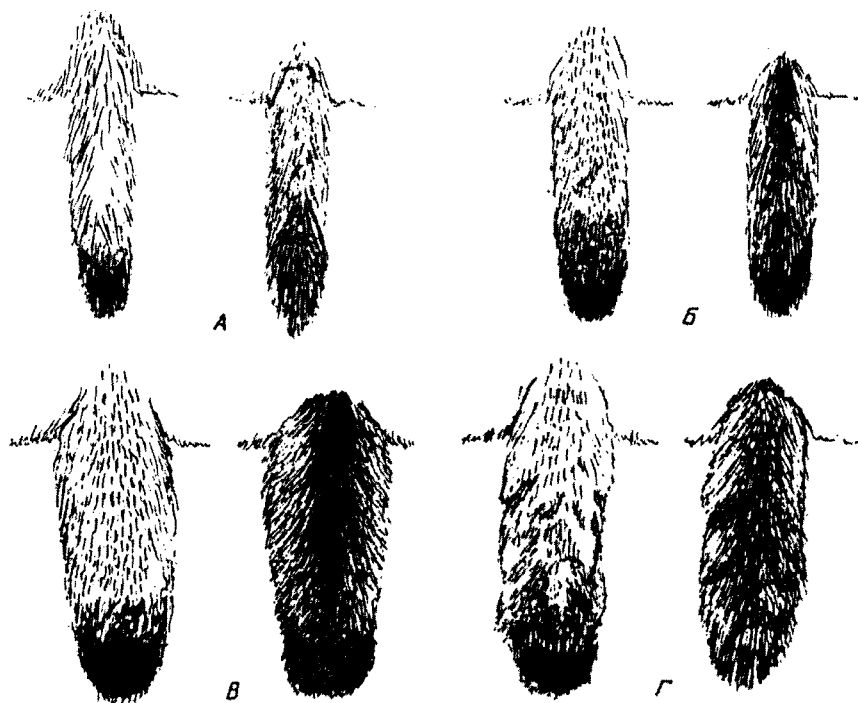


Рис. 8. Опушенность хвоста у неполовозрелых сурков (цит. по: Машкин, Колесников, 1990): *А* — сеголетка невылинявшая; *Б* — сеголетка вылинявшая; *В* — особь, пережившая 1 зиму; *Г* — 2 зимы. Для каждой пары фигур: слева — вид сверху, справа — вид снизу

Последовательность смены зубов и стертости эмали и дентина жевательной поверхности зубов сходна у байбака, серого сурка, тарбагана и сурка Мензбира и, видимо, характерна для всех евразийских сурков. В группе 4–7 летних сурков на рисунок стертости могут влиять индивидуальные особенности развития и питания зверей (Машкин, Колесников, 1990).

1.1.6. ЛЕСНАЯ МЫШОВКА

ТАБЛИЦА 10

Определение возраста лесной мышовки по степени стертости зубов (по материалам Kubik, 1952; цит. по: Тупикова, 1964)

Возраст	Состояние зубной системы
Сеголетки (осень) или перезимовавшие одну зиму (весна)	Зубы с острыми или чуть притупленными бугорками. Обнажений дентина нет
Перезимовавшие одну (осень) или две зимы (весна)	Бугорки стерты до половины. Обнажения дентина на каждом бугорке
2 года (осень) или 3 года (весна)	Коронки зубов стерты почти до основания. Бугорков нет. Эмаль сохранилась только в виде ободка зуба

1.1.7. КРЫСЫ

ТАБЛИЦА 11

Определение возраста серых и черных крыс по степени стертости зубов (цит. по: Карноухова, 1971)

Возраст	Изменение жевательной поверхности коренных зубов	
	минимальный предел	максимальный предел
От 20 дней до месяца	Зубной ряд 2/2. Зубы бугорчатые и только по наружному краю начинается слияние бугорков в неполные эмалевые поперечные петли. Дентин просвечивает сквозь слой эмали (рис. 9 I, а)	Зубной ряд 2/2. В верхней и нижней челюстях начинают прорезаться M^3 и M_3 . Зубы бугорчатые, по наружному краю начинается слияние бугорков в неполные эмалевые петли. Дентин просвечивает сквозь слой эмали (рис. 9 I, б)
От 1 до 4 мес.	Зубной ряд 3/3. M^3 ниже M^2 . В верхней и нижней челюстях слияние бугорков в неполные поперечные петли. <i>tb 7</i> обособлен во всех верхних зубах (рис. 9 II, а)	M^3 по высоте равен M^2 . Слияние бугорков в неполные поперечные петли без соединения в них дентина. <i>tb 7</i> в M^1 соединился в полную эмалевую петлю без соединения дентина (рис. 9 II, б)
От 3–4 до 6–7 мес.	Зубы разной высоты. M^3 и M_3 выше M^2 и M_2 . В узких поперечных эмалевых петлях дентин соединен не во всех петлях. <i>tb 7</i> в M^1 полностью соединен, обособлен только в M^2 и M^3 (рис. 9 III, а)	Зубы разной высоты, но M^2 и M^3 , M_2 и M_3 вторично почти равны по высоте. Толщина эмалевого слоя равна их высоте между зубами. Дентин соединен в узкие эмалевые петли. <i>tb 7</i> в M^1 полностью соединен, обособлен только в M^2 и M^3 (рис. 9 III, б)

Возраст	Изменение жевательной поверхности коренных зубов	
	минимальный предел	максимальный предел
От 6–7 мес. до года	Зубы разной высоты, но M^2 , M_2 и M^3 , M_3 почти равные. Поперечные эмалевые петли узкие. tb 7 в M^2 и M^3 обособлен, но прижат к прилегающей петле (рис. 9 IV, а)	M^2 и M^3 равны по высоте. В нижней части челюсти все зубы равные. Поперечные эмалевые петли средней ширины. tb 7 в M^2 и M^3 еще обособлен, прижат к прилегающей петле и начинает выравниваться с ней в высоту (рис. 9 IV, б)
От 1 года до 2 лет	Все зубы равны по высоте. Поперечные эмалевые петли средней ширины. По внутреннему краю зубного ряда верхней челюсти поперечные эмалевые петли соединены эмалевыми краями в продольном направлении, кроме первой петли в M^1 (рис. 9 V, а)	Все зубы равные. Поперечные эмалевые петли широкие. По внутреннему краю зубного ряда верхней челюсти эмалевые петли соединены в продольном направлении не только эмалевыми краями, но иногда и дентином (рис. 9 V, б)
От 2 до 3,5 лет	Имеется соединение дентина в продольном направлении во всех трех зубах и всех петлях, кроме первой петли в M^1 (рис. 9 VI, а)	Дентин соединился в продольном направлении во всех петлях верхней челюсти. В M^1 образовался «трезубец» (рис. 9 VI, б)
От 3,5 до 4 лет и более	Коронки зубов стертые почти до корней. Обнажения дентина занимают большую площадь жевательной поверхности зубов. От поперечных эмалевых петель остались следы (в M^1 петли идут от середины жевательной поверхности косо вниз до наружного края) (рис. 9 VII, а)	Обнажения дентина занимают всю площадь жевательной поверхности зубов (рис. 9 VII, б)

У черных крыс аналогичная стертость зубов наблюдается в несколько более позднем возрасте. Возрастные группы, выделенные по стертости зубов, не более чем в 60 % случаев совпадают с возрастными группами, составленными по длине тела. Точного соответствия количества линий склеивания в гистологических препаратах нижней челюсти и цемента зубов животных их возрасту почти не отмечалось.

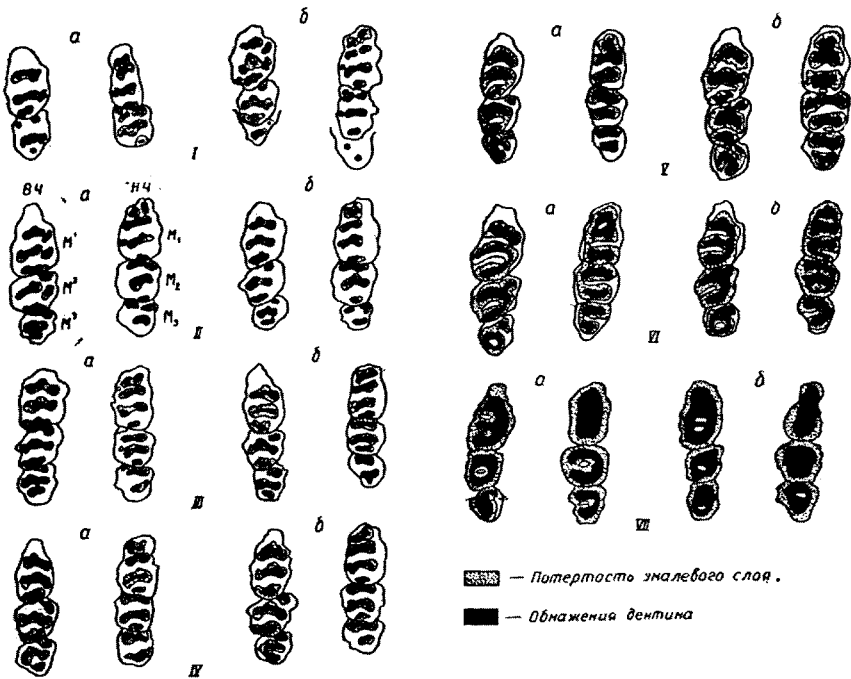


Рис. 9. Возрастные изменения коренных зубов серой и черной крыс (цит. по: Карноухова, 1971): I — в возрасте до месяца; II — от 1 до 4 мес.; III — от 3–4 до 6–7 мес.; IV — от 6–7 мес. до года; V — от 1 до 2 лет; VI — от 2 до 3,5 лет; VII — от 3,5 до 4 лет и более; НЧ — зубной ряд нижней челюсти; ВЧ — зубной ряд верхней челюсти; а — минимальная стертость; б — максимальная стертость

1.1.8. МЫШИ

ТАБЛИЦА 12

Определение возраста мышей (домовой, курганчиковой, полевой, лесной, желтогорлой и мышь-малютка) по стертости коренных зубов (по материалам С. Н. Варшавского и К. Т. Крыловой, 1948; С. Н. Варшавского, 1950, цит. по: Тупикова, 1964)

Возраст	Общий характер стирания зубов	Особенности стирания зубов у разных видов мышей			
		домовая	лесная и желтогорлая	полевая	мышь-малютка
12–25 дней	Коренных 2/2 или 3/3, но тогда последние ниже первых	(рис. 11 а)			

Возраст	Общий характер стирания зубов	Особенности стирания зубов у разных видов мышей			
		домовая	лесная и желтогорлая	полевая	мышь-малютка
1–1,5 месяца	Коренных 3/3, высота их одинакова. Обнажения дентина на отдельных бугорках	На M^1 , M^2 — пятна дентина на бугорках 2, 5, 6 (рис. 10 <i>a-I</i> ; рис. 11 <i>б</i>)	Так же как у домовый мыши (рис. 10 <i>б-I</i>)	На M^1 , M^2 — пятна дентина на бугорках 2, 4, 5, 6 (рис. 10 <i>a-I</i>)	Так же как у домовый мыши (рис. 10 <i>г-I</i>)
2–5 месяцев	Обнажения дентина на всех бугорках. Слияние их в неполные поперечные петли. На M^2 четкая особенность бугорка 7	На M^1 , M^2 — слияние в петли дентина внешнего и среднего рядов бугорков (2 + 5, 3 + 6, 1 + 4)			
		На M_1 фигура «косого креста» (рис. 11 <i>з</i>)	На M_1 — пятиугольно-выемчатая фигура, на M^3 — фигура в виде «Е»	На M_1 — пятиугольно-выемчатая фигура, на M^3 — фигура в виде «Е»	На M_1 — фигура в виде «X», на M^3 — фигура в виде «Е»
6–10 месяцев	Обнажения дентина образуют полные поперечные петли без продольных перемычек	На M^1 , M^2 — поперечные петли сближены у внутреннего края коронки (рис. 10 <i>a-II</i>)	На M^1 , M^2 — поперечные петли сближены у наружного края коронки		
			(рис. 10 <i>б-II</i>)	(рис. 10 <i>в-II</i>)	(рис. 10 <i>г-II</i>)
12–16 месяцев	Соединение поперечных петель дентина продольными перемычками. На M^2 — бугорки 7 и 8 соединены	На M^1 , M^2 — продольные перемычки у внутреннего края коронки	На M^1 , M^2 — продольные перемычки у наружного края коронки		
		На M_1 и M_2 добавочные бугорки исчезли (рис. 10 <i>a-III</i> ; 11 <i>ж</i>)	(рис. 10 <i>б-III</i>)	(рис. 10 <i>в-III</i>)	(рис. 10 <i>г-III</i>)
1,5–2 года	Обнажения дентина преобладают на всей поверхности коренных зубов. Оставшиеся пятна эмали изолированы	Поверхность M^1 , M^2 , M^3 слабо волнистая, возвышения на месте бугорков 5, 6 (рис. 10 <i>a-IV</i>)	Поверхность M^1 , M^2 , M^3 слабо волнистая с заглаблениями между бугорками 2, 7, 8		

Возраст	Общий характер стирания зубов	Особенности стирания зубов у разных видов мышей			
		домовая	лесная и желтогорлая	полевая	мышь-малютка
2 года	Поверхность коренных зубов ровная, эмали нет	(рис. 11 з, и)	(рис. 10 б-IV)	(рис. 10 в-IV)	(рис. 10 г-IV)
2,5–3 года	Стирание основной части коронки, выпадение зубов	(рис. 11 к)	Одинаково у всех видов		

1.2. ВИДЫ ГРЫЗУНОВ, У КОТОРЫХ КОРЕННЫЕ ЗУБЫ К МОМЕНТУ ПОЯВЛЕНИЯ НЕ ИМЕЮТ КОРНЕЙ

Сюда относятся некоторые представители семейства хомяковых (лесные полевки, ондатра, слепушонки) и песчанки. У этих видов корни коренных зубов появляются в определенном возрасте и увеличиваются по мере старения зверьков. Первоначально зуб у этих видов состоит только из призматической части. Основание зуба сидит прямо в альвеоле. Призмы или цилиндры, из которых состоит зуб, отделены друг от друга бороздками, которые идут по всей высоте зуба. Закладка корней зубов начинается с того, что сливаются основания призм у нижнего края зуба. Бороздки, разделяющие призмы, не доходят до нижнего конца зуба, а упираются в кромку, которая дает начало шейке зуба. Вниз от нее начинают расти корни, а выше сохраняется состоящая из призм коронка. С возрастом коронка стирается, а корни продолжают нарастать и делаются длиннее. По строению и размерам коренных зубов, а также соотношению высоты коронки и длины корня зубов можно определить возраст зверьков с точностью до одного-двух месяцев.

Лучше всего определение возраста этим методом разработано для рыжей, красной и красно-серой полевок, ондатры, полуденной, гребенчуковой и краснохвостой песчанок, обыкновенной слепушонки. Определительные таблицы и рисунки по этим видам даны ниже (табл. 13–17; рис. 12–17).

1.2.1. ЛЕСНЫЕ ПОЛЕВКИ

Формирование корней коренных зубов у лесных полевок происходит в разные сроки: у рыжей и красной — с конца второго месяца, а у наиболее зеленоядной красно-серой полевки — лишь в 7–8 месяцев. Впервые на эту особенность обратила внимание Т. В. Кошкина (1955), работая с трема

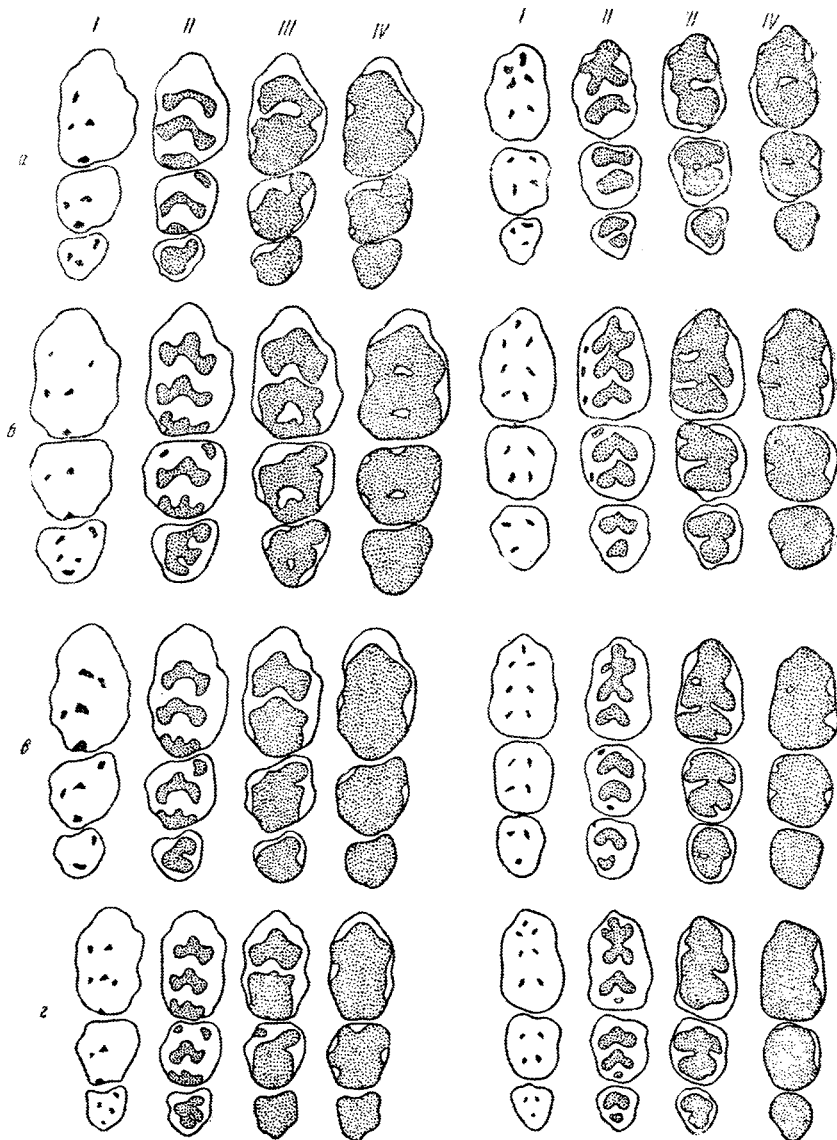


Рис. 10. Порядок стирания коренных зубов у различных видов мышей (цит. по: Варшавский, Крылова, 1948): левые ряды — верхняя челюсть; правые ряды — нижняя челюсть; *а* — домовая мышь; *б* — желтогорлая мышь; *в* — полевая мышь; *г* — мышь-малютка; *I* — возраст 1–1,5 месяца; *II* — 5–10 месяцев; *III* — 12–16 месяцев; *IV* — около 1,5–2 лет

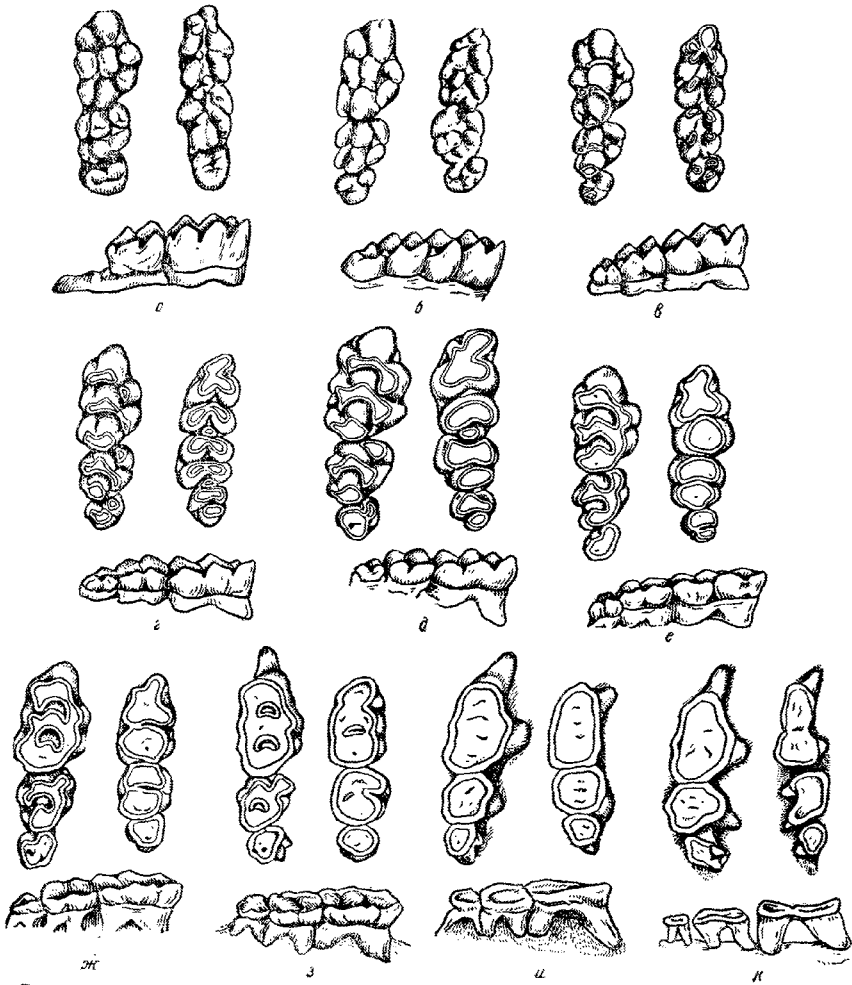


Рис. 11. Возрастные стадии стирания коренных зубов у курганчиковой мыши (цит. по: Варшавский, 1950): *а* — возраст 12–25 дней; *б* — 25–40 дней; *в* — 1,5–2,5 месяца; *г* — 3–6 месяцев; *д* — 8–10 месяцев; *е, ж* — 11–15 месяцев; *з* — 16–22 месяца; *и* — 2–2,5 года; *к* — старше 2,5 лет

видами лесных полевок на Кольском полуострове (рис. 12). У молодых полевок зубы еще не имеют корней, поэтому этот автор предлагает определять возраст по строению челюстной кости. У таких зверьков в глазничную область черепа вдается округлый выступ челюстной кости. Выступ

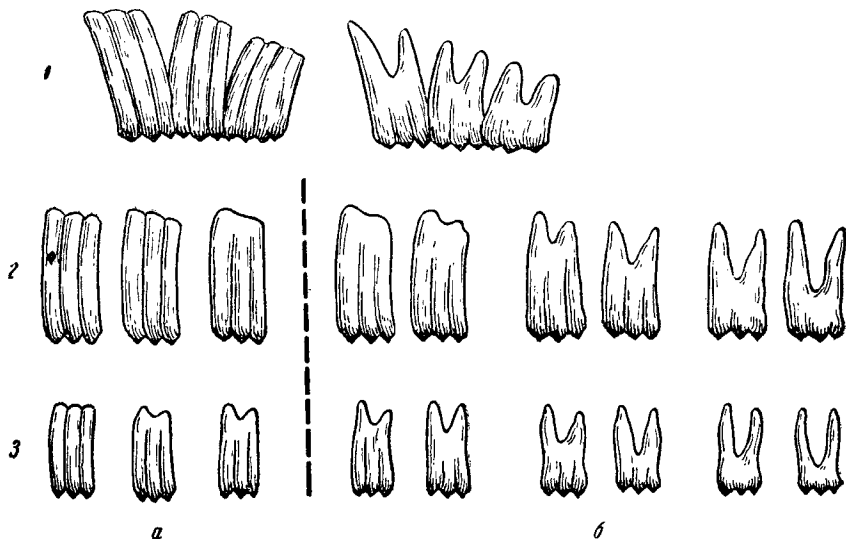


Рис. 12. Образование корней среднего зуба левой верхней челюсти у красно-серой полевки (цит. по: Кошкина, 1955): *a* — молодые зверьки; *б* — перезимовавшие зверьки; 1 — обнаженные зубы верхней челюсти молодой и старой красно-серой полевки; 2 — порядок образования корней у красно-серой полевки

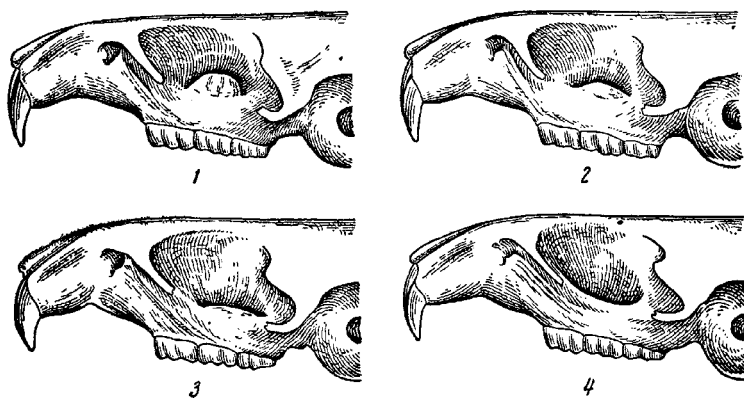


Рис. 13. Редукция выступа максиллярных костей по мере увеличения возраста красно-серой полевки (цит. по: Кошкина, 1955): 1-2 — сеголетки; 3-4 — зимовавшие

ТАБЛИЦА 13

Определение возраста рыжей и красной полевки по степени развития коренных зубов (по материалам Н. В. Тупиковой, 1968, 1969, 1970)

Возраст	Особенности зубной системы					
1 месяц	Зуб не имеет корней и состоит только из призм. Между ними по всей высоте зуба проходят продольные бороздки, они открыты как со стороны жевательной поверхности, так и у основания зуба (рис. 14 1)					
2 месяца	Формируется шейка зуба. Зуб не имеет корней, он состоит из призматической коронки и зарождающейся или полностью сформировавшейся шейки. Бороздки у основания зуба полностью замкнуты и упираются в шейку зуба (рис. 14 2)					
3–12 месяцев	Зуб состоит из коронки (призматической части), шейки и двух корней (рис. 14 3–12). Более точно возраст таких зверьков устанавливается по отношению длины корня к высоте всего зуба					
	Возраст в месяцах	3–4	5–6	7–8	9–10	11–12
	Доля корня от высоты всего зуба	Менее 1/4	1/4	1/3	1/2	2/3
>12 месяцев	Призматическая часть зуба (коронка) полностью стерта. Зуб состоит либо из корней и шейки, либо из одних корней. Шейка лишена характерных для коронки призм и борозд; по этому признаку зубы зверьков старше года легко отличить от более молодых (рис. 14 12–16) так же как и в подрисуночной подписи,					

этот с возрастом уменьшается. У красно-серых полевки он хорошо заметен примерно до 4-х месяцев и полностью исчезает у зимовавших зверьков (рис. 13). У рыжих и красных полевки этот выступ сохраняется до полутора-двухмесячного возраста.

Для рыжей и красной полевки Н. В. Тупикова с соавторами (Tupikova et al., 1968; Тупикова и др., 1970) разработала схему определения абсолютного возраста по стадии формирования шейки второго верхнего коренного зуба и доле, которую составляет корень от высоты всего зуба (табл. 13, рис. 14).

Для определения возраста этим методом острым скальпелем зачищают десну и кость по всей высоте зуба или, вырезав ножницами из черепа весь верхний ряд коренных зубов, зачищают средний из них. Можно также крепким пинцетом вычленив второй коренной зуб. При использовании этого метода нет необходимости проводить промеры, что сильно ускоряет процесс. Однако надо иметь в виду, что в первые 3–6 месяцев жизни корни появляются и растут более интенсивно, как правило, у рано созревших сеголеток из весенней и раннелетней когорты. У родившихся в летне-осенний



Рис. 14. Стадии развития корня второго верхнего коренного зуба у рыжей и красной полевков (цит. по: Тупикова и др., 1970): I–X — условные возрастные группы; 1–16 — возраст в месяцах

период и не достигших половой зрелости в тот же сезон (год) образование корней может задерживаться на 1, 2 и более месяцев. Впрочем, уже к марту–апрелю они догоняют в росте, физиологическом развитии и развитии зубной системы одновозрастных полевков, созревших в первый сезон. Таким образом, у рыжей и красной полевков по степени развития корней наиболее точно можно судить об абсолютном возрасте зрелых сеголеток и перезимовавших особей. По сведениям А. Д. Бернштейн (неопубликованные данные по Удмуртии), в тех случаях, когда размножение полевков заканчивается к началу августа, весной следующего года у всех перезимовавших особей корни составляют $1/2$ или $2/3$ зуба, что соответствует возрасту 9–12 месяцев. После лет с более растянутым сезоном размножения, в весенней популяции присутствуют особи с менее развитыми корнями (7–8 месяцев). В годы, когда размножение начинается в феврале–марте, весной добывали как 1–2 месячных, так и созревших трехмесячных сеголеток, у которых уже появились корни. Таким образом, определив предложенным методом возрастной состав весенней популяции, можно ретроспективно установить сроки конца предыдущего и начало текущего репродуктивного сезона.

У красно-серой полевки этим же методом можно отделить зимовавших от сеголеток, а внутри каждой группы установить, какие зверьки старше и какие моложе (рис. 12) (Кошкина, 1955).

1.2.2. ОНДАТРА

Коренные зубы ондатры, как и зубы других полевок, при рождении животного не имеют корней. С возрастом корни отрастают, достигая полного развития к 12–14 месяцам. К старости коронки постепенно стираются до уровня десен, а корни наполняются цементом и становятся несколько тоньше, чем в среднем возрасте.

Д. С. Цыганков (1955), основываясь на измерениях зубов меченых ондатр с известным возрастом, предложил возрастную шкалу по высоте призмы и внешнему состоянию корня первого верхнего коренного зуба, как имеющего наиболее постоянную скорость стирания коронки.

ТАБЛИЦА 14

Определение возраста ондатры по комплексу признаков
(Цыганков, 1955, цит. по: Тупикова, 1964)

Возраст	Строение зубной системы	Строение черепа
Меньше 2,5–3 месяцев	Зубы состоят только из призматической части. Основание каждой призмы заканчивается отдельным отверстием. Высота призм сильно варьирует, увеличиваясь с возрастом	Кости черепа тонкостенны, мозговая коробка округлена, гребней нет
2,5–3 месяца	Края кромок у основания призм 1 коренного зуба, глубоко сидящего в альвеоле, сливаются вместе, образуя тонкую костную перемычку с двумя округлыми, неравными по величине отверстиями — основаниями двух корней. Высота призмы равна в среднем 10,2 мм. Отклонения 10–10,5 мм	Череп имеет еще округлую форму. Носовая часть укорочена. Ламбдоидальный гребень в зачаточном состоянии. Поверхности лобной и теменной костей находятся в одной плоскости
6 месяцев	1 коренной зуб верхней челюсти имеет два хорошо выраженных корня. Высота его призмы в среднем равна 8,5 мм. 3 коренной зуб нижней челюсти имеет внизу призм костную перемычку с двумя отверстиями	Кости черепа массивны. Ламбдоидальный гребень хорошо развит. Две продольные возвышенные полосы лобной кости сомкнулись своей задней частью, образовав сагиттальный гребень. Поверхность теменной кости поднялась, образовав по границе с лобной уступ
9 месяцев	Оба корня 1 коренного зуба верхней челюсти мощные, хорошо развитые. Отверстия в них широкие. Высота призмы в среднем 7,1 мм	Кости черепа массивны. Гребни хорошо выражены
1 год	Корни 1 коренного зуба верхней челюсти мощные и хорошо развиты. Высота призмы в среднем 6,2 мм	То же

Определение возраста ондатры по комплексу признаков
 (Цыганков, 1955, цит. по: Тупикова, 1964)

Возраст	Строение зубной системы	Строение черепа
1,5 года	Корни 1 коренного зуба еще мощные, деградации незаметно. С внутренней стороны, вдоль большего по размеру корня, имеется приросшая к нему костная пластинка, идущая от шейки зуба. Высота призмы в среднем 4,8 мм	То же
2 года	Высота призмы 1 коренного зуба в среднем 3,6 мм. Концы корней становятся тоньше, отверстия в них уменьшаются	То же
2,5 года	Высота призмы 1 коренного зуба в среднем 2,4 мм. Шейка зуба явно выступила из альвеолы. Эмаль по краям призм стирается почти до начала шейки, обнажая дентин	То же
3 года	Высота призмы в среднем 1,2 мм. Корни сильно деградируют, становятся тонкими и изогнутыми, костная пластинка по краю большого корня 1 коренного зуба исчезла. Шейка полностью выступила из альвеолы. Обнажение дентина по краям призм дошло до шейки	То же

Однако при анализе возрастных изменений зубов (степень стертости жевательной поверхности коренных зубов, соотношение высоты коронки и длины корня зуба) необходимо учитывать, что кроме возраста на степень стертости зубов оказывают влияние состав кормов, особенности почвы и т. п., поэтому у зверьков из разных популяций стирание зубов происходит неравномерно. Например, показано, что изменения коронки зубов ондатры различны в разных географических районах (Ларин, Мохов, 1969). В Прибалхашье воды реки Или несут (особенно в половодье) большое количество ила. Значительная часть минеральных частиц оседает на растениях, что ускоряет процесс стирания зубов у ондатры, по сравнению с ондатрой в Западной Сибири и приполярных районах.

В практической работе охотоведов не всегда можно найти время для очистки черепов и проведения измерений зубных призм с помощью штангенциркуля. Основываясь на большом фактическом материале из Амударьинского ондатрового хозяйства (Никифоров, 1958) и Куйбышевского района Новосибирской области (Корсакова, 1970), был разработан простой метод определения возраста ондатры при помощи эталонов зубов от особей известного возраста (рис. 15, 16). При работе рекомендуется, чтобы зубы-эталон были постоянно прикреплены к какой-либо основе, например, приклеены








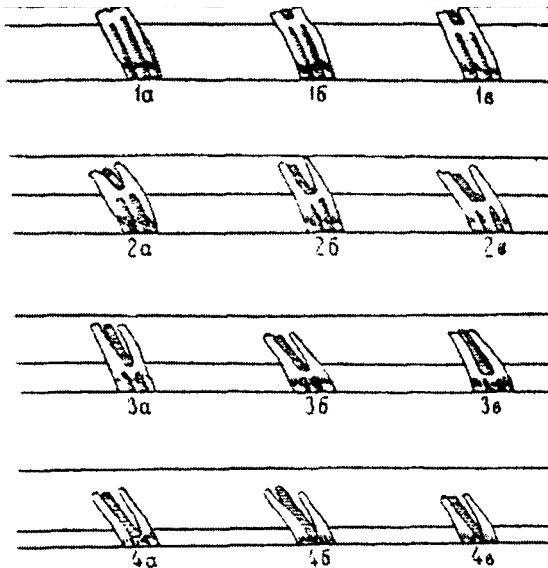
МОЛОДЫЕ	ЭТОГО ГОДА РОЖДЕНИЯ (ДО 1 ГОДА)	1 	2 	3 
		менее 2,5 мес	около 4 мес	около 6 мес
		ВЗРОСЛЫЕ	ПРОШЛОГО ГОДА РОЖДЕНИЯ (ОТ 1 ДО 2 ЛЕТ)	4 
около 1 г. 2 мес.	около 1,5 л			
ВЗРОСЛЫЕ	ПОЗАПРОШЛОГО ГОДА РОЖДЕНИЯ (ОТ 2 ДО 3 ЛЕТ)	6 	7 	
		около 2 л. 2 мес	около 2,5 л.	
СТАРЫЕ	СТАРШЕ 3 ЛЕТ	8 	9 КОРОНКА СТЕРТА, В АЛЬВЕОЛАХ ОСТАЛИСЬ ОДНИ КОРНИ около 3,5 лет	
		около 3 лет		

Рис. 15. Таблица для определения возраста ондатры по первому коренному зубу левой половины верхней челюсти (цит. по: Никифоров, 1958)



к листу плотной темной бумаги. Зубы, подлежащие определению и вынутые из черепов, необходимо прикладывать вплотную к эталонам. При этом следует провести воображаемую прямую линию по уровню, где кончаются бороздки коронки, или подравнять их по одной линии снизу. Если встречаются зубы, у которых совершенно одинаково развиты корни, а длина коронки варьирует, за основу вернее брать размер и развитие корня, так как стирание коронки имеет больше индивидуальных отклонений.

1.2.3. ОБЫКНОВЕННАЯ СЛЕПУШОНКА

ТАБЛИЦА 15

Определение возраста обыкновенной слепушонки по развитию корней зубов (цит. по: Евдокимов, 1997)

№ возрастной группы	Возраст	Длина корней M_1
1	Сеголетки	0,1–0,7 (0,39 ± 0,01)
2	1 год	0,8–1,5 (1,06 ± 0,03)
3	2 года	1,6–2,2 (1,9 ± 0,03)
4	3 года	2,3–2,8 (2,55 ± 0,03)
5	4 года	2,9–3,3 (3,04 ± 0,02)
6	5 лет	3,4–3,7 (3,6)

Более подробная шкала определения возраста обыкновенной слепушонки с учетом времени отлова зверьков дана в табл. 16.

Максимальная длина корней первого нижнего коренного зуба слепушонки не превышает 3,5 мм. В дальнейшем постепенное стирание коронки зуба приводит к тому, что на месте утончения происходит разлом коронки и обособление двух частей корня. За счет остатков коронки длина этих корней может немного увеличиваться (3,6–3,7 мм). Несомненно, животные с такими корнями зубов являются престарелыми и относятся к 6–7 возрастным группам.

← **Рис. 16.** Эталоны зубов ондатры для определения возраста зверьков (цит. по: Корсакова, 1970): 1 — зубы зверьков первого года жизни (1а — около двух месяцев; 1б — около четырех месяцев; 1в — около шести месяцев); 2 — зубы зверьков второго года жизни: 2а — около 14 месяцев; 2б — около 16 месяцев; 2в — около 18 месяцев; 3 — зубы зверьков третьего года жизни: 3а — около 26 месяцев; 3б — около 28 месяцев; 3в — около 30 месяцев; 4 — зубы зверьков четвертого года жизни: 4а — около 38 месяцев; 4б — около 40 месяцев; 4в — около 42 месяцев

ТАБЛИЦА 16

Шкала определения индивидуального и группового возраста обыкновенной слепушонки с фактическим материалом (цит. по: Евдокимов, 1997)

Возрастная группа	Длина корней, мм*	Время отлова						
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1 (сеголетки)	0	17	22	36	102	180	28	1
	0,1	2	3	9	6	62	8	5
	0,2	3	7	16	16	53	12	3
	0,3	3	3	10	16	39	21	4
	0,4	2	4	7	10	30	18	8
	0,5	3	—	3	17	13	13	4
	0,6	4	—	—	8	20	12	5
	0,7	7	—	5	7	12	8	5
2 (однолетки)	0,8	7	4	—	3	8	6	6
	0,9	2	2	2	3	5	3	2
	1,0	8	7	7	8	13	3	3
	1,1	6	7	8	7	2	4	—
	1,2	3	5	3	2	10	3	1
	1,3	4	5	9	4	12	4	1
	1,4	—	12	5	3	8	2	2
3 (двухлетки)	1,5	3	7	7	7	16	2	1
	1,6	—	5	5	2	11	5	—
	1,7	1	4	4	4	8	4	1
	1,8	1	3	4	11	6	4	1
	1,9	—	3	1	3	5	1	—
	2,0	1	5	2	3	10	1	2
	2,1	1	3	4	2	13	3	2
4 (трехлетки)	2,2	3	5	4	9	14	7	2
	2,3	1	7	3	3	7	4	2
	2,4	2	5	4	5	9	1	1
	2,5	3	3	3	2	10	5	2
	2,6	—	2	3	1	3	2	—
5 (четырёх- летки)	2,7	—	—	2	3	3	6	3
	2,8	—	3	6	2	1	2	2
	2,9	1	1	—	2	—	—	1
	3,0	1	2	2	1	2	4	1
6 (пятилетки)	3,1	—	1	—	2	—	3	1
	3,2	—	—	—	1	1	—	1
	3,3	—	—	1	—	—	—	—
7 (шестилетки)	3,4	—	—	2	—	—	—	—
	3,5	—	—	—	1	—	—	—
	3,6**	—	2	—	—	—	1	—
	***	—	—	—	—	—	—	—
	***	—	—	—	—	—	—	—
Всего		89	142	177	276	586	200	73

* — длина корней в марте;

3,6** — отсутствие коронки зуба,

*** — возможная длина корней (без коронки), превышая 3,6 мм

1.2.4. ПЕСЧАНКИ

ТАБЛИЦА 17

Определение возраста полуденной, гребенчуковой и краснохвостой песчанок (по материалам Ю. В. Руденчика, 1962)

Возраст	Состояние зубной системы
1–1,5 месяца	III коренной зуб не достигает полной высоты зубного ряда или имеет неоформленную жевательную поверхность
2–5 месяцев	Основания бороздок, разделяющих призмы I и II зуба, не поднялись над краем альвеолы. III зуб достигает полной высоты зубного ряда и имеет развитую жевательную поверхность. Основания коронок заметно шире их верхней части, зуб по форме напоминает усеченный конус (рис. 17 а)
6–8 месяцев	Основания бороздок слегка подняты над краем альвеол, что особенно заметно на I зубе. Площадь жевательной поверхности больше, чем в предыдущей стадии, отчего зубы менее конусовидны (рис. 17 б)
1 год	Бороздки составляют примерно половину высоты коренных зубов. Жевательная поверхность не достигает максимальной ширины зубного ряда. Углы эмалевых петель закруглены (рис. 17 в)
1,5 года	Бороздки составляют не более трети высоты зуба. Обнажены основания корней. У гребенчуковой песчанки основания корней еще скрыты за краем альвеол. Жевательная поверхность по площади достигает максимальных размеров (рис. 17 г)
2 года	Коронки почти стертые, бороздки отсутствуют или едва заметны. Основания корней сильно обнажены (у гребенчуковой песчанки тоже). Площадь жевательной поверхности заметно меньше, чем в предыдущей стадии. Эмалевые петли местами отсутствуют (рис. 17 д)

1.3. ВИДЫ ГРЫЗУНОВ, У КОТОРЫХ КОРЕННЫЕ ЗУБЫ НЕ ИМЕЮТ КОРНЕЙ В ТЕЧЕНИЕ ВСЕЙ ЖИЗНИ

Сюда относятся все представители семейства хомяковых, кроме указанных в разделе 1.2 (лесные полевки, ондатра, слепушонка). У этих грызунов зубы растут в течение всей жизни и поэтому определение возраста у них наиболее сложно. Возрастными признаками в этом случае могут служить морфологические особенности черепа и отдельных частей скелета. С возрастом череп не только увеличивается, но и претерпевает значительные изменения в форме и пропорциях отдельных частей, на костях крыши срастаются швы, развиваются гребни и скульптура. Вследствие значительной индивидуальной изменчивости черепа в качестве критериев возраста нельзя использовать абсолютные размеры одного-двух показателей.

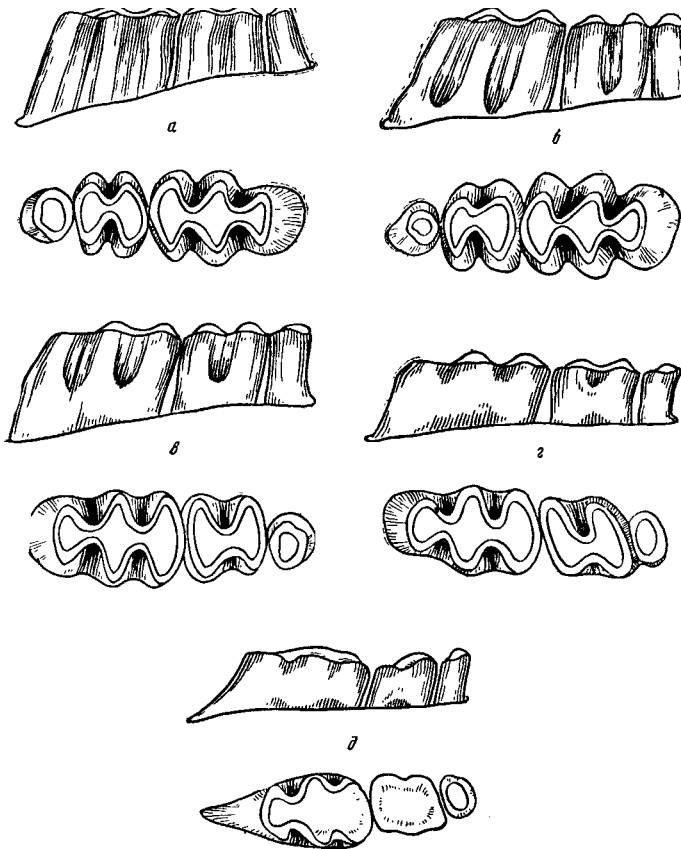


Рис. 17. Коренные зубы полуденной, гребенчуковой и краснохвостой песчанок (цит. по: Руденчик, 1962): *а* — 2–5 месячные; *б* — 6–8 месячные; *в* — годовалые; *г* — полугодовалые; *д* — двухлетние

В качестве критериев возраста берут комплекс промеров или определенных индексы. Индексы должны включать один показатель, сильно изменяющийся с возрастом, и другой, наиболее постоянный.

Ниже приведены определители возраста водяной полевки, норвежского лемминга (табл. 18–19; рис. 18–19). Кроме того, на основании анализа развития черепа определяли возраст у обыкновенной полевки (Башенина, 1953), общественной полевки (Емельянов, Золотухина, 1975), серого сурка (Червякова, Червяков, 1973), в качестве дополнительного критерия использовали при выделении возрастных групп обыкновенного хомяка (Grulich, 1986).

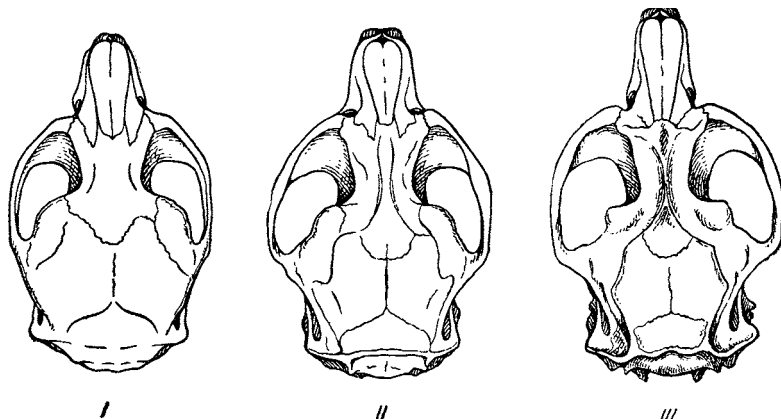


Рис. 18. Возрастные изменения строения черепа водяной полевки (цит. по: Кучерук и Кулик, 1955): I–III — возрастные стадии

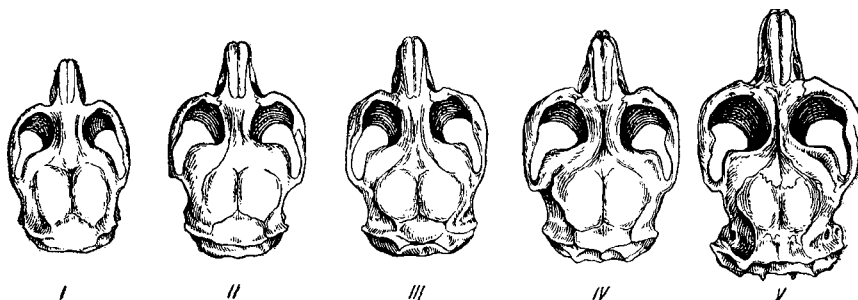


Рис. 19. Возрастные изменения строения черепа норвежского лемминга (цит. по: Кошкина, Халанский, 1961): I–V — возрастные стадии

1.3.1. ВОДЯНАЯ ПОЛЕВКА

ТАБЛИЦА 18

Определение возраста водяных полевок по морфологическим особенностям черепа (цит. по: Кучерук, Кулик, 1955)

Возраст			Форма крыши черепа	Степень развития гребней			Форма межглазничного промежутка	Примечания
				межглазничных	теменных	затылочных		
Самки	Родившиеся в этом году	Молодые	Выпуклая	Намечен	Нет	Нет	Короткий и широкий, перехвата нет	—

Возраст			Форма крыши черепа	Степень развития гребней			Форма межглаз- ничного проме- жутка	Приме- чания
				межглаз- ничных	темен- ных	заты- лочных		
Сам- ки	Родив- шиеся в этом году	Взрослые размно- жающие- ся	Упло- щенная	Есть невы- сокие, не соединя- ются	Наме- чены	Наме- чены	Намечен перехват	–
	Перезимовавшие		Плоская	Хорошо заметны, у большин- ства сое- динились	Хорошо выра- жены	Хорошо выра- жены	Относи- тельно узкий с ясным перехва- том	Скуло- вые дуги далеко отошли от чере- па
Сам- цы	Ро- дивши еся в этом году	Молодые	Выпук- лая или слегка упло- щенная	Очень небольшие	Чуть намече- ны	Чуть намече- ны	Относи- тельно широкий без пере- хвата	–
		Взрослые размно- жающиеся	Упло- щенная	Хорошо выражены	Ясно заметны	Ясно заметны	Наметил- ся пере- хват	–
	Перезимовавшие		Плоская	У большин- ства соеди- нились в межглаз- ничной области	Хорошо выра- жены	Хорошо выра- жены	С ясным перехва- том	Скуло- вые дуги далеко отошли от чере- па

Возрастные изменения черепа водяной полевки представлены на рис. 18.

П. А. Пантелеев предлагает определять возраст водяной полевки на основании веса зверьков и особенностей строения черепа. Наиболее надежным возрастным краниологическим признаком он считает длину межглазничного гребня (Пантелеев, 1968; Пантелеев, Терехина, 1976). Проанализировав возрастную структуру популяции водяной полевки в Волго-Ахтубинской пойме в разные годы, эти авторы выделили семь групп зверьков разного времени рождения, которые отличались темпами роста и развития. Было показано, что весной и в начале лета в популяции наиболее многочисленны перезимовавшие особи, родившиеся в середине прошлого лета. Зверьки этой группы оказались самыми «долговечными»: единичные особи переживали вторую зиму и встречались в выловах вплоть до июня следующего года. Судьба сеголеток весенней генерации во многом зависела от высоты паводковых вод, и от этого же зависел возрастной состав популяции в конце лета и осенью (Пантелеев, Терехина, 1976).

1.3.2. НОРВЕЖСКИЙ ЛЕММИНГ

ТАБЛИЦА 19

Определение возраста норвежского лемминга по комплексу признаков (по материалам Т. В. Кошкиной и А. С. Халанского, 1961)

Структура черепа	Меховой покров	Примечания
Возрастная группа — I Абсолютный возраст — 15–30 дней Вес — 10–29 г		
<p>Крыша черепа выпуклая; рострум короткий; межглазничный промежуток не имеет перехвата; гребни не развиты</p>	<p>Меховой покров ювенильный, без блеска, окраска тусклая. На нижней части тела волосы серого цвета, концы их серовато-желтые, что обуславливает серую окраску брюшка и груди со слабым желтоватым оттенком, который усиливается на боках. Более светлая окраска боков незаметно переходит в темную на спине. В расцветке верхней части тела характерна постепенность переходов от тускло-черных участков к рыжевато-серым. У части зверьков мех находится в стадии линьки</p>	<p>Как правило зверьки еще не половозрелы</p>
Возрастная группа — II Абсолютный возраст — от 25–30 дней до 1,5–2 месяцев Вес — 21–47, в среднем 34,8 г		
<p>Крыша черепа остается выпуклой. Начинает развиваться средняя часть и боковые части затылочного (лямбдоидального) гребня. По краям межглазничного промежутка намечаются подглазничные гребни, между которыми остается широкий желобок</p>	<p>Большая часть зверьков пере линяла и хорошо отличается от зверьков младшей группы. Мех имеет блеск, окраска значительно ярче. Брюшко светлое серовато-желтое. Темные основания волос брюшка хорошо отделяются от светло-желтых вершин. Щеки и бока рыжевато-желтого цвета. Граница между светлым боком и темной спиной становится резкой. Черные участки контрастно выделяются на рыжем фоне спины. У многих животных вдоль спины хорошо заметен черный ремень</p>	

ПРОДОЛЖЕНИЕ ТАБЛИЦЫ 19

Структура черепа	Меховой покров	Примечания
Возрастная группа — III Абсолютный возраст — от 1,5–2 до 3–3,5 месяцев Вес — 33–56, в среднем 43,5 г		
<p>Крыша черепа уплощается. Намечаются все гребни, причем надглазничные начинают сближаться между собой; затылочный гребень хорошо выражен; на межглазничном промежутке намечается перехват</p>		<p>Летом все самки и большинство самцов этой группы половозрелы и участвуют в размножении</p>
Возрастная группа — IV Абсолютный возраст — от 3–3,5 до 5–6 месяцев Вес — 39–72, в среднем 53,5 г		
<p>Скуловые дуги сильно разрастаются в ширину, в очертаниях черепа появляется угловатость. Крыша черепа уплощена. Все гребни хорошо развиты, а надглазничные сближены и у половины зверьков этой группы сливаются между собой на небольшом участке. В своей задней части эти гребни продолжают в теменные (сагиттальные). Теменные гребни прерываются на границе с чешуйчатыми костями. В затылочной области между скуловыми отростками чешуйчатых костей и затылочным гребнем появляется перехват</p>	<p>Окраска меха более яркая и контрастная, усиливается блеск, волосы становятся длиннее. У некоторых зверьков волосяной покров на крестце истирается и редет</p>	<p>Все самки и самцы половозрелы и интенсивно размножаются в летний период</p>

Структура черепа	Меховой покров	Примечания
Возрастная группа — V Абсолютный возраст — старше 5–6 месяцев Вес — 54–109, в среднем 72 г		
<p>Череп крупный с резко угловатыми очертаниями. Скуловые дуги широко расставлены. Хорошо выражен перехват в затылочной части черепа. Все гребни хорошо развиты. Надглазничные гребни имеют острые края и у большинства черепов слиты на протяжении почти всего межглазничного промежутка. Теменные гребни на границе с чешуйчатыми костями не прерываются. Хорошо выражен перехват в затылочной части черепа. На затылочной кости развиваются боковые затылочные отростки, сильно выдающиеся назад (у младших групп они были мало заметны). Продолжается рост лицевой части черепа, заметно увеличивается кондиллобазальная длина, длина лицевой части и высота в небной части. Особенно сильно разрастаются скуловые дуги</p>	<p>Волосной покров на крестце истирается и редет</p>	<p>В июле в эту группу могут входить некоторые зверьки в возрасте 4 месяцев</p>

Возрастные изменения черепа норвежского лемминга представлены на **рис. 19**.

I.4. НАСЕКОМОЯДНЫЕ

При отлове мелких млекопитающих кроме грызунов в ловушки чаще всего попадают представители насекомоядных — землеройки и кроты. Методы определения их возраста разработаны слабо. Ниже приведены таблицы и рисунки для определения возраста землероек — бурозубок и кротов (**табл. 20**, **рис. 20–22**).

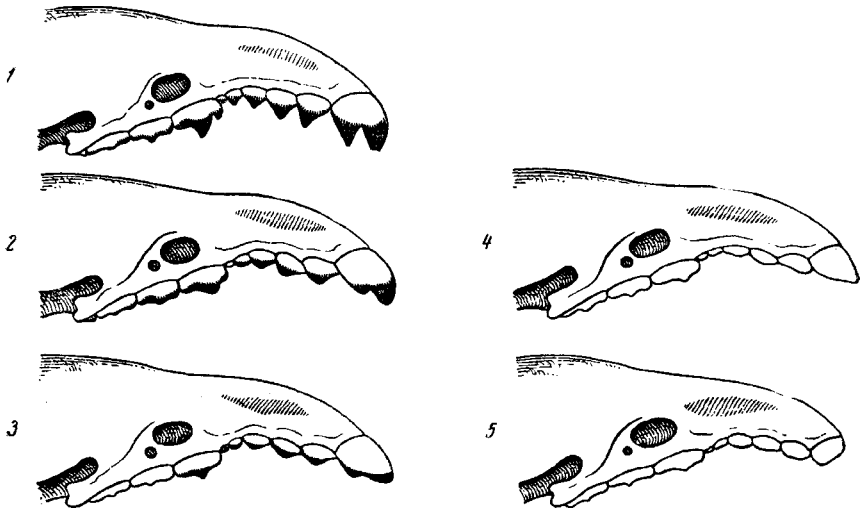


Рис. 20. Порядок стирания зубов у обыкновенной бурозубки (цит. по: Дунаева, 1955): 1-2 — сеголетки; 3-5 — зимовавшие

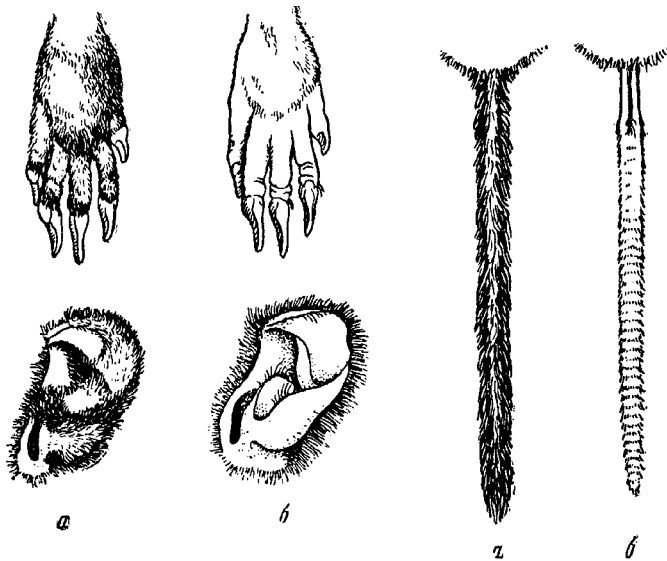


Рис. 21. Опушенность лап, ушей и хвоста у молодых (а) и перезимовавших (б) обыкновенных бурозубок (цит. по: Дунаева, 1955)



Рис. 22. Зубы кротов (цит. по: Депарма, 1956): *а* — европейского; *б* — кавказского; *в* — алтайского; *0* — сеголетки; *I-IV* — возрастные группы зимовавших зверьков

1.4.1. ЗЕМЛЕРОЙКИ-БУРОЗУБКИ

У землероек-бурозубок легко отличить сеголеток от перезимовавших по состоянию и окраске зубов, а также по степени опушенности лап, ушей и хвоста. Эти признаки описаны в работе Т. Н. Дунаевой (1955) и представлены в табл. 20.

ТАБЛИЦА 20

Определение возраста бурозубок по комплексу признаков
(по материалам Т. Н. Дунаевой, 1955)

Возраст	Состояние зубной системы	Опушенность лап, ушей и хвоста
1–5 месяцев	Зубы острые, хорошо заметна бурая эмаль на всех зубах (рис. 20 <i>а, б, в</i>)	Хвост опушен густыми волосами, которые совершенно скрывают кожные чешуйки и на конце образуют кисточку. Тильные стороны лап до самых ногтей покрыты густыми волосками. Ушные раковины опушены и не заметны в окружающей шерсти (рис. 21 <i>а</i>)
Около года	Зубы с затупленными концами. Они либо совсем белые, либо желтоватая эмаль сохраняется на кончиках отдельных зубов (рис. 20 <i>г, д</i>)	Хвост голый или покрыт короткими волосами, не скрывающими кожных чешуек. Кисточка на его конце отсутствует или маленькая, редкая и жесткая. Лапы совершенно голые или шерсть еще сохранилась небольшими пятнами на пясти и предплюсне. Уши голые и хорошо заметны в шерсти (рис. 21 <i>б</i>)

1.4.2. КРОТЫ¹

Возраст кротов определяют по степени стертости коренных зубов и клыков верхней челюсти, по развитию зубца на задней поверхности клыка у его основания и по пигментации лап.

По перечисленным признакам выделяют пять возрастных групп (0–IV). Абсолютный возраст их не установлен, так что можно лишь говорить о том, что каждая следующая группа старше предыдущей. Установлены значительные географические различия в скорости стирания зубов, поэтому даются отдельно определители для европейского, кавказского и сибирского кротов (рис. 22).

Группа 0 — сеголетки. У европейского крота сеголетки отличаются от особей всех последующих возрастных групп (зимовавших) темной окраской лап. В середине лета у молодых зверьков пигментирована сплошь вся лапа. Позднее (включая октябрь) пигмент у них сохраняется лишь в виде полулуния на нижней части внутренней стороны ладони. Ни сеголетки, ни зимовавшие особи кавказского и сибирского кротов не имеют пигмента на лапах.

Отличия в стертости зубов у кротов 0–IV возрастных групп отражены на рис. 22. У кротов V группы вся или почти вся коронка стерта, остаются лишь корни, значительно выдающиеся над краем альвеолы.

II. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНЕРАТИВНОГО СОСТОЯНИЯ

II.1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНЕРАТИВНОГО СОСТОЯНИЯ ПРИ ВСКРЫТИИ

Чтобы судить об интенсивности размножения и воспроизводства популяций изучаемого вида, необходимо знать следующие характеристики репродуктивного процесса: частоту циклов овуляции; продолжительность беременности (совмещенной и не совмещенной с лактацией); продолжительность лактации; совмещение беременности и лактации; число и частоту пометов у одной самки (у зимовавшей самки и у сеголетки); число детенышей в помете (у зимовавшей самки и у сеголетки); возраст наступления половозрелости у зверьков, родившихся в разное время (весной, летом, осенью); сроки размножения (начало, конец, про-

¹ Определение возраста кротов по комплексу признаков (Депарма, 1954; цит. по: Тупикова, 1964).

должительность). Имея эти сведения и зная возраст зверьков, можно рассчитать интенсивность размножения одной самки (зимовавшей и сеголетки) и оценить продуктивность и роль в воспроизводстве различных возрастных групп, темп прироста и отмирания популяций. Следует помнить, что расчеты будут достоверны лишь в том случае, если исследователь располагает достаточно большим и статистически достоверным материалом.

Для того чтобы получить все необходимые для прогноза численности сведения о состоянии популяции, материал должен поступать либо равномерно, либо большими пробами через определенные промежутки времени.

II.1.1. ОРГАНИЗАЦИЯ РАБОЧЕГО МЕСТА И ПОРЯДОК РАБОТЫ

Чтобы вскрытие зверьков проходило четко и быстро, нужно рационально оборудовать рабочее место зоолога. Необходимый инвентарь: весы, кювет или кусок клеенки, на котором производят вскрытие (лучше с доской для прикалывания животных); линейки (большая для измерения длины тела, лучше металлическая; короткая узкая, лучше прозрачная, для промеров эмбрионов, семенников, семенных пузырьков); лупа четырех-, десяти- или двадцатикратная; штангенциркуль; ножницы (лучше с одним тупым и другим острым концом); пинцет; скальпель; стекла для просмотра матки; предметные стекла для взятия мазков; карандаш или чернила по стеклу; бинты; вата; суровые нитки; этикетки для черепов из пергамента; стаканчик с дезраствором для инструментов и стекла; подносы или кюветы для раскладки еще не вскрытых трупов, ведро или банка для вскрытых трупов. Кроме того, необходимо иметь таблицы и рисунки для определения близких и трудно различимых видов, для определения возраста зверьков и стадий беременности. Все таблицы и рисунки должны иметь четкие подписи; их нужно подготовить заранее, сделав фотокопии или рисунки с книг.

С подноса зверька берут вместе с лежащей под ним этикеткой и, прежде всего, заносят в журнал или/и протокол вскрытий его номер и сведения о месте и способе его добычи. После этого зверька взвешивают и измеряют длину тела. Если специально изучают упитанность зверьков, взвешивание производят после вскрытия, удаления желудочно-кишечного тракта и крупных эмбрионов. Длину тела измеряют по брюшной стороне от кончика носа до середины анального отверстия (если оно расположено у корня хвоста) или от кончика носа до корня хвоста (если анальное отверстие расположено на брюшке в некотором удалении от корня хвоста, как, например, у всех видов мышовок). Затем определяют вид животного. Необходимые для определения измерения скелета делают штангенциркулем (измерения предварительно очищенного черепа, длины зубного ряда), а все мягкие части тела (уши, лапы, хвост и т. п.) измеряют линейкой.

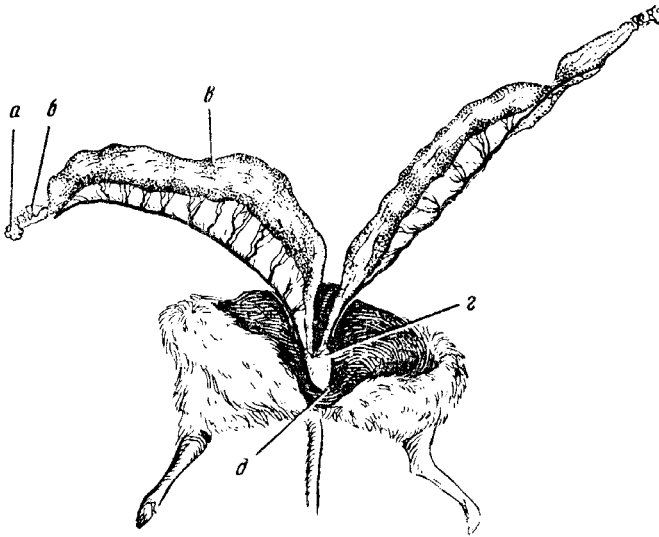


Рис. 23. Половая система самки рыжей полевки (цит. по: Тупикова, 1964): *a* — яичник; *б* — фаллопиевы трубы; *в* — матка; *г* — влагалище; *д* — наружные края влагалища

Если вид зверька нельзя установить сразу, то с такого зверька нужно снять шкурку и сделать тушку или законсервировать его (см.: Новиков, 1953). После установления вида определяют возраст. Прежде всего, просматривают мех и отмечают его возрастные особенности (см. раздел I «Определение возраста»). Если зверек во взрослом наряде, то точнее возраст определяют по зубам или берут череп для очистки и изучения его структуры.

В соответствующую графу журнала записывают абсолютный возраст или условное обозначение группы (зимовавший, сеголеток или номер группы).

Пол определяют либо при внешнем осмотре зверька, либо при вскрытии его. У взрослого и размножающегося зверька пол легко установить по внешним признакам. Самцов отличают по темной или оголенной мошонке и развитию боковых желез, самок — по хорошо заметному влагалищу и соскам. У неполовозрелых особей большинства видов пол можно определить по длине промежности. У самцов расстояние между анальным и мочеполовым отверстием большое, у самок — маленькое.

После этого определяют участие зверька в размножении. У самок его оценивают по совокупности: состояние яичников, матки, влагалища, млечных желез и сосков, у самцов — по наличию сперматозоидов в придатке семенника и состоянию семенников и семенных пузырьков.

II.1.2. СТАДИИ ПОЛОВОЙ АКТИВНОСТИ САМОК



Рис. 24. Внешний вид сосков (цит. по: Тупикова, 1964) (фото Л. С. Филимонова): *а* — у неразмножавшейся самки; *б* — у кормящей самки; *в* — у кончившей кормить самки

Степень зрелости самок грызунов и стадию их участия в размножении определяют по совокупной характеристике состояния репродуктивных органов.

Половая система самок состоит из яичников, фаллопиевых труб, матки, влагалища и наружных половых органов (рис. 23).

Вначале проводят наружный осмотр влагалища и сосков. Влагалище может иметь различный вид. Для определения стадий течки (табл. 25) у самки нужно сделать мазок из влагалища. У живых зверьков мазок берут тонким ватным помазком на обточенной спичке. У мертвых зверьков матку или влагалище перерезают ножницами поперек и срезом делают мазок на стекло. Для обнаружения сперматозоидов у недавно спарившейся самки мазок микропируют без фиксации и окраски.

Лактацию устанавливают по состоянию сосков и млечных желез. Чтобы определить, кормит ли самка, нужно захватить всю млечную железу между большим и указательным пальцами и, сжимая ее по направлению сосков, выдавливать молоко. Если давить только сосок, молоко может и не выступить. При выдавливании молока сосок, в спокойном состоянии подтянутый в кожный карман, обычно расправляется (рис. 24). По состоянию сосков и кожных желез можно установить следующее:

1. Соски маленькие, слабо заметные, скрытые в шерсти. Вокруг них нет голого поля. Молоко из них не выдавливается, и соски при этом не расправляются. Такая самка сейчас не лактирует и ни разу не кормила (рис. 24 *а*). В последние дни беременности млечные железы увеличиваются и соски становятся более заметными, хотя по-прежнему малы, не окружены голым полем, и молоко из них не выдавливается.

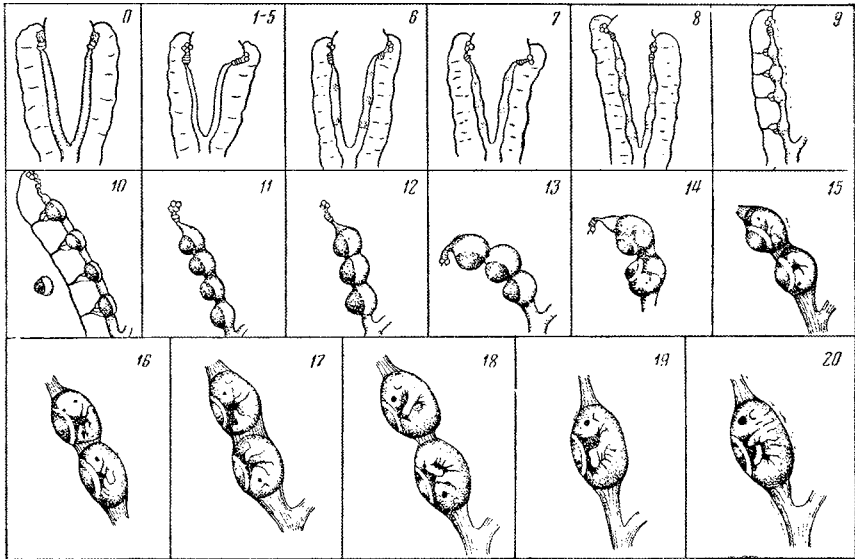


Рис. 25. Пробка во влагалище самки (цит. по Н. В. Тупиковой, 1964). а — вид снаружи; б — вид в разрезанном влагалище; в — пробка. (Фото Л.С. Филимонова)

2. Соски крупные, шерсть вокруг них разрежена или отсутствует. При надавливании на млечную железу соски выпячиваются, и из них выступает молоко, мутноватая или прозрачная жидкость. Если выступит молоко, значит самка кормящая, если жидкость, значит, она недавно кончила кормить (рис. 24 б).
3. Соски крупные, поле вокруг них либо начинает обрастать коротенькой шерсткой, либо они совсем спрятаны в шерсти. При надавливании на млечную железу соски выпячиваются, но молока в них нет. Такая самка уже давно кончила кормить (рис. 24 в). Если у самки очень крупные эмбрионы и в матке невозможно обнаружить темные пятна¹, то только по соскам и млечным железам можно установить, первая это беременность или повторная.

Если трупы зверьков несвежие (с засохшими сосками или подтухшим брюшком), надо надрезать кожу, отделить ее от стенки брюшины, перерезать обнажившуюся млечную железу и подавить ее. Если самка кормящая, в разрезе выступит молоко.

¹ У землероек темные пятна вообще сохраняются очень короткий срок.

Вскрытие самок. Половые органы надо вырезать и расправить на стекле так, чтобы рога матки не были перекручены, брыжейки лежали снаружи от рогов матки и не образовывали складок. Только при этом условии плацентарные пятна, располагающиеся в матке по линии прикрепления ее к брыжейке, нельзя спутать с потемнениями стенок матки иного происхождения. Яичники нужно высвободить из окружающей их брыжейки.

У неполовозрелых самок матка бывает тонкая, светлая, яичники светлые, на поверхности их в 5–10-кратную лупу видны мелкие округлые клетки. При половом созревании на поверхности яичника появляются зрелые фолликулы: крупные прозрачные бесцветные пузырьки, внутри которых находится готовая яйцеклетка. В момент наступления половозрелости у зверька начинается течка: влагалище открывается, наружные края его припухают, матка слегка расширена. Во время овуляции на поверхности яичников лопаются фолликулы, через разрывы их стенок яйцеклетки попадают в полость тела и оттуда в фаллопиевы трубы, где и происходит оплодотворение. У одних видов овуляция начинается одновременно с течкой, у других — после спаривания.

Беременность. Сразу после спаривания во влагалище самки образуется «пробка» из секрета семенных пузырьков самца (рис. 25). Через сутки после спаривания в яичнике становятся хорошо заметны желтые тела беременности (видны простым глазом или в 5–10-кратную лупу). У полевок (лесных, серых) и мышей желтые тела розовые или красные, диаметр их около 1 мм, у степной пеструшки — желтовато-кремовые, диаметр которых около 0,75 мм, у водяной полевки и пасюка — красные, диаметром около 1,5 мм. Желтые тела беременности образуются из ткани лопнувших фолликул и играют роль желез внутренней секреции, подготавливающих стенки матки к внедрению эмбрионов, стимулирующих развитие млечных желез и т. д. Они хорошо заметны и функционируют в течение всего периода беременности.

С первых по пятые сутки включительно у перечисленных ниже видов беременность можно установить только по наличию желтых тел. Размеры и кровоснабжение матки остаются такими же, как у небеременных самок (рис. 26).

В течение этих дней оплодотворенное яйцо, проходя стадии дробления, движется по фаллопиевым трубам. В возрасте 6 дней зародыш попадает в полость матки. Имплантация его в стенку матки происходит в течение 7-го дня развития.

Ниже мы приводим табл. 22, 23 и рис. 27 для определения стадий беременности, пригодные для 15 видов грызунов, имеющих продолжительность беременности, не совмещенной с лактацией, в среднем 21 сутки (18–24). Это следующие виды: мышь-малютка, полевая мышь, домовая мышь, серая крыса, черная крыса, лесные полевки (рыжая, красная, красно-серая), обыкновенная полевка, темная полевка, полевка-экономка, степная пеструшка, подземная полевка, снежная полевка, водяная полевка.

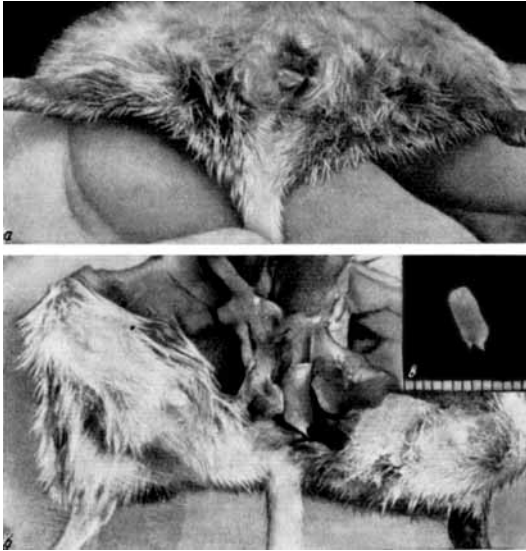


Рис. 26. Внешний вид матки степной пеструшки в разные дни беременности (цит. по: Тупикова, Медведева, 1956): *a* — день спаривания, остальные цифры обозначают дни беременности

Так как при работе гораздо быстрее и удобнее пользоваться промерами длины плода, находящегося в матке, то по всем перечисленным выше видам следует собрать материал по корреляции этих размеров и возраста эмбрионов, чтобы в дальнейшем работать с промерами. Подобное сопоставление было сделано для эмбрионов 300 самок водяных крыс и 20 самок степной пеструшки; результаты приведены в табл. 23.

У самок, испытывающих какие-либо недостатки в питании, наблюдается резорбция части эмбрионов. По-видимому, это может наступить от стадии дробления яйца до последних дней беременности. В первом случае эмбрионов в матке бывает меньше, чем желтых тел в яичниках (гибель до имплантации). Если резорбция начинается после имплантации, то эмбрионы отличаются размерами, степенью развития, а часть отмирает и рассасывается. При регистрации результатов вскрытия число резорбирующихся эмбрионов ставится в скобках после числа нормальных эмбрионов.

Повторная беременность. У грызунов с полиэстральными циклами очередное спаривание происходит либо сразу после родов предыдущего помета, либо с перерывом около двух недель. Следовательно, повторная беременность или совмещается с кормлением предыдущего помета, или наступает незадолго до окончания кормления молодняка.

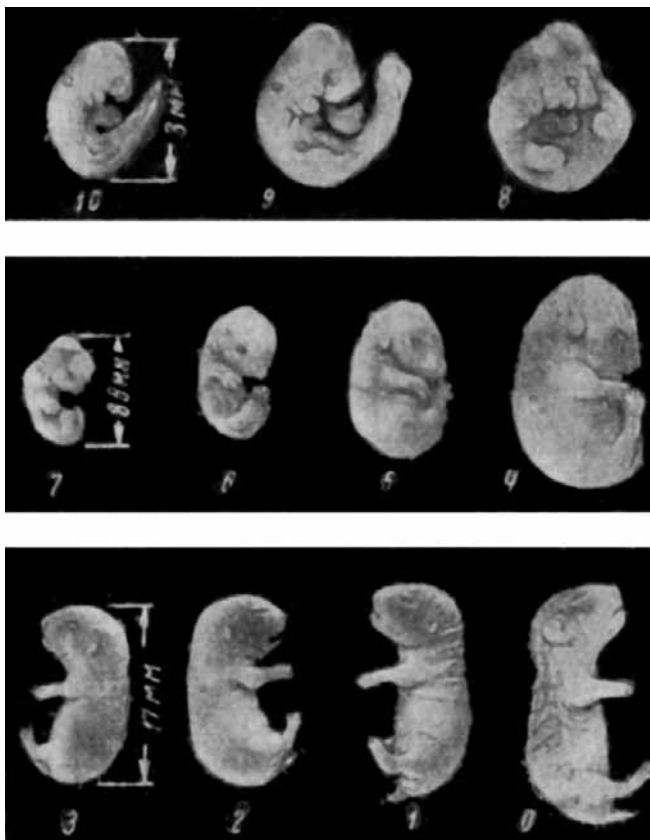


Рис. 27. Эмбрионы степной пеструшки без оболочек (цит. по: Тупикова, Медведева, 1956): цифры обозначают число дней, оставшихся до родов

Продолжительность повторной беременности, не совмещенной с лактацией, а наступившей после ее окончания, бывает примерно такой же, как и первой беременности. У части самок сроки беременности, совмещенной с лактацией, удлиняются за счет задержки имплантации дробящейся яйцеклетки. Благодаря этому лактация совмещается лишь с самыми начальными стадиями беременности, что предохраняет самку от повышенной затраты энергии.

Продолжительность беременности кормящих самок не зависит ни от количества сосущих детенышей, ни от возраста самок. Она связана с упитанностью (весом) зверьков: чем самки тяжелее, тем короче у них беременность, чем они легче, тем беременность у них длиннее. У одной и той

ТАБЛИЦА 21

Определение стадии беременности по внешнему виду матки

Число дней		Внешний вид матки
От спаривания ¹	До родов	
День спаривания	21 ¹	Во влагалище резинообразная пробка. Матка или растянута с мутно-белым содержимым, или нормальная. В мазке всегда есть сперматозоиды
1–5	16–20 ¹	Матка нормального размера без утолщений. В яичниках желтые тела
6	15	Матка слегка равномерно утолщена. Только на расправленной на стекле матке на просвет заметен плод в виде поперечной розовой или темной полосы
7	14	Матка несколько шире в тех местах, где находится плод, который имеет вид поперечной розовой или темной полосы
8	13	Матка расширена в местах расположения эмбрионов. Плод шаровидный, плацента еще не видна сквозь стенку матки
9	12	Матка расширена. Плод слегка яйцевидной формы. Его тупой конец образован розовой плацентой и направлен к брюшке матки. Эмбрион в оболочках мутно-белый, по размерам значительно меньше плаценты
10	11	Матка расширена. Плод яйцевидный. Плацента приобрела заостренную форму, эмбрион округлый. К брюшке обращен более острый конец плода. Более поздние стадии см. в табл. 22

же самки продолжительность совмещенной с лактацией беременности увеличивалась в последующих пометах. У больших песчанок беременность кормящих самок продолжается от 26 до 44 суток, против 24 суток у некорморящих (М. Н. Леонтьева, 1961).

Вследствие этого для определения стадий беременности у самок, имеющих совмещенную лактацию и беременность, использование табл. 22 и 23 ограничено:

1. Стадия, когда в яичнике есть желтые тела беременности, а эмбрионов еще не видно, соответствует не 1–5 дням, а большему промежутку времени, а именно 1–5 + ? дням, который установить нельзя.
2. У самок с видимыми эмбрионами нельзя определять ни возраст эмбрионов, ни дату спаривания, так как стадия неимплантированной яйцеклетки может длиться разные сроки. Можно определить лишь срок, оставшийся до родов, и дату, когда они должны наступить, так как после имплантации скорость развития эмбрионов, по-видимому, не изменяется.

¹ Для беременности, не совмещенной с лактацией.

ТАБЛИЦА 22

Определение стадии беременности по внешнему виду эмбрионов (при 10–20-кратном увеличении)

Срок родов в днях	Развитие уха	Развитие глаза	Развитие конечностей	
			передних	задних
10	Круглый замкнутый слуховой пузырек ¹	Круглый глазной пузырек	Лопатообразные выросты на месте сгиба эмбриона	Маленькие утолщения на задней части туловища
9	У слухового пузырька есть вырост, направленный к спине	Образовался хрусталик. Пигмента в глазу нет	То же	Лопатообразные выросты в ширину больше, чем в длину
8	Слуховой пузырек не виден. Образовалась изогнутая слуховая щель	Появился серый круг пигмента	Оформились локтевой сустав и изгиб конечности	Лопатообразные выросты, длина и ширина их одинаковы
7	Образовалась складка ушной раковины, стоящая вертикально	Круг пигмента черный. Есть кольцевой валик век. Глазная щель круглая	Пятиугольная концевая пластинка. Просвечивают закладки пальцев	Круглая концевая пластинка. Закладок пальцев нет
6	Край ушной раковины козырьком наклонен над слуховым проходом, но не закрывает его	Глазная щель между веками овальная	Виден лучезапястный сустав. Между пальцами глубокие выемки	Виден коленный сустав. Концевая пластинка пятиугольная. Просвечивают закладки пальцев
5	Раковина полностью закрывает слуховой проход, но край ее свободен	Длина глазной щели в 1½ раза превышает ширину	Пальцы полностью отделены друг от друга. Фаланги не видны	Перепонкой соединены I и II пальцы, остальные свободны. Фаланги не видны
4	Раковина приросла к коже головы	Веки срослись. Просвечивает глаз с хрусталиком ²	Пальцы лежат параллельно, но не срослись. Видны ногтевые фаланги и плоские ногти	
3	То же	То же	Пальцы срослись между собой. Видны все фаланги. Ногти плоские	
2	— ” —	Хрусталик через кожу не просвечивает	То же	
1	— ” —	То же	Образовались типичные когти	

¹ У крыс и мышей слуховой пузырек становится замкнутым на сутки позже.

² У крыс и мышей веки срастаются на сутки позже.

То, что беременность повторная, а не первая, устанавливают по следующим признакам: а) по развитым млечным железам и обсосанным соскам, б) по ярким плацентарным пятнам в матке.

Плацентарные пятна хорошо заметны лишь на ранних стадиях беременности (для мышей и полевок — когда до родов осталось не менее 7–8 дней). Позже приходится ограничиваться наличием млечных желез и, как правило, трудно или невозможно бывает решить, какая это беременность — вторая или третья.

При вскрытии самки промежутки между беременностями можно установить лишь очень приблизительно по косвенным признакам. Если у беременной самки молоко обильно, значит, она спарилась сразу после родов и беременность не сильно затягивается. Если у беременной самки млечные железы опали и из сосков выдавливается лишь мутная жидкость, значит, она либо спарилась через 2 недели после родов, либо у нее сильно затягивается вторая беременность. Если соски пустые, следовательно, самка забеременела после окончания лактации.

Встречаются зверьки с плацентарными пятнами, но совершенно не обсосанными сосками. Это особи, выводок которых в силу каких-то причин погиб. В годы высокой численности грызунов такие случаи встречаются нередко.

Плацентарные пятна. У всех грызунов после родов в стенке матки на месте имплантации эмбрионов остаются так называемые темные или, что правильнее, плацентарные пятна. Это следы кровоизлияний на месте разрывов кровеносных сосудов, снабжавших питанием каждый эмбрион.

Использование подсчета плацентарных пятен для определения числа принесенных самкой пометов и их величины требует точных знаний продолжительности существования следов имплантации и особенностей изменения их внешнего вида в разные сроки после родов. Сведения, имеющиеся об этом в литературе, крайне скудны. Изменения, происходящие в матке степной пеструшки после родов, представлены на рис. 28.

По данным Н. В. Тупиковой (1958) в день родов матка бывает в 2–5 раз шире (3–7 мм), чем у яловой самки, и всегда содержит сгустки крови внутри. Стенки ее сильно утолщены и в них видны продольные мышечные волокна. На месте имплантации эмбрионов можно видеть или кровоизлияния, или сероватые уплотнения ткани в виде бугорков длиной около 5 мм. Кровеносные сосуды брыжейки матки всегда сильно гиперемированы. В яичнике внешний вид желтых тел беременности не изменился. Часто самок с такими матками принимают за беременных. И сгустки крови, и бугорки похожи на эмбрионы, растянутая матка еще сохраняет форму бывшего в ней плода. Желтые тела беременности в яичниках по внешнему виду еще почти не изменены. Но у беременной самки в матке никогда не бывает видно мышечных волокон и стенки ее всегда тонкие. Часто у только что родившей самки во влагалище бывает пробка, в мазке из матки — сперматозоиды.

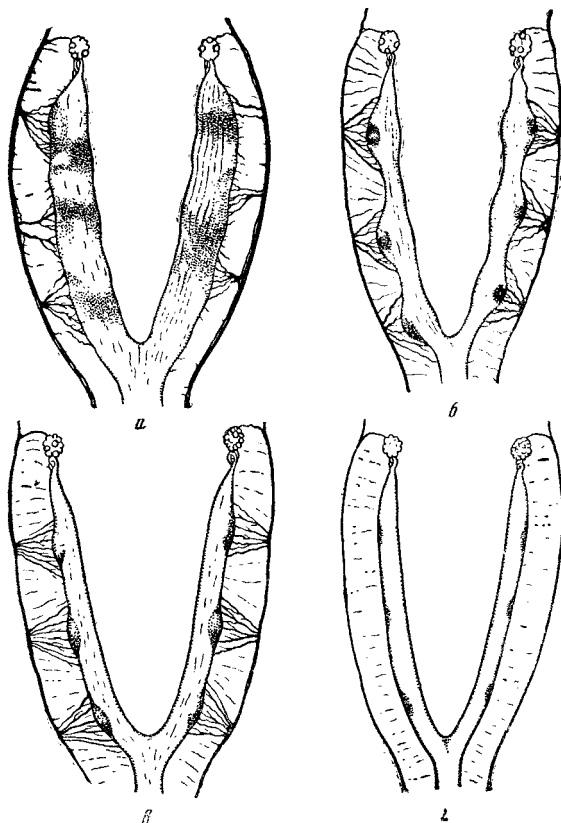


Рис. 28. Внешний вид матки степной пеструшки на разных сроках после родов (цит. по: Тупикова, 1958): *а* — в день родов; *б* — через сутки; *в* — через 5 суток; *г* — более пяти суток

Через сутки после родов матка либо равномерно (4–7 мм), либо четко расширена, причем больше в месте прикрепления эмбрионов (3–4 мм) и меньше — между ними (около 2 мм). Сгустков крови в матке не бывает. Стенки матки утолщены и в них заметны продольные мышечные волокна. На месте прикрепления эмбрионов имеются утолщения в виде бугров. Кровеносные сосуды брыжейки матки сильно гиперемированы. Желтые тела беременности начинают рассасываться, становятся меньше и бледнее.

Через 5 суток после родов по некоторым признакам часть маток принимает такой внешний вид, какой бывает у матки давно рожавшей самки, но по отдельным признакам видно, что роды были недавно. Встречаются четкообразные расширения, бывают слабо заметны мышечные волокна. Пятна всегда очень яркие; встречаются матки, где на месте имплантации

эмбрионов еще сохраняются бугорки. Гиперемия сосудов есть всегда, но может быть выражена не сильно. На месте желтых тел беременности видны рубцы.

Через 10 суток после родов матка принимает нормальные размеры и внешний вид. Нет четкообразных расширений бугорков, не видно мышечных волокон. В дальнейшем изменения претерпевают только плацентарные пятна, которые постепенно бледнеют и уменьшаются в размерах. Однако индивидуальная изменчивость их размеров и окраски настолько велика, что дать критерии для определения точного срока, прошедшего со времени родов, невозможно.

В течение 5 месяцев бледные пятна сохраняются у всех зверьков, родивших один раз. По прошествии 6 месяцев у части самок пятна исчезают. К 8 месяцам у всех самок исчезают все пятна.

У больших песчанок (*Rhombomys opimus*) сокращения матки после родов происходят медленнее (М. Н. Леонтьева, 1961).

Через 1–5 суток. Матка сильно расширена и увеличена. На местах прикрепления эмбрионов видны крупные сгустки крови.

Через 6–8 суток. Матка нормальной величины, но с утолщенными стенками. Кровяные сгустки имеют вид небольших черных бугорков.

Через 9–20 суток. Стенки матки могут быть утолщены или быть нормальной толщины. На местах прикрепления эмбрионов могут быть одновременно и беловато-желтоватые бугорки и пятна.

Через 20 суток – 3 месяца. У зверьков, принесших один помёт, плацентарные пятна имеют одинаковую величину и интенсивность окраски. Число их соответствует количеству детенышей в помёте.

Через 4–6 месяцев. Пятна различной или одинаковой величины и интенсивности окраски сохраняются у всех самок, имевших один помёт. Число пятен не соответствует количеству детенышей в помёте. Иногда вся матка пигментирована.

После 6 месяцев у части самок пятна полностью исчезают. Срок полного исчезновения всех пятен у всех самок превышает 18 месяцев.

Плацентарные пятна нескольких порядков. После каждого родов в матке появляется новая генерация плацентарных пятен. Пятна более поздних помётов бывают крупнее и ярче. Для больших песчанок установлено, что повторная беременность ускоряет рассасывание пятен (М. Н. Леонтьева, 1961). Для других видов такие факты пока не известны, возможно, в силу малой изученности этого вопроса.

Очевидно, что для безошибочного пользования методикой подсчета плацентарных пятен мы должны знать для каждого вида два срока:

1. Сроки, в течение которых сохраняются все пятна, и принадлежащие к одному помёту имеют одинаковую величину и окраску. В этот промежуток времени, подсчитывая пятна, можно устанавливать число помётов и их величину.

2. Сроки, когда у части самок начинают полностью исчезать пятна. До этого срока регистрация самок с пятнами и без них дает процент зверьков, участвующих в размножении. Подсчет пятен и самок с пятнами во все другие сроки дает ложные сведения о характере размножения популяции.

Приведем пример. В тот период, когда пятна начинают рассасываться, часть пятен одного помета становится мельче и бледнее — их относят к пятнам разных пометов, увеличивая число пометов и сокращая их величину.

Затем постепенно исчезают пятна ранних пометов, а каждая из генераций более поздних выводков бывает в это время уже разной величины и окраски. Ясно, что картина, которую мы регистрируем по пятнам, не будет соответствовать действительности.

В период, когда у части самок пятна полностью исчезают, а у части еще сохраняются, подсчитывая зверьков с пятнами, получим неверные сведения о проценте зверьков, участвующих в размножении.

К сожалению, в литературе имеется сейчас крайне мало точных данных о длительности сохранения плацентарных пятен у однократно и многократно рожавших самок разных видов грызунов. Подбор таких сведений усложняется еще тем, что большинство материалов собрано в природе и авторы не поясняют, какие сроки они приводят: сроки полного сохранения всех пятен или максимальные сроки обнаружения их у отдельных зверьков.

II.1.3. СТАДИИ ПОЛОВОЙ АКТИВНОСТИ САМОК ЗЕМЛЕРОЕК-БУРОЗУБОК

Землеройки-бурозубки имеют двурогуую матку, по форме напоминающую букву «Г» (рис. 29). При вскрытии зверька ее довольно трудно обнаружить, так как она сложена пополам и лежит комочком в левой стороне заднего отдела полости тела.

У *неполовозрелых* самок матка тонкая, маленькая, брыжейка лишена кровеносных сосудов. Для каждого вида бурозубок характерна определенная пропорция длины рогов матки и влагалища. По мере приближения половозрелости размеры матки тела увеличиваются, особенно длина рогов.

Беременность на ранних стадиях устанавливают по желтым телам в яичниках (желтые тела розовые, около 1 мм в диаметре), позднее — по эмбрионам. В отличие от грызунов у землероек плацента внедряется в стенку матки не вдоль линии ее прикрепления к брыжейке, а к противоположной стенке. Поэтому и плацентарные пятна лежат в верхнем своде стенки матки.

Рожавшие самки. Если в матке имеются плацентарные пятна, значит, самка родила совсем недавно, так как у бурозубок такие пятна сохраняются очень короткий срок, видимо, всего лишь несколько дней. Позднее рожавших самок можно определить по обсосанным соскам, развитым млечным железам, по наличию молока в них и по более крупным размерам матки

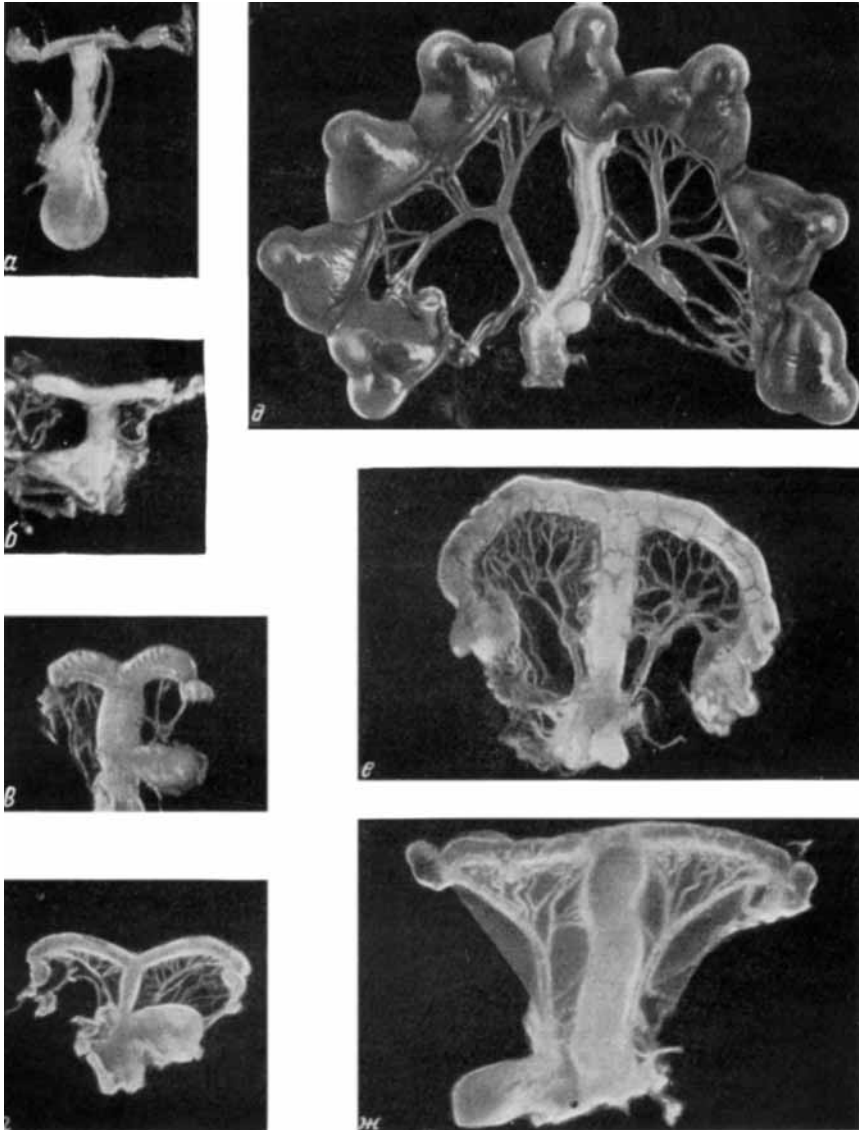


Рис. 29. Матки землероек-бурозубок (цит. по: Тупикова, 1964) (фото Л. С. Филимонова): левый столбец — матки неполовозрелых самок: *а* — *Sorex areneus*; *б* — *Sorex caecutiens*; *в* — *Sorex minutus*; *г* — *Sorex centralis*; правый столбец — матки половозрелых *Sorex areneus*: *д* — беременной; *е* — недавно родившей; *ж* — давно родившей

(увеличивается длина и ширина рогов и влагалища). Рожавшую, но уже кончившую кормить самку определяют только по размерам матки. При вскрытии у землероек можно установить рождение только двух пометов (кормящая и вновь беременная самка). О большем числе последних судить невозможно вследствие быстрого исчезновения плацентарных пятен.

II.1.4. СТАДИИ ПОЛОВОЙ АКТИВНОСТИ САМЦОВ

В парных яйцевидных семенниках *testis* (рис. 30) образуются сперматозоиды. К семеннику прилегает, охватывая его полукольцом с внутренней стороны, его придаток — *epididymus*, обычно окруженный слоем жировой ткани. Концевая часть придатка, прилегающая к заднему концу семенника, состоит из клубочка извитых канальцев. Придаток семенника служит местом хранения зрелых сперматозоидов. От каждого придатка семявыносящий проток ведет в общий непарный мочеиспускательный канал. Перед самым впадением в него семявыносящие протоки принимают в себя протоки парных желез — семенных пузырьков (*Vesiculi seminalis glandulae vesiculosae*). В них вырабатывается секрет, имеющий двойное назначение: при спаривании он с секретом других придаточных желез составляет жидкость, в которой взвешены сперматозоиды, и из него во влагалище самки образуется резинообразная плотная белая или мутновато-прозрачная «пробка».

В общих чертах строение половой системы самцов различных видов грызунов и насекомоядных одинаково, но в строении некоторых органов отмечаются отдельные особенности. У хомяков, мышовок и землероек-бурубок нижний отдел семявыносящих протоков расширен и образует так называемую петлю Генле (рис. 30).

У неполовозрелых зверьков при вскрытии хорошо заметны только семенники, которые лежат в полости тела. Семенные пузырьки совершенно не развиты и имеют вид двух маленьких прозрачных или беловатых крючочков. Обнаружить их можно лишь при тщательном осмотре, раздвинув основания семявыносящих протоков. Придаток семенника очень маленький, прозрачный.

Если в текущем сезоне размножения зверек не достигает половозрелости, то с возрастом несколько увеличиваются лишь семенники, а все остальные железы остаются в зачаточном состоянии. Вне сезона размножения неполовозрелые самцы имеют дряблые и плоские семенники. Если происходит половое созревание зверька, то развиваются и семенники, и семенные пузырьки. Увеличение последних особенно заметно, так как они из зачаточных становятся крупными, бросающимися в глаза органами. Несколько увеличиваются придатки семенника и в концевой части становятся заметны извитые канальцы, наполняющиеся спермой. У только что созревших молодых зверьков все железы, как правило, несколько мельче, канальцы слабее заметны и почти лишены окраски, в то время как у вполне сформировавшихся самцов все железы крупные,

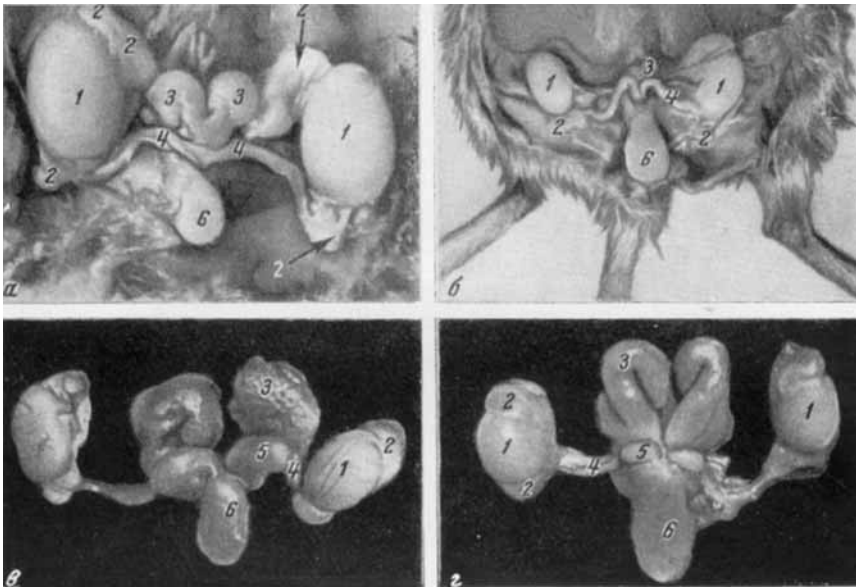


Рис. 30. Половые железы самцов грызунов и землероек (цит. по: Тупикова, 1964) (фото Л. С. Филимонова): *а* — созревающий самец рыжей полевки; *б* — неполовозрелый самец рыжей полевки; *в* — половозрелый самец обыкновенной бурозубки; *г* — половозрелый самец лесной мышовки; 1 — семенник; 2 — придаток семенника; 3 — семенные пузырьки; 4 — семявыносящий проток; 5 — петля Генле; 6 — мочевой пузырь

семенники, как правило, опускаются в мошонку, а каналцы окрашены в желтый или кремовый цвет.

К концу сезона размножения первыми начинают дегенерировать семенные пузырьки и несколько позже семенники. Сначала и те, и другие становятся дряблыми, потом семенные пузырьки пустеют, а семенники уменьшаются и делаютя плоскими. Сперматозоиды в придатке семенника сохраняются довольно долго, уже при дряблых семенниках и семенных пузырьках, но, по-видимому, в это время самцы уже не способны к спариванию. В период полового покоя придаток семенника не содержит сперматозоидов. Весной, при созревании зимовавших зверьков, происходит очень быстрое увеличение всех половых желез.

При изучении степени участия самцов в размножения можно различить пять стадий половой активности (табл. 24).

Объективным показателем половой активности самцов во все сезоны, кроме периода затухания размножения, является наличие сперматозоидов в придатке семенника. Обнаружить их можно, только сделав мазок из придатка

ТАБЛИЦА 24

Стадии половой активности самцов

Состояние самца	Наличие сперматозоидов в придатке семенника	Внешний вид придатков семенника	Размеры ¹ и тургор семенных пузырьков	Размеры ¹ и тургор семенников
Неполовозрелый	Нет	Прозрачные каналцы не видны	Не развиты (не более 2 мм)	Округлые, маленькие, тугие
Созревающий	— // —	Прозрачные каналцы слабо заметны	Средних размеров, тугие	Округлые, средних размеров, тугие
	Есть	Каналцы заметны, имеют мутное содержимое		
В состоянии половой активности	— // —	Каналцы ясно заметны, имеют желтоватое содержимое	Крупных размеров с сильным тургором	Округлые, крупных размеров, с сильным тургором
С затухающим сперматогенезом	— // —	То же	Крупных размеров, дряблые	Крупных размеров, дряблые
В состоянии покоя	Нет	Каналцы незаметны	Дряблые, пустые, маленькие	Дряблые, плоские, маленькие

семенника и просмотрев его под микроскопом при малом или большом увеличении. Чтобы сделать мазок, надо тонким пинцетом захватить придаток семенника, разрезать его ножницами и срезанной поверхностью сделать тонкий мазок на предметном стекле. Мазок или сейчас же просматривают под микроскопом, или же пишут на стекле номер зверька по журналу и оставляют мазок подсохнуть. Ни фиксации, ни окраски мазки не требуют и могут сохраняться в таком состоянии несколько лет. На одном предметном стекле помещается 8–10 мазков.

Величина половых желез зависит от состояния половой активности самца. Однако ни у одного вида абсолютные размеры семенников и семенных пузырьков не могут служить точным показателем участия самца в размножении, так как в разные сезоны и годы у зверьков разного возраста созревание происходит при несколько отличной величине указанных желез. Изменения их величины показывают лишь общие закономерности увеличения половых желез по мере приближения половозрелости (сезонной или возрастной). Измерение семенников проводят по длинной оси, прикладывая

¹ Конкретные размеры половых желез, соответствующие каждой из указанных стадий, устанавливают эмпирически для каждого вида возраста и сезона.

к нему сверху, но не прижимая маленькую, желательную прозрачную линейку. Взвешивание или измерение еще и поперечника или вычисление объема семенника нецелесообразно. Как уже говорилось выше, точного соответствия размеров семенников и наличия готовых сперматозоидов нет. Следовательно, увеличивая точность и полноту измерения половых желез, мы не достигаем большей точности определения половой активности. Семенные пузырьки измеряют от места их впадения в семяпровод до самой отдаленной точки верхнего края, не разворачивая завитка. Целесообразнее совмещать измерения длины семенников и семенных пузырьков со взятием мазка из придатка семенника, так как необходимо эмпирически устанавливать соответствие между определенными размерами половых желез и половой активностью самцов. Для этого сначала делают промеры семенников и семенных пузырьков и берут мазки у 50 или 100 самцов. По этим данным строят диаграммы рассеяния и по ним выделяют три группы самцов с разным состоянием половой активности (неполовозрелые, созревающие, в состоянии половой активности) и соответствующими им размерами половых желез.

После этого у первой и третьей группы зверьков половая активность или ее отсутствие констатируются только по размерам указанных органов. У зверьков второй группы необходимо всегда брать мазки.

Проверку соответствия размеров указанных органов и наличие сперматозоидов необходимо проводить минимум дважды в год: ранней весной в период вступления в размножение зимовавших зверьков и в начале лета, когда начинают созревать сеголетки. В период затухания размножения молодые самцы, как правило, уже не созревают, а у половозрелых необходимо отмечать дряблые семенники и семенные пузырьки. Точного критерия для отнесения зверька к размножающимся или уже переставшим размножаться в этот период пока нет.

II.2. СТАДИИ ПОЛОВОЙ АКТИВНОСТИ У ЖИВЫХ ЗВЕРЬКОВ

В тех случаях, когда для изучения популяционной структуры применяют мечение животных, необходимо бывает знать участие в размножении каждого зверька. Определение этого без вскрытия весьма затруднительно и несравненно менее точно. Но в то же время продолжительные наблюдения за одними и теми же особями позволяет выяснить многие детали, не уловимые при вскрытии.

Описание внешнего вида мошонки у самцов, влагалища и сосков самок, которые могут быть использованы для распознавания участия зверьков в размножении, приведены выше. В табл. 25 дано определение вагинальных циклов по мазкам из влагалища. У грызунов с полиэстральными циклами влагалище испытывает периодические изменения в соответствии с циклами овуляции. Свежие или предварительно высушенные мазки просматривают под микроскопом.

ТАБЛИЦА 25

Исследование полового цикла методом влагалищных мазков

Стадия цикла	Содержание секрета влагалища	Консистенция секрета влагалища	Внешний вид влагалища
Покой	Слизь, лейкоциты ¹ , эпителий ²	При взятии мазка тянутся нити слизи	Открыто или закрыто. Края не припухшие
Предтечка	Эпителий	Мазок имеет вид сы-воротки, нетягучий	Открыто или закрыто. Края чуть утолщены
Течка	Чешуйки ³	Мазок имеет крупчатое строение	Широко открыто, стенка его под клитором утолщена
Послетечка	Лейкоциты, эпителий, чешуйки	Мазок сухой	Открыто, но края неприпухшие
Самка спарилась в истекшие сутки	Сперматозоиды	Нетягучий	Закрыто или имеется пробка
Первая половина беременности	Слизь	Тягучий	Закрыто
Вторая половина беременности	Эритроциты	— // —	Закрыто, синяк
Только что родила	Форменные элементы крови		Открыто, припухшее

III. ОБРАБОТКА И АНАЛИЗ ПОЛУЧЕННЫХ МАТЕРИАЛОВ

У многих грызунов перезимовавшие самки приносят несколько пометов за репродуктивный сезон, а созревание и интенсивность размножения сеголеток связаны со временем их рождения, численностью и другими факторами. Популяции этих видов имеют сложную возрастную-функциональную структуру, существенно изменяющуюся в разные сезоны и годы. А. Д. Бернштейн (2006) предложила удобные формы обработки материалов по размножению таких видов (табл. 26). Таблицы составлены с учетом критериев определения генеративного состояния и выделения возрастных групп, которые были приведены в этой главе. Они помогают проанализи-

¹ Лейкоциты — мелкие клетки, целиком заполненные ядром, так что плазмы почти не видно.

² Эпителий — крупные клетки угловатой формы с ядром.

³ Чешуйки — клетки такого же размера, как эпителий, но без ядра.

ровать особенности репродуктивного процесса и характер воспроизводства конкретных популяций грызунов в различных ситуациях.

Проанализировав результаты по предложенным формам, можно ответить на многие вопросы, связанные с воспроизводством популяций изучаемых видов. Например:

1. Сроки начала и окончания репродуктивного сезона.
2. Интенсивность созревания сеголеток разного времени рождения.
3. Интенсивность размножения (процент размножающихся) и численность размножающихся самок (с привлечением учетных данных).
4. Плодовитость (величина выводка) у самок разного возраста.
5. Число выводков за репродуктивный сезон у самок разного возраста.
6. Потенциальный приплод за репродуктивный сезон в расчете на одну самку или на популяцию в целом (с учетом численности размножающихся самок).
7. Вклад самок разного времени рождения в воспроизводство популяции.

Для того, чтобы получить репрезентативные данные по этим вопросам в сезон размножения, учет и отлов грызунов необходимо проводить ежемесячно или хотя бы через месяц, желательнее на стационарных участках. В средней полосе наиболее показательны результаты за апрель, июнь, август и октябрь. Особенно важны такие исследования при многолетнем мониторинге территории. В этом случае можно будет оценить выживаемость особей на разных фазах их жизненного цикла при различных демографических ситуациях, а также влияние особенностей репродуктивного процесса на сезонную и многолетнюю динамику населения грызунов в разных местообитаниях. С другой стороны, при наличии соответствующих данных возможно выявить связь интенсивности воспроизводства с погодными и кормовыми условиями, уровнем численности и другими факторами.

Ниже мы приведем несколько примеров использования зоологами описанных в этой главе методов определения возраста и генеративного состояния для анализа возрастнo-функциональной структуры популяций и определения различных стратегий размножения грызунов разных видов в конкретных условиях.

Н. В. Туликова и Н. А. Коновалова (1971), изучая размножение и смертность рыжих полевок в благоприятных для них условиях южно-таежных лесов, проследили динамику репродуктивного процесса у зверьков различного возраста при разной плотности популяции. Это дало возможность выявить зависимость скорости воспроизводства популяции от определенных показателей плодовитости. Было показано, что основной из них — это интенсивность созревания сеголеток, на которую в наибольшей степени влияет время рождения и уровень численности. Такую же закономерность у этого вида в широколиственных лесах Тульской области наблюдали А. Д. Бернштейн с соавторами (Bernshtein et al, 1989), использовавшие























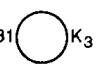
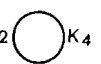





Type of dynamics	Age (months)	Time of observation		
		June	Aug.	Oct.
I	1-2	70  K ₂	64  K ₃	78  K ₄
	3-4	—	27  K ₂	26  K ₃
	5-6	—	—	8  K ₂
II	1-2	146  K ₂	285  K ₃	205  K ₄
	3-4	—	142  K ₂	100  K ₃
	5-6	—	—	42  K ₂
III	1-2	347  K ₂	651  K ₃	292  K ₄
	3-4	61  K ₁	224  K ₂	232  K ₃
	5-6	24  K ₁	98  K ₁	60  K ₂
IV	1-2	293  K ₂	581  K ₃	62  K ₄
	3-4	28  K ₁	160  K ₂	187  K ₃
	5-6	—	20  K ₁	115  K ₂

Рис. 31. Темпы созревания самок сеголеток рыжей полевки в зависимости от времени рождения и типа сезонной динамики популяций (цит. по: А. D. Bernshtein et all, 1989): цифры обозначают размеры выборки; заштрихованный сектор — процент созревших самок; время рождения: K₁ — до середины апреля; K₂ — середина апреля – май; K₃ — июнь–июль; K₄ — август–сентябрь; типы сезонной динамики популяций — уровни численности: I — низкий; II — средний; III — высокий; IV — «пик»

те же методики определения возраста и генеративного состояния полевок (рис. 31). Для красной полевки аналогичные данные получили ряд исследователей (Кожкина, 1967 а, 1967 б; Окулова, 1975 и др.).

При многолетних наблюдениях в оптимуме ареала рыжей полевки (Удмуртия, Тульская обл.) по возрастному составу весенней популяции было зафиксировано регулярное подснежное размножение, которое играет существенную роль в сезонной и годовой динамике населения этих грызунов в благоприятных условиях (Бернштейн и др., 1987; Bernshtein et al, 1989).

В некоторых работах (Окулова, 1975; Bernshtein et al, 1989), помимо общепринятых показателей, использованы также относительная численность размножающихся самок и суммарная «продукция эмбрионов». Последний показатель характеризует потенциальный прирост поголовья за сезон размножения. Его рассчитывают дифференцированно за каждый месяц, умножая численность беременных самок на среднюю величину выводка в этот период. Этот расчет производят отдельно для самок разного времени рождения, что позволяет выявить вклад отдельных «когорт» в воспроизводство популяции при разных демографических ситуациях. Так, для рыжей полевки из широколиственных лесов Тульской области было показано, что происхождение поголовья рыжих полевок от самок тех или иных когорт четко характеризует разные типы сезонной динамики популяции (рис. 32). В годы «пика» (тип IV), которые отличаются высокой весенней численностью и ранним окончанием размножения, основной приплод дают перезимовавшие самки, а во всех остальных случаях — самки-сеголетки. При этом в годы с ранним началом размножения (тип III) наибольшую роль в воспроизводстве играют самки весеннего рождения, а при «низкой» численности вклад весенней и летней когорт примерно одинаков. В результате в годы «пика» в зиму уходят в основном зверьки дочернего поколения, а в другие годы — внучатого и правнучатого, что может сказываться на дальнейшей судьбе популяции (Bernshtein et al, 1989).

Кроме того, зная численность полевок разного возраста, в том числе новорожденных (по продукции эмбрионов), авторы смогли проследить выживание зверьков в разные периоды их жизни (табл. 26). Надо иметь в виду, что для таких исследований необходимо проводить учеты и отловы не реже, чем раз в месяц, в течение всего репродуктивного сезона.

Н. М. Окулова и Н. В. Антонец (2002) использовали метод определения возраста по стертости жевательной поверхности коренных зубов для анализа возрастной структуры популяций четырех видов мышей (полевой, желтогорлой, лесной и малой лесной) на востоке Украины. Они установили, что в этих условиях дольше всего живут полевые мыши, а в популяциях других видов средний возраст значительно меньше. При анализе интенсивности размножения мышей авторы учитывали процент размножающихся самок, размер выводка и число пометов отдельно у перезимовавших и сеголеток. Это дало им возможность определить число молодых в расчете на одну размножающуюся самку у мышей

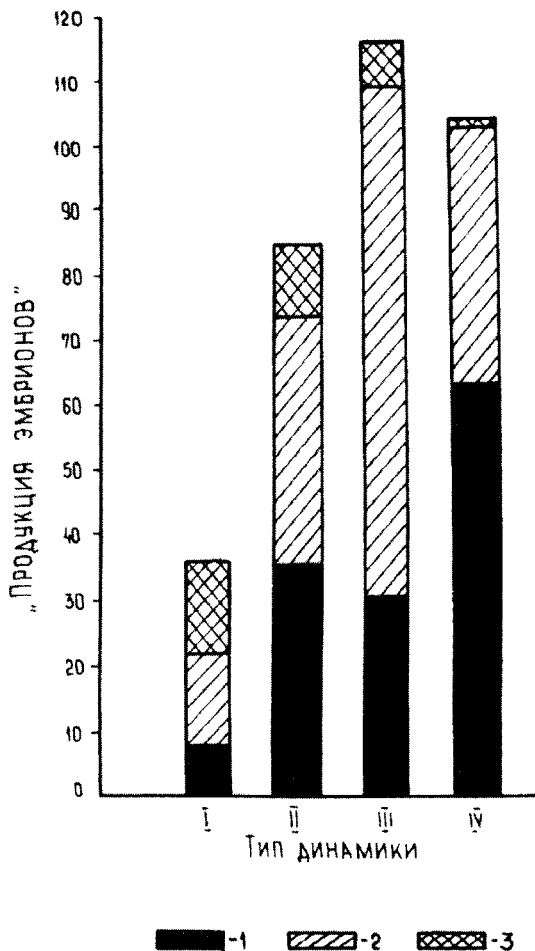


Рис. 32. Общая «продукция эмбрионов» в популяции рыжей полевки в течение сезона размножения и вклад самок разного времени рождения в воспроизводство популяции в зависимости от типа сезонной динамики популяций (I–IV) (цит. по: Bernshtein et al., 1989): I–IV — как на рис. 31; 1 — перезимовавшие; 2 — рожденные до июня; 3 — рожденные в июне и позднее

разных видов и их «репродуктивную стратегию». Наибольшая продуктивность (7,74) оказалась в популяции полевой мыши за счет потомства преобладающих в ней перезимовавших самок. У лесной мыши этот показатель был минимальным (5,56) из-за низкой плодовитости и малого числа выводков. Вероятно, это связано с преобладанием среди размножающихся

ТАБЛИЦА 26

Выживаемость рыжих полевков (%) в разные периоды жизни в зависимости от типа сезонной динамики популяции (цит. по: Bernshtein et al, 1989)

Сезонные типы динамики	Текущий год		Осень–зима	Второй год жизни (апрель–август)
	перезимовавшие (апрель–август)	сеголетки (апрель – конец сезона размножения)		
I (низкая)	5,2	10,9	58,1	33,6
II (средняя)	11,2	22,5	41,5	25,0
III (высокая)	29,5	28,5	35,4	15,8
IV (пик)	23,0	40,0	7,4	5,2
Достоверность различий ($p < 0,05$)	I–II II–III	I–III I–IV, II–IV III–IV	I–IV, II–IV III–IV	I–II, I–IV II–IV

молодых самок: у этого вида зафиксирован наибольший процент созревших сеголеток, которые менее плодовиты и успевают дать меньше помётов за сезон. У малой лесной мыши, у которой сеголетки созревают менее интенсивно, продуктивность выше (Варшавский, Крылова, 1948; Сергеева, 1998). Таким образом, применение известных в настоящее время методов позволило авторам проследить связь интенсивности воспроизводства популяции и возрастного состава ее репродуктивной части, а также выявить отличия в «репродуктивной стратегии» экологически различающихся видов.

ЧАСТЬ ЧЕТВЕРТАЯ

МЕТОДЫ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ ДАННЫХ

В предисловии к сборнику работ «Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных», опубликованном в 1952 г., А. Н. Формозов говорил, что «методика эта, в силу разнообразия целей, с которыми учет производится, а также в силу разнообразия объектов и условий учета не может быть единообразной. По отношению к каждому методу необходимо изучать: общие условия его применимости; степень сравнимости результатов, которые он дает при разных условиях; степень сравнимости результатов с результатами, полученными другими методами; величину статистической погрешности; степень уловистости метода; величину и источник его систематической погрешности и другие».

За более чем 50 лет, прошедших со времени выхода этой книги, были проведены многочисленные исследования, которые во многом усовершенствовали методы количественного учета наземных позвоночных и методы их статистической обработки. Поэтому основная цель данного раздела — провести анализ существующих методов обработки и привести некоторые рекомендации по их практическому применению.

Все методы учета и анализа демографической структуры населения имеют в своей основе статистическую природу, так как обычно базируются они не на абсолютных учетах, а на выборочных отловах и выборочных оценках различных популяционных структур. Кроме того, даже если бы мы проводили абсолютные учеты, мы и тогда не были бы застрахованы как от систематических, так и случайных ошибок, появление которых обусловлено целым набором разнообразных причин. Для получения адекватных оценок необходимо знать и выполнять определенные требования

выборочного исследования, вытекающие из известных положений математической статистики и теории вероятностей. Этому также существенно помогает использование определенных строгих правил планирования исследований, сбора и обработки данных, приводящих к единообразию и сравнимости полученных результатов. Поэтому, оценивая численность (плотность) или другие демографические или пространственные характеристики популяции, как и прочие свойства животных (морфологические, краниометрические, физиологические и т. д.), входящих в состав населения, мы должны использовать статистический аппарат, в основе которого лежит проверка гипотез.

I. СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОЦЕНКИ

За последние годы биологическая наука подготовила себя к переходу от периода первичного накопления эмпирического материала к периоду его систематизации и осознания. Биологу приходится иметь дело с большими массивами информации, а следовательно, строить свои суждения в условиях неопределенности. В такой обстановке нельзя не согласиться с тем, что применение методов теории вероятностей и математической статистики, наук, накопивших большой опыт построения выводов в ситуациях неполной информации, — может быть весьма полезно и эффективно. Однако и сейчас этот тезис иногда понимается однобоко: предполагается, что применение вероятностных методов является только инструментом получения выводов из экспериментальных и полевых наблюдений. На самом же деле эти методы давно перестали быть внешними, а все больше становятся способом описания биологических систем, т. е. языком самой биологии.

При этом всегда остается трудность нахождения оптимального соотношения формальной строгости и содержательной простоты, — трудность, которую легко обойти в чисто рецептурных руководствах по статистике и которую многие пытались преодолеть в течение десятилетий, но до сего дня не могут считать полностью преодоленной.

Опасная крайность, противоположная эмпиризму, — механическое копирование стандартных математических методов без учета специфики формализации их в экологии, — сейчас уже отвергается всеми. Своей задачей мы считали подготовку руководства для использования методов математической статистики для описания и анализа конкретных биологических процессов.

Слово «статистика» определяется Kendell M. G. как «итоговое значение, вычисленное по выборке наблюдений, как оценка некоторого параметра генеральной совокупности».

В современной биологии наиболее часто используются следующие разделы статистики.

Описательная статистика включает в себя табулирование, представление и описание совокупностей данных. Эти данные могут быть либо количественными, как, например, измерения длины и веса, либо качественными, как, например, пол и степень участия в размножении. Огромные массивы данных, как правило, должны обобщаться или свертываться, прежде чем они будут интерпретироваться исследователем. Обезьяна беспомощна в своей неуклюжей попытке развязать простой узел, так как сложность этой задачи превосходит разрешающую способность бедного в творческом отношении интеллекта. Точно так же, но на ином уровне человеческий разум не может извлечь полной информации из массы данных (как варьируют данные? и как велики эти вариации? нельзя ли уменьшить неопределенность в этих вариациях?) без помощи специальных методов. Таким образом, описательная статистика служит инструментом, описывающим, обобщающим или сводящим к желаемому виду свойства массивов данных.

Теория статистического вывода — это формализованная система методов решения задач, для которой характерны попытки вывести свойства большого массива данных путем обследования выборки. Например, у нас появилась необходимость выявить в популяции долю половозрелых зверьков. Совершенно понятно, что всех животных мы отловить не сможем, а, кроме того, в этом нет необходимости, если бы можно было надежно определить такую долю по выборке минимальным объемом, скажем, из 40 зверьков. Но какова доля половозрелых зверьков в этой выборке по отношению к ее доле во всей совокупности населения? Ответ можно получить благодаря теории статистического вывода. Итак, задача статистического вывода состоит в том, чтобы предсказать свойства всей совокупности, зная свойства только выборки из этой совокупности. Статистические выводы строятся на основе описательной статистики. Они делаются от частных свойств выборок к частным свойствам совокупности; описания свойств, как выборок, так и совокупностей, производятся с помощью методов описательной статистики.

Планирование и анализ экспериментов представляет собой третью важную ветвь статистических методов, разработанную для обнаружения и проверки причинных связей между переменными. План проведения эксперимента настолько важен при изучении причинных связей, что в некоторых системах эксперимент представляет собой их операциональное определение. К сожалению, в практике полевых исследований применение методов планирования экспериментов весьма ограничено по целому ряду причин.

Далее опишем основные статистические показатели, способы их расчета и возможные биологические интерпретации.

II. МЕРЫ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ТЕНДЕНЦИИ

Меры центральной тенденции совокупности данных предполагают разные определения «центрального положения». Существует сравнительно небольшое число таких мер.

Наиболее просто получаемой мерой центральной тенденции является мода. **Мода (Mo)** — это такое значение во множестве наблюдений, которое встречается наиболее часто. Однако не всякая совокупность значений имеет единственную моду. В совокупности значений (2, 6, 6, 8, 9, 9, 9, 10) модой является 9, потому что оно встречается чаще любого другого значения.

Некоторые свойства моды:

- В случае, когда все значения в группе встречаются одинаково часто, принято считать, что такая выборка не имеет моды. Например, в группе (0,5; 0,5; 1,6; 1,6; 3,9; 3,9) моды нет.
- Когда два соседних значения имеют одинаковую частоту и они больше частоты любого другого значения, мода есть среднее этих двух значений. Например, мода группы значений (0,1, 1, 2, 2, 2, 3, 3, 3, 4) равна 2,5.
- Если два несмежных значения в группе имеют равные частоты и они больше частоты любого значения, то существуют две моды. В группе значений (10, 11, 11, 11, 12, 13, 14, 14, 14, 17) модами являются 11, и 14; в таком случае говорят, что группа оценок является **бимодальной**.

Большие множества данных часто рассматриваются как бимодальные, когда они образуют полигон частот, похожий на спину бактриана — верблюда (двугорбого), даже если частоты на двух вершинах не строго равны. Это незначительное искажение определения вполне оправданно, ибо термин бимодальный допустим и удобен для описания.

Медиана (Md) представляет собой 50-й процентиль в группе данных. Это значение, которое делит упорядоченное множество данных пополам, так что одна половина значений оказывается больше медианы, а другая — меньше. Вычисляется она следующим образом:

1. Если данные содержат нечетное число различных значений, например, 11, 13, 18, 19, 20, то медиана есть среднее значение для случая, когда они упорядочены, т. е. равна 18.
2. Если данные содержат четное число различных значений, например 4, 9, 13, 14, то медиана есть точка, лежащая посередине между двумя центральными значениями, когда они упорядочены: $Md = (9 + 13) / 2 = 11$.
3. Если в данных — объединенные классы, особенно в окрестности медианы, возможно, потребуется табулирование частот. В таких случаях придется интерполировать внутри разряда значений. Пусть, например, 36 значений, упорядоченных от 7,0 до 10,5, имеют следующее распределение:

ТАБЛИЦА 1

Значение	10,5	10	9,5	9	8,5	8	7,5	7	
Частота	2	3	2	6	10	8	4	1	n = 36
Накопленная частота	36	34	31	29	23	13	5	1	

Оценкой медианы будет величина $n/2 = 18$ -му значению справа. Мы видим, однако, что 18-е значение лежит в интервале 8,25–8,75. Так как к нижней границе интервала накоплено 13 значений, мы хотим пропустить еще $18 - 13 = 5$ частот в интервале. А всего в интервале 10 частот, поэтому медиана лежит на полпути через интервал ($0,50 = 5/10$). Интервал содержит значения от 8,25 до 8,75, а его ширина равна 0,5; половина этого расстояния — 0,25. Следовательно, медиана равна: $8,25 + 0,25 = 8,50$. Формула, приведенная ниже, позволяет найти медиану для любого как сгруппированного, так и несгруппированного распределения частот:

$$Md = \left(\begin{array}{c} \text{нижняя} \\ \text{граница} \\ \text{интервала} \end{array} \right) + \left(\begin{array}{c} \text{ширина} \\ \text{интервала} \end{array} \right) \times \left[\frac{\left(\begin{array}{c} (n/2) - \left(\begin{array}{c} \text{накопленная} \\ \text{частота} \end{array} \right) \end{array} \right)}{\begin{array}{c} \text{частота} \cdot \text{в интервале} \\ \text{медианы} \end{array}} \right].$$

Мы имеем n объектов, у которых измеряем некоторую характеристику и получаем значения X_1, X_2, \dots, X_n . Для таких множеств уже были определены две меры центральной тенденции, называемые модой (наиболее часто встречающееся значение) и медианой (значение, которое делит множество значений на две половины равной частоты. Определим третью меру — выборочное среднее (называемое иногда «средним» или «арифметическим средним»). **Среднее совокупности** n значений обозначается через \bar{X} и определяется как

$$\bar{X} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n X_i \tag{1}$$

Определение среднего настолько хорошо известно, а вычисления, в результате которых оно находится, настолько просты, поэтому эту процедуру не имеет смысла приводить.

Свойства среднего:

- сумма всех n отклонений от среднего должна быть равна нулю;
- если к каждому значению прибавить константу c , то среднее для нового ряда будет равно $\bar{X} + c$;
- если каждое значение множества со \bar{X} умножить на константу c , то среднее станет $c \bar{X}$.

Довольно часто возникает ситуация, когда известны средние, медианы и моды для трех разных выборок и необходимо узнать те же характеристики для объединенной выборки. В отношении среднего все просто, но для определения медианы и моды приходится вернуться к исходным данным и выполнить новые вычисления.

Например, имеются средние трех выборок, A , B и C , для каждой из которых известно n , тогда среднее объединенной группы есть:

$$\bar{X} = \frac{n_A \bar{X}_A + n_B \bar{X}_B + n_C \bar{X}_C}{n_A + n_B + n_C}. \quad (2)$$

Возникает вопрос: зачем нужны все эти меры центральной тенденции? Каждая мера обладает характеристиками, которые делают ее ценной в определенных условиях.

Мода наиболее просто вычисляется — ее можно определить на глаз. Кроме того, для очень больших групп данных это достаточно стабильная мера центра распределения. Во многих распределениях, имеющих значительное число изменений, мода близка к двум другим мерам — медиане и среднему.

Медиана занимает промежуточное положение между модой и средним с точки зрения ее вычисления. Эта мера получается почти прямым счетом в случае ранжированных данных. В больших массивах данные сначала можно сгруппировать (что значительно проще ранжирования), а затем можно легко найти медиану.

Среднее множества данных предполагает в основном арифметические операции. На величину среднего влияют значения всех результатов. Медиана и мода не требуют для определения всех значений. Посмотрим, что произойдет, например, со средним, медианой и модой, когда удвоится максимальное значение в следующем множестве:

ТАБЛИЦА 2

	Выборка	Среднее	Медиана	Мода
1	1, 3, 3, 5, 7, 8	4,7	5	3
2	1, 3, 3, 5, 7, 16	5,9	5	3

На величину среднего особенно влияют результаты, которые можно назвать «выбросами», т. е. данные, находящиеся далеко от центра группы оценок (табл. 2). Преимущество это или нет — зависит от конкретных вопросов, которые вы решаете.

Каждая мера центральной тенденции имеет свою интерпретацию в терминах ошибок, возникающих из-за того, что единственная статистическая характеристика заменяет все значения в группе. Смысл, в котором

мода является наиболее представительным значением или значением, которое наилучшим образом «заменяет все значения», вполне ясен. Если бы мы вынуждены были выбрать одно число для замены любого из значений, то совпадение было бы максимальным, если бы выбранное число было модой группы. Интерпретация медианы группы не столь очевидна. Предположим, что оценки группы (1, 3, 6, 7, 8) расположены на числовой оси. Медиана представляет собой такую точку на числовой оси, для которой сумма абсолютных (без учета знака) разностей всех значений меньше суммы разностей для любой другой точки.

Если вместо каждого значения выбрать медиану, то достигается **минимальная ошибка** — при условии, что «ошибка» определяется как сумма абсолютного отличия каждого значения от оценки.

Интерпретация среднего — сумма квадратов отклонений значений от их арифметического среднего меньше суммы квадратов отклонений от любой другой точки. То есть если взамен каждого значения берется среднее, обеспечивается **минимальная ошибка** — при условии, что «ошибка» определяется как сумма квадратов разностей каждого значения с оценкой.

Вычисление моды, медианы или среднего — чисто механическая процедура. Однако выбор из этих трех мер, и их интерпретация иногда могут определяться поставленной задачей. В процессе выбора следует учитывать:

1. В малых группах мода нестабильна. Мода группы (1, 1, 1, 3, 5, 7, 7, 8) равна 1; но если одна из единиц превратится в нуль, а другая — в два, то мода станет равной 7.
2. На медиану не влияют величины «больших» и «малых» значений. Например, в группе из 50 данных медиана не изменится, если наибольшее значение упротрится.
3. На величину среднего влияет каждое значение. Если одно какое-нибудь значение меняется на c единиц, \bar{X} изменится в том же направлении на c/n единиц.
4. Некоторые множества данных просто «не имеют центральной тенденции», что часто вводит в заблуждение при вычислении только одной меры центральной тенденции. Особенно это справедливо для групп, имеющих более чем одну моду (рис. 1).

Среднее оценок, изображенных на рис. 1, приблизительно равно 6,6, несмотря на то, что в выборке нет животных такого возраста.

Медиана этой группы располагается вблизи 1. Ни среднее, ни медиана не дают правильного представления об этом распределении. Возможно, наиболее простой характеристикой такого распределения будет утверждение, что «гистограмма бимодальна и имеет U-образную форму с одной модой при 1, а другой — при 9».

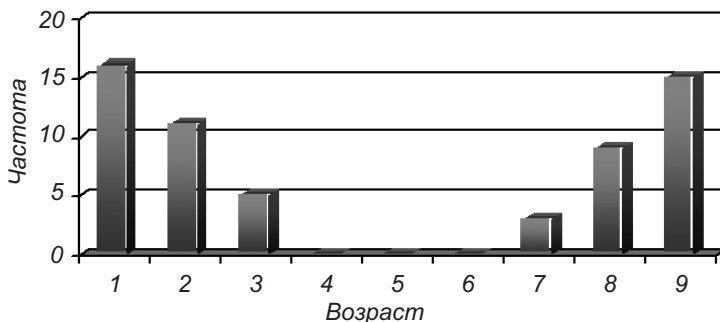


Рис. 1. Гистограмма оценок возрастной структуры популяции

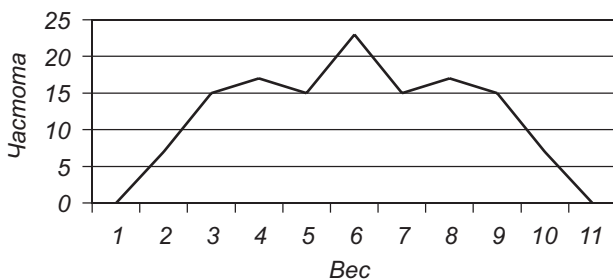


Рис. 2. Симметричная унимодальная выборка

- Центральная тенденция выборки, содержащая крайние значения, наилучшим образом оценивается медианой, когда гистограмма унимодальна. Одно крайнее значение может сместить среднее группы гораздо дальше того места, которое вообще стоит рассматривать как центральную область (табл. 1).
- В унимодальных выборках (рис. 2), которые симметричны (то есть половина гистограммы, расположенная ниже моды, а вторая зеркальное отражение другой половины), среднее, медиана и мода совпадают.

Полигон частот показывает, что среднее, медиана и мода равны. Отсутствие полной симметрии в полигоне частот или гистограмме обычно оказывает определенное влияние на соотношения между средним, медианой и модой. Предположим, что преобладающее большинство данных некоторой группы расположено выше вершины полигона частот, как, например, на рис. 3.

На рис. 3 мода (Mo) равна 14, медиана (Md) составляет 28, а среднее (\bar{X}) равно 25,7. Если большинство оценок окажется ниже вершины полигона частот, то среднее станет минимальным, медиана больше, а мода максимальной.

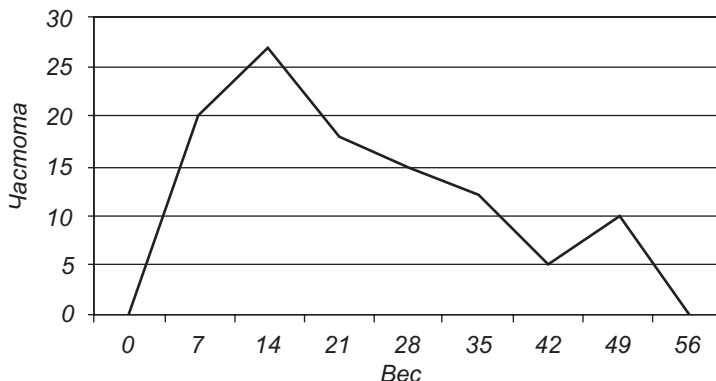


Рис. 3. Несимметричный полигон частот, иллюстрирующий соотношения между средним, медианой и модой

Меры центральной тенденции говорят нам о концентрации группы значений на числовой шкале. Каждая мера дает такое значение, которое «представляет» в каком-то смысле оценку всей группы. В этом случае пренебрегают различиями, существующими между отдельными значениями. Для измерения вариации оценок внутри группы требуются другие описательные статистики, которые служат мерами изменчивости (неоднородность, дисперсия, разброс, размах) в группе данных.

Размах просто измеряет на числовой шкале расстояние, в пределах которого изменяются оценки. Поскольку существуют несколько иные определения размаха, то надо разграничить два его типа: **включающий** и **исключающий**.

Исключающий размах — это расстояние между минимальным и максимальным имеющимися значениями группы, что позволяет исключить возможное значение, находящееся выше максимального или ниже минимального.

Включающий размах — это разность между естественной верхней границей интервала, содержащего максимальное значение, и естественной нижней границей интервала, включающего минимальное значение.

Поскольку размах определяется только двумя значениями в группе, он не учитывает распределения всех значений, кроме максимального и минимального. В разных случаях эти два типа неоднородности имеют различный смысл; но их нельзя различить, пользуясь только размахом. Размах является довольно грубой, но общераспространенной мерой изменчивости.

При вычислении моды, медианы и среднего не учитывается каждое отдельное значение. Теперь мы сталкиваемся с четвертой мерой, при вычислении которой, как и для среднего, используется каждая оценка.

Значения отклонений $X_i - \bar{X}$ несут информацию о вариации совокупности значений. Совокупность с большой неоднородностью будет иметь несколько больших отклонений. Каковы бы были отклонения, если бы все значения в совокупности равнялись 9? Среднее было бы 9, следовательно, каждое отклонение было бы $9 - 9 = 0$. В предельно однородной совокупности, которая в принципе достижима, все отклонения равны нулю.

Если бы нам требовалось просуммировать все отклонения, то характеризовала ли бы эта сумма вариацию исходных данных? Нет, поскольку эта сумма всегда точно равна нулю. Для устранения этого эффекта необходимо возвести в квадрат каждое отклонение и найти сумму квадратов. Она будет большой, когда данные неоднородны, и малой, когда они однородны. Чтобы избавиться от знаков, можно обойтись без квадратов отклонений; можно просто рассматривать эти отклонения как положительные (взятые по их абсолютной величине). Это определило бы другую меру вариации, называемую **средним отклонением**. Величина суммы квадратов зависит также от объема выборки. Чем больше n , тем больше сумма. Если необходимо сравнить изменчивость двух совокупностей, которые отличаются по объему, то возникает ограничение. Оно снимается после деления суммы на $n - 1$. Такая мера изменчивости называется **дисперсией** (обозначается S^2) и имеет вид:

$$S^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (X_i - \bar{X})^2}{n-1}. \quad (3)$$

Чем больше разброс значений, тем больше дисперсия. Некоторые свойства дисперсии:

- 1) прибавление константы к каждому значению не изменяет дисперсию;
- 2) умножение на константу c каждого значения исследуемого ряда изменяет значение дисперсии, которое будет равно $c^2 S^2$;
- 3) дисперсия, полученная в результате соединения двух выборок, определяется по формуле:

$$S^2 = \frac{[(n_a - 1)S_a^2 + (n_b - 1)S_b^2 + n_a(\bar{X}_a - \bar{X}_0)^2 + n_b(\bar{X}_b - \bar{X}_0)^2]}{n_a + n_b - 1}, \quad (4)$$

$$\text{где } \bar{X}_0 = \frac{n_a \bar{X}_a + n_b \bar{X}_b}{n_a + n_b}.$$

Дисперсия измеряется в единицах равных квадрату единицы измерения исследуемой величины. Это довольно неудобно. Поэтому чаще ис-

пользуют квадратный корень из дисперсии — **стандартное отклонение**, обозначаемое S , которое измеряется в тех же единицах, что и исходные данные:

$$S = \sqrt{S^2}. \quad (5)$$

Стандартное отклонение часто является полезной мерой вариации, так как для многих распределений мы приблизительно знаем, какой процент данных лежит внутри одного, двух, трех и более стандартных отклонений среднего.

Подобно тому, как стандартное отклонение исходной выборки является оценкой изменчивости, $S_{\bar{X}}$ является оценкой изменчивости значений средних для каждой выборки из генеральной совокупности. Величина $S_{\bar{X}}$ служит мерой точности, с которой выборочное среднее \bar{X} является оценкой среднего из генеральной совокупности. Оно носит название **стандартной ошибки среднего**.

Чем больше выборка, тем точнее оценка среднего и тем меньше его стандартная ошибка. Чем больше изменчивость исходной совокупности, тем больше изменчивость выборочных средних; поэтому стандартная ошибка среднего возрастает с увеличением стандартного отклонения совокупности:

$$S_{\bar{X}} = \frac{S}{\sqrt{n}}. \quad (6)$$

Как правило, значения выборочного среднего стремятся к нормальному распределению независимо от распределения совокупности, из которой извлечены выборки, истинное среднее по совокупности примерно в 95 % случаев лежит в пределах 2 стандартных ошибок выборочного среднего.

По мере увеличения объема выборки, выборочное среднее и стандартное отклонение дают все более точные оценки среднего генеральной совокупности и стандартного отклонения рассматриваемой выборки. Увеличение точности оценки среднего отражается в уменьшении его стандартной ошибки. Увеличивая объем выборки стандартную ошибку среднего можно сделать сколь угодно малой. В отличие от стандартного отклонения стандартная ошибка среднего ничего не говорит о разбросе данных — она лишь показывает точность выборочной оценки среднего.

Хотя разница между стандартным отклонением и стандартной ошибкой среднего совершенно очевидна, их часто путают. Большинство исследователей приводят в публикациях значение стандартной ошибки среднего, которая заведомо меньше стандартного отклонения, при этом они думают, что в таком виде их данные внушают больше доверия. Может быть, так оно и есть, однако беда в том, что **стандартная ошибка среднего измеряет именно точность оценки среднего, но никак не разброс дан-**

ных, который интересен читателю. Поэтому, описывая совокупность, всегда нужно привести значение стандартного отклонения.

Таким образом, если мы можем считать, что выборка, скорее всего, принадлежит к совокупности с нормальным распределением, то можно использовать идеологию выборочного среднего и выборочного стандартного отклонения. Если есть основания полагать, что распределение в совокупности отличается от нормального, следует использовать моду или медиану.

III. СТАТИСТИЧЕСКИЙ ВЫВОД

Задача статистического вывода — это получение знания о больших классах предметов, лиц или событий по их сравнительно малым выборкам. Всякая большая (конечная или бесконечная) коллекция или совокупность предметов, которые мы хотим исследовать или относительно которых мы собираемся делать выводы, называется **генеральной совокупностью**. Термин генеральная совокупность приобретет подлинный смысл в сочетании с определением **выборки** из совокупности. **Выборка** — это часть или подмножество совокупности. Вообще, выборка из совокупности производится специально, чтобы иметь возможность изучить свойства совокупности. Теоретически совокупности могут быть как **бесконечно большими**, так и **конечными**. Истинные бесконечные генеральные совокупности, которые нетрудно вообразить, нечто искусственное или умозрительное. Почти каждая представляющая интерес генеральная совокупность физических предметов по сравнению с умозрительными возможностями — конечна. Конечная генеральная совокупность может быть чрезвычайно большой, например, пресловутое «число песчинок на земле». Если отношение объема генеральной совокупности к объему выборки больше 100, методы вывода для конечных и бесконечных совокупностей дают, в сущности, одинаковые результаты.

Измерения, полученные для совокупности объектов, можно описать способами, которые мы обсуждали ранее. Мы можем вычислить средние, медианы, дисперсии и процентиля по данным, собранным из совокупности. Значения различных описательных мер, вычисленных для генеральных совокупностей, называются **параметрами**. Для выборок те же описательные меры называются **статистиками**. **Параметр** описывает **совокупность** так же, как статистика — **выборку**.

Статистику, вычисленную по выборке, можно рассматривать как оценку параметра совокупности. **Оценитель** — некоторая функция от значений в выборке, дающая величину, называемую оценкой, оценка же дает не-

которую информацию о параметре. Например, выборочное среднее \bar{X} — оценитель среднего или среднего значения совокупности.

Выборки и оценки, вычисляемые по ним, дают нам некоторое представление о характеристиках совокупности. Существует множество способов извлечения выборки из совокупности. Простой случайный выбор, это только один из многих способов, хотя он и получил наиболее широкое применение. Другие разновидности планов выборки могут быть слишком сложными и приводить к трудоемким методам оценивания.

Чтобы служить основой для получения оценок параметров совокупности, выборка должна быть представительной, репрезентативной. Однако требование представительности выдвигает новую проблему. Как получить представление о том, будет ли выборка описывать совокупность, пока неизвестны характеристики совокупности? А если характеристики совокупности и известны, то зачем нужна выборка, с помощью которой они должны быть оценены? Ответы на эти вопросы становятся ясными, если случайные выборки из совокупности будут реализовываться многократно, так что в большой серии они представляют совокупность.

Рассмотрим некоторые свойства оценок. Несмещенность — присуще выборке в том случае, если среднее выборки равно величине оцениваемого параметра. Независимо от характера совокупности, выборочное среднее \bar{X} представляет собой несмещенную оценку генерального среднего μ ($\bar{X} \approx \mu$). Если выборки извлекаются из нормального или любого другого симметричного распределения случайным образом, то выборочная медиана — также несмещенная оценка генерального среднего μ . Иными словами, среднее медиан бесконечного числа случайных выборок из нормального распределения равно μ , среднему нормального распределения (которое есть также его медиана и мода). В табл. 3 представлены некоторые параметры, их оценки и сведения о том, смещены оценки или нет.

Второе свойство оценок — **состоятельность**. Оценка будет состоятельной, даже если она смещенная, но при постоянном увеличении объема выборки она приближается к значению параметра, который она оценивает. Некоторые смещенные оценки являются состоятельными. Например, стандартное отклонение выборки — смещенная, но состоятельная оценка. Менее строго условие состоятельности означает, что состоятельная оценка параметра вычисляется по выборке так, что если бы аналогичный расчет выполнялся для всей совокупности, он дал бы такое же значение параметра. Выборочное среднее — состоятельная оценка и, поскольку если бы выборка превратилась в совокупность, то \bar{X} оказалось бы равным μ . Требование состоятельности не противоречит здравому смыслу. Трудно найти какие-либо важные оценки, которые не были бы состоятельны.

Смещенность или несмещенность различных оценок параметров различных совокупностей

Параметр	Характер совокупности	Оценка	Характеристика оценки
μ	любая совокупность	\bar{X}	Несмещенная
μ	симметричная	Медиана	Несмещенная
μ	симметричная и унимодальная	Мода	Несмещенная
μ	асимметричная	Медиана	Смещенная
μ	асимметричная	Мода	Смещенная
σ^2	любая совокупность	S_x^2	Несмещенная
σ_x	нормальная	S_x	Отрицательно смещенная

Третьим свойством оценок будем считать их **эффективность**. «Эффективность» относится к точности оценки параметра, она имеет отношение к изменчивости оценки от выборки к выборке. В нескольких предыдущих примерах мы измеряли эту изменчивость (или эффективность), выбирая дисперсию или стандартное отклонение выборочного распределения статистики. Дисперсия ошибки выборочного среднего — мера эффективности \bar{X} как оценки μ .

Обсуждаемые выше оценки относятся к **точечным оценкам**. Они называются так, потому что в качестве оценки параметра мы рассматривали одно значение или число — точку на оси.

Другой распространенный вид оценивания, основанный на понятии точечной оценки, называется **интервальной оценкой**. Интервальная оценка параметра — это интервал числовой оси, причем предполагается, что значение параметра лежит где-то в этом интервале. Например, при извлечении выборки для оценки μ можно получить интервал (25,91–38,65), который между границами — нижней (25,91) и верхней (38,65) — содержит, вероятно, значение \bar{X} . Вместо вычисления одной точки как оценки параметра теперь мы определили целую группу смежных точек, **интервал**, и одна из этих точек, вероятно, является значением параметра.

На **рис. 4** стандартное отклонение выборочного распределения \bar{X} , стандартная ошибка среднего, равна $\sigma^2 \sqrt{n}$. Поскольку распределение нормально, 68 % наблюдений лежит в пределах одного стандартного отклонения μ , т. е. 68 % выборочных средних, которые были бы получены при повторных случайных выборках, находились бы в интервале от

$\mu - (\sigma/\sqrt{n})$ до $\mu + (\sigma/\sqrt{n})$. Примерно 95 % средних расположено в интервале от $\mu - (2\sigma/\sqrt{n})$ до $\mu + (2\sigma/\sqrt{n})$, поскольку около 95 % площади под нормальной кривой лежит в пределах двух стандартных отклонений среднего. С помощью таблицы нормированного нормального распределения мы можем точно определить, сколько стандартных отклонений надо отложить от μ в каждом направлении, чтобы установить интервал, включающий 80, 90 и 99 % или любой другой процент площади под кривой. Например, из таблиц можно увидеть, что 5 % площади под нормальной кривой расположено выше оценки 1,64, а 5 % — ниже оценки 1,64. Иными словами, 90 % площади под нормальной кривой лежит в пределах 1,64 стандартных отклонений по обе стороны от среднего μ , т. е. внутри диапазона $\mu - (1,64\sigma/\sqrt{n})$ до $\mu \pm 1,64\sigma$. Для рис. 4 это означает, что 90 % выборочных средних, полученных при повторяющемся случайном выборе, было бы расположено в интервале $\mu - (1,64\sigma/\sqrt{n})$ до $\mu + (1,64\sigma/\sqrt{n})$. В терминах теории вероятностей, вероятность того, что случайно извлеченная выборка будет иметь среднее \bar{X} большее, чем $\mu - (1,64\sigma/\sqrt{n})$, и меньшее, чем $\mu + (1,64\sigma/\sqrt{n})$, составляет 0,90. Если 90 % значений \bar{X} расположено внутри диапазона $1,64\sigma/\sqrt{n}$ от μ , то прибавление и вычитание $1,64\sigma/\sqrt{n}$ любому \bar{X} дает интервал от $\bar{X} - (1,64\sigma/\sqrt{n})$ до $\bar{X} + (1,64\sigma/\sqrt{n})$, который в 90 % случаев заключает μ в своих границах.

В тех случаях, когда известна вероятность попадания параметра в границы интервала, то этот интервал называется **доверительным**.

При интерпретации доверительного интервала возникает известное затруднение. Например, некоторые люди ошибочно считают, что, если 95 %-й доверительный интервал для μ в окрестности выборочного среднего значения, равного 46,25, лежит от 36,25 до 56,25, то следует ожидать, что 95 % выборочных средних попадает в интервал между 36,25 и 56,25. Это — **неверная интерпретация доверительного интервала**. Если окажется, что 46,25 лежит намного выше (или ниже) μ и невозможно узнать об этом из выборки, то меньше половины последующих выборочных средних попадет в диапазон между 36,25 и 56,25:

В 99 случаях из 100 среднее случайной выборки будет находиться от μ на расстоянии меньшем, чем $2,58\sigma/\sqrt{n}$ единиц. Исследователь знает, что это справедливо, даже если мы не располагаем величиной μ . Следовательно, если он собирается прибавлять и вычитать 1,29 ко всем выборочным

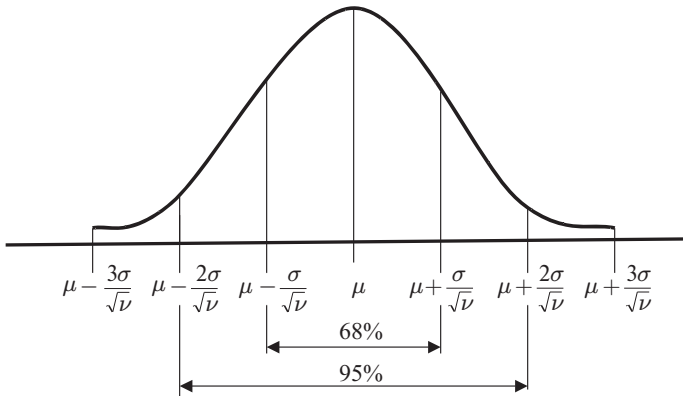


Рис. 4. Выборочное распределение \bar{X} для случайных выборок объема n

средним, которые он получил бы в последовательности случайных выборок, то вероятность появления истинного значения μ в границах построенных им доверительных интервалов определялась бы величиной 0,99.

Резюмируем механизм построения доверительного интервала для μ относительно \bar{X} для выборок большого объема в случае, когда σ^2 известна. Выборки объема n достаточно большие, чтобы гарантировать приближительную нормальность выборочного распределения \bar{X} , которые извлекаются из совокупности с неизвестным средним μ и известной дисперсией σ^2 . Относительно \bar{X} необходимо построить доверительный интервал для μ .

IV. ПРОВЕРКА СТАТИСТИЧЕСКИХ ГИПОТЕЗ

Решение, которое требуется принять исследователю, чаще всего касается того, истина или ложна статистическая гипотеза. **Статистическая гипотеза (H)** — простое утверждение относительно неизвестного параметра. Например, $H: \mu = 12,3$ — статистическая гипотеза; гласит, что неизвестное среднее конкретной совокупности равно 12,3. Очевидно, такое утверждение либо справедливо, либо ошибочно. Или $H: \sigma_1^2 = \sigma_2^2$ — статистическая гипотеза, утверждающая, что дисперсии 1-й и 2-й совокупностей равны.

Метод, посредством которого будет принято решение относительно справедливости статистической гипотезы, называется **проверкой гипотезы**. Если гипотеза $H: \bar{X} = 0$ ошибочна, то должна существовать другая альтернативная гипотеза. Поэтому при статистическом выводе используются терминами: **нуль-гипотеза** — H_0 : для исходной гипотезы $\bar{X} = 0$ и **альтернативная гипотеза** H_1 : Достаточно редко можно выдвинуть единственное альтернативное значение параметра. Альтернативная гипотеза более сложна, т. е. предполагает множество значений параметра, по сравнению с простой нуль-гипотезой, в которой делается предположение относительно только одного значения.

В практике биологических исследований наиболее часто используются следующие статистические характеристики: средние, дисперсии, коэффициенты корреляции и частотные данные.

Обсуждение свойств вывода каждой статистики обычно осуществляется в такой последовательности:

- формулирование нуль-гипотезы H_0 и альтернативной гипотезы H_1 ;
- формулирование допущений, сделанных в процессе проверки;
- определение выборочной статистики, используемой при испытании H_0 и H_1 ;
- образование выборочного распределения проверяемой статистики для H_0 и H_1 ;
- определение критических значений критерия;
- построение доверительных интервалов в окрестности выборочной статистики;
- анализ полученных результатов.

Первая группа гипотез, которую мы рассмотрим, имеет отношение к средним значениям генеральной совокупности.

IV.1. ВЫВОДЫ О СРЕДНЕМ ЗНАЧЕНИИ СОВОКУПНОСТИ μ

1. Проверяемая гипотеза состоит в том, что среднее μ генеральной совокупности равно некоторому действительному числу a . Альтернативная гипотеза, разумеется, выражается в том, что μ отличается от a :

$$\begin{aligned}H_0: \mu &= a, \\H_1: \mu &\neq a.\end{aligned}$$

2. Принимается, что переменная X в рассматриваемой совокупности обладает нормальным распределением. Величина σ_x^2 неизвестна.

3. H_0 проверяется с помощью статистики:

$$t = \frac{\bar{X} - a}{Sx / \sqrt{n}}, \quad (7)$$

где

$$Sx = \sqrt{\frac{\sum (Xi - \bar{X})^2}{n-1}}. \quad (8)$$

4. Если $H_0: \mu = a$ верна, то t в выражении (7) имеет t -распределение Стьюдента с $n - 1$ степенями свободы. Когда верна H_1 , т. е. когда μ действительно равно некоторой величине b , отличающейся от a , выборочное распределение t в выражении (7) имеет вид и разброс t -распределения Стьюдента с $n - 1$ степенями свободы, но среднее этого распределения равно величине $(b - a) / (\sigma^2 / \sqrt{n})$.

5. Критические значения для проверки H_0 на уровне значимости α при определенном значении t -критерия есть точка процентиля 100 $[1 - (\alpha/2)]$ из распределения Стьюдента с $n - 1$ степенями свободы.

Значение $t = (\bar{X} - a) / Sx / \sqrt{n}$ попавшее ниже отрицательного или выше положительного критического значения, служит основанием для отклонения $H_0: \mu = a$ в пользу $H_1: \mu \neq a$.

6. $100(1 - \alpha) \%$ доверительный интервал для μ строится следующим образом:

$$X \pm_{1-(\alpha/2)} t_{n-1} \frac{Sx}{\sqrt{n}}. \quad (9)$$

Предположим, мы хотим проверить гипотезу H_0 о том, что средний вес неполовозрелых животных в совокупности равен 100 г против альтернативной гипотезы, утверждающей, что он не равен 100 г.

Вероятность ошибочного отклонения H_0 установим на уровне 0,01. По случайной выборке 25 животных были получены значения $\bar{X} = 113,64$ и $S_x = 12,40$. Таким образом,

$$t = \frac{113,64}{12,4 / \sqrt{25}} = 5,5.$$

Критические значения $t:_{-0,95} t_{24} = -2,97$. Отсюда мы видим, что H_0 можно отклонить в пользу H_1 на уровне значимости 0,01. Пользуясь выражением (7), мы найдем 99 % доверительный интервал для μ :

$$113,64 \pm 2,797 \frac{12,4}{\sqrt{25}} = (106,7; 120,58).$$

IV.2. ВЫВОДЫ ОТНОСИТЕЛЬНО $\mu_1 - \mu_2$ ДЛЯ НЕЗАВИСИМЫХ ВЫБОРОК

1. Проверяемая гипотеза состоит в том, что разность между средними значениями двух совокупностей $\mu_1 - \mu_2$ равна нулю против альтернативной гипотезы о том, что эта разность отлична от нуля:

$$H_0 : \mu_1 - \mu_2 = 0 ;$$

$$H_1 : \mu_1 - \mu_2 \neq 0 .$$

2. Принимается, что X_1 имеет нормальное распределение со средним μ_1 и дисперсией σ_x^2 , а X_2 — нормальное распределение со средним μ_2 и той же дисперсией σ_x^2 . Допущение о равных дисперсиях в двух совокупностях связано с понятием **однородности дисперсий, или гомоскедастичности** (буквально «равнораспределенности»). Кроме того, предполагается, что выборка объемом n_1 случайным образом извлекается из совокупности 1, а **независимая** выборка объема n_2 случайно берется из совокупности 2.

Основное следствие допущения независимых выборок заключается в том, что 2 выборочных средних значения, \bar{X}_1 и \bar{X}_2 , будут совершенно некоррелированными для бесконечного множества пар выборок.

3. Проверяется H_0 против H_1 с помощью следующего критерия:

$$t = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{\sqrt{\frac{(n_1 - 1)S_1^2 + (n_2 - 1)S_2^2}{n_1 + n_2 - 2} \left(\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2} \right)}}, \quad (10)$$

где \bar{X}_1 и \bar{X}_2 — выборочные средние из совокупностей 1 и 2 соответственно, S_1 и S_2 — несмещенные оценки из выборок 1 и 2 с общей генеральной дисперсией σ_x^2 , а n_1 и n_2 — объемы выборок.

4. Когда верна H_0 , распределение t в выражении (10) для пар выборок идентично t -распределению Стьюдента с $n_1 + n_2 - 2$ степенями свободы. Когда верна H_1 и, следовательно, $\mu_1 - \mu_2$ отлична от нуля, распределение в уравнении (10) имеет вид и разброс t -распределения Стьюдента, но среднее отличается от 0 — величина разности зависит от значений $\mu_1 - \mu_2$, σ_x^2 , n_1 , n_2 .

5. Для проверки H_0 как альтернативы H_1 на уровне значимости α определяются и сравниваются с полученным по формуле (10) значением t следующие критические значения:

$$-_{1-(\alpha/2)}t_{n_1-n_2-2} \quad \text{и} \quad +_{1-(\alpha/2)}t_{n_1-n_2-2}.$$

6. $100(1 - \alpha) \%$ доверительный интервал для $\mu_1 - \mu_2$ относительно $\bar{X}_1 - \bar{X}_2$ строится следующим образом:

$$(\bar{X}_1 - \bar{X}_2) \pm_{1-(\alpha/2)} t_{n_1+n_2-2} S_{\bar{X}_1-\bar{X}_2}, \quad (11)$$

$S_{\bar{X}_1-\bar{X}_2}$ — величина, равная знаменателю выражения (10).

Предположим, нами были проанализированы две выборки и получены следующие статистические характеристики: выборка 1 — $n_1 = 25$, $\bar{X}_1 = 7,65$, $S_1^2 = 6,5$; выборка 2 — $n_2 = 25$, $\bar{X}_2 = 6,0$, $S_2^2 = 5,9$.

Необходимо проверить гипотезу о том, что 2 группы — это случайные выборки из нормальных совокупностей с равными средними. Мы проверим эту гипотезу на уровне значимости 0,05. Из уравнения (10) следует:

$$t = \frac{7,65 - 6,0}{\sqrt{\frac{24(6,5) + 24(5,9)}{25 + 25 - 2} \left(\frac{1}{25} + \frac{1}{25} \right)}} = 2,34.$$

Критическим значением, которое сравниваются с величиной $t = 2,34$, являются 2,01. Следовательно, гипотезу $H_0: \mu_1 - \mu_2 = 0$ можно отклонить на уровне значимости 0,05. Действительно, величина t (уклоняющаяся от нуля более чем на 2,34) имеет вероятность, что H_0 верна p , равную 0,03. 95 % доверительный интервал для $\mu_1 - \mu_2$ можно построить по уравнению (11):

$$(\bar{X}_1 - \bar{X}_2) \pm_{0,975} t_{48} S_{\bar{X}_1-\bar{X}_2} = 1,65 \pm 2,01(0,705) = (0,23; 3,07).$$

IV.3. ВЫВОДЫ ОТНОСИТЕЛЬНО $\mu_1 - \mu_2$ ДЛЯ ЗАВИСИМЫХ ВЫБОРОК

1. Совокупность 1 имеет среднее μ_1 а совокупность 2 — μ_2 . Проверяемая нуль-гипотеза:

$$H_0: \mu_1 - \mu_2 = 0$$

$$H_1: \mu_1 - \mu_2 \neq 0.$$

2. Принимается, что выборки 1 и 2 случайно извлекаются из нормально распределенных совокупностей с одинаковой дисперсией σ_X^2 . В рассматриваемом примере выборки не являются независимыми, т. е. может существовать корреляция X_1 и X_2 для повторяющихся пар выборок. Обозначим разность пар наблюдений из выборок 1 и 2 $X_{i1} - X_{i2}$ идентично t -распределению Стьюдента с $n_1 + n_2 - 2$ степенями свободы. Тогда t -критерий:

$$t = \frac{\bar{d}}{S_d \sqrt{n}}, \tag{12}$$

где

$$\bar{d} = \sum_{i=1}^n (X_{i1} - X_{i2}) / n$$

— среднее n значений разностей, а

$$S_d = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (d_i - \bar{d})^2}{n - 1}}$$

— стандартное отклонение n значений разностей $X_1 - X_2$; n — число пар наблюдений.

3. Если верна гипотеза $H_0: \mu_1 - \mu_2$, то t в выражении (12) будет подчиняться t -распределению Стьюдента с $n - 1$ степенями свободы. Если правильной оказывается гипотеза $H: \mu_1 - \mu_2 \neq 0$, то t в выражении (12) будет описываться распределением, по форме идентичным t -распределению Стьюдента с $n - 1$ степенями свободы, однако со средним, отличным от нуля по величине и направлению в зависимости от значения $\mu_1 - \mu_2$.
4. Критические значения для проверки H_0 против альтернативной гипотезы H_1 на уровне значимости α с помощью t -статистики по выражению (12) есть:

$$-_{1-(\alpha/2)}t_{n-1} \quad \text{и} \quad +_{1-(\alpha/2)}t_{n-1}.$$

5. $100(1 - \alpha) \%$ доверительный интервал для $\mu_1 - \mu_2$ относительно \bar{d} строится следующим образом:

$$\bar{d} \pm {}_{1-(\alpha/2)}t_{n-1} \frac{S_d}{\sqrt{n}}. \tag{13}$$

Пусть $\bar{d} = -7,02$, $S_d = 8,02$, проверим гипотезу $H_0: \mu_1 - \mu_2$ на уровне значимости 0,01. Значение t в выражении (11) вычисляется так:

$$t = \frac{\bar{d}}{S_d / \sqrt{n}} = \frac{-7,01}{8,02 / \sqrt{100}} = -8,75,$$

причем это значение лежит ниже минимального критического значения:

$$-_{0,995}t_{99} = -2,64.$$

6. В самом деле, вероятность p получения $t = -8,75$ или меньше, обеспечивающая истинность нуль-гипотезы, значительно меньше 0,001. Таким образом, мы можем уверенно отклонить нуль-гипотезу о том, что две зависимые выборки по 100 наблюдений в каждой могли быть случайно взятыми из двух нормальных совокупностей с одинаковым средним.

По уравнению (13) можно определить 99 % доверительный интервал для $\mu_1 - \mu_2$:

$$\bar{d} \pm _{0,0995}t_{99} \frac{S_d}{\sqrt{n}} = (-9,14; -4,9).$$

У исследователей часто имеются зависимые выборки, при этом они отказываются от признания этого факта и некорректно применяют t -критерий для независимых групп для проверки гипотезы $\mu_1 - \mu_2 = 0$. Различие между t -критерием **зависимых и независимых** групп становится явным, когда рассматриваются стандартные ошибки разности между некоррелированными и коррелированными средними. Если \bar{X}_1 и \bar{X}_2 не коррелированы (оцениваются по независимым группам), то стандартная ошибка разности двух средних есть:

$$\sigma_{\bar{X}_1 - \bar{X}_2} = \sqrt{\frac{\sigma_{X_1}^2}{n_1} + \frac{\sigma_{X_2}^2}{n_2}} = \sqrt{\frac{2\sigma_X^2}{n}}, \quad (14)$$

при $n_1 = n_2$. Когда X_1 и X_2 имеют ненулевой коэффициент корреляции r (в случае 2 зависимых выборок), стандартная ошибка $\bar{d} = \bar{X}_1 - \bar{X}_2$ представляет собой:

$$\sigma_{\bar{X}_1 - \bar{X}_2} = \sqrt{\frac{\sigma_{X_1}^2}{n_1} + \frac{\sigma_{X_2}^2}{n_2} - 2r_{12} \frac{\sigma_X^2}{n}} = \sqrt{\sigma_X^2 \left(\frac{2}{n} - \frac{2r_{12}}{n} \right)}. \quad (15)$$

Если в задаче с зависимыми группами, в которых X_1 и X_2 имеют существенную положительную корреляционную связь, используется несоответствующая схема проверки по t -критерию для независимых групп, то стандартная ошибка $X_1 - X_2$ будет значительно переоцениваться, а существ-

венные различия между двумя средними будут признаны «незначимыми». Противоположная ошибка, принимающая несущественные различия за существенные, была бы допущена в том случае, если бы t -критерий для независимых групп применялся к зависимым группам, в которых X_1 и X_2 обладают значительной отрицательной корреляцией. Таким образом, мы видим, как важно уметь распознавать и различать независимые и зависимые выборки при применении некоторых методов статистического вывода. Выбор той или иной проверки обусловлен знанием исследуемых явлений, а также чувствительности статистических задач к зависимым выборкам.

Хотя критерий Стьюдента является просто вариантом дисперсионного анализа, этот факт осознается очень немногими — в случае двух групп справедливо равенство $F = t^2$.

В случае сравнения двух групп критерий Стьюдента и дисперсионный анализ — варианты одного критерия. Конечно, если групп больше двух, дисперсионный анализ в форме критерия Стьюдента неприменим и нужно воспользоваться общим вариантом дисперсионного анализа.

Критерий Стьюдента предназначен для сравнения только двух групп. Однако на практике он широко (и неправильно) используется для оценки различий большего числа групп посредством попарного их сравнения. При этом вступает в силу эффект множественных сравнений.

Рассмотрим пример. Исследуют влияние химического состава пищи на долю участвующих в размножении самок из двух местообитаний А и Б. Исследование проводят на трех группах — обитающих в местообитании А, местообитании Б и на фоновой территории В. С помощью критерия Стьюдента проводят три парных сравнения: группу А сравнивают с группой В, группу Б — с группой В и, наконец, А с Б. Получив достаточно высокое значение t в каком-либо из трех сравнений, сообщают, что $p < 0,05$. Это означает, что вероятность ошибочного заключения о существовании различий не превышает 5 %. Но это неверно: вероятность ошибки значительно превышает 5 %.

В исследовании был принят 5 % уровень значимости. Значит, вероятность ошибиться при сравнении групп А и В — 5 %. Казалось бы, все правильно. Но точно так же мы ошибемся в 5 % случаев при сравнении групп Б и В. И наконец, при сравнении групп А и Б ошибка возможна также в 5 % случаев. Следовательно, вероятность ошибиться хотя бы в одном из трех сравнений составит не 5 %, а значительно больше. В общем случае эта вероятность равна

$$p^* = 1 - (1 - 0,05)^k, \quad (16)$$

где k — число сравнений. При небольшом числе сравнений можно использовать приближенную формулу:

$$p^* = 0,05k, \quad (17)$$

то есть вероятность ошибиться хотя бы в одном из сравнений примерно равна вероятности ошибиться в одном, помноженной на число сравнений.

Итак, в нашем случае вероятность ошибиться хотя бы в одном из сравнений составляет примерно 15 %. При сравнении четырех групп число пар и, соответственно, возможных попарных сравнений равно 6. Поэтому при уровне значимости в каждом из сравнений 0,05 вероятность ошибочно обнаружить различие хотя бы в одном равна уже не 0,05, а примерно $6 \times 0,05 = 0,30$. И когда исследователь, выявив таким способом «эффект» различного химического состава пищи, будет говорить про 5 % вероятность ошибки, на самом деле эта вероятность равна 30 %.

Прежде чем перейти к описанию методов множественных сравнений, остановимся на основах дисперсионного анализа, без понимания которых дальнейшее изложение будет невозможным. Предположим, у нас имеются 4 выборки, подверженных действию одного фактора, который имеет J уровней изменения. При этом предполагается, что любые наблюдения на каждом уровне независимы и взяты из нормально распределенной совокупности, дисперсия одинакова на всех уровнях. Не описывая подробно теоретические основы дисперсионного анализа, приведем стандартную процедуру его выполнения.

1. Сформулируем нуль- и альтернативные гипотезы:

$$H_0 : \mu_1 = \dots = \mu_j \cdot H_1 : \sum_1^J (\mu_j - \bar{\mu})^2 \neq 0.$$

2. Выберем уровень значимости α , т. е. исследователь решает, какую вероятность он присвоит отбрасыванию H_0 , когда она верна.
3. Производятся вычисления сумм квадратов, степеней свободы и средних квадратов. Полная сумма квадратов в случае множественных сравнений равна:

$$SS_{\text{полн.}} = SS_{\text{между}} + SS_{\text{внутри}}. \quad (18)$$

Полная вариация расчленена на две компоненты, отсюда и наименование «Дисперсионный анализ», сокращенно — ANOVA.

$$SS_{\text{между}} = \sum_{j=1}^J \sum_{i=1}^n (X_{ij} - \bar{X}_j)^2; \quad (19)$$

$$SS_{\text{внутри}} = \sum_{j=1}^J n(\bar{X}_j - \bar{X}_{ij})^2. \quad (20)$$

Затем вычисляются средние квадраты:

$$MS_w = \frac{SS_w}{J(n-1)}; \quad MS_b = \frac{SS_b}{J-1}. \quad (21)$$

ТАБЛИЦА 4

Выборки			
26, 34, 46, 48, 42, 49, 74, 61, 51, 53	51, 50, 33, 28, 47, 50, 48, 60, 71, 42	52, 64, 39, 54, 58, 53, 77, 56, 63, 59	41, 49, 56, 64, 72, 65, 63, 87, 77, 62
$n = 10$	$n = 10$	$n = 10$	$n = 10$
$\bar{X}_1 = 48,4$	$\bar{X}_2 = 48,0$	$\bar{X}_3 = 57,5$	$\bar{X}_4 = 63,6$
$\sum_{i=1}^{10} X_{i1} = 484$	$\sum_{i=1}^{10} X_{i2} = 480$	$\sum_{i=1}^{10} X_{i3} = 575$	$\sum_{i=1}^{10} X_{i4} = 636$
$\sum_{i=1}^{10} X_{i1}^2 = 25\ 024$	$\sum_{i=1}^{10} X_{i2}^2 = 24\ 392$	$\sum_{i=1}^{10} X_{i3}^2 = 33\ 925$	$\sum_{i=1}^{10} X_{i4}^2 = 42\ 034$

4. Рассчитаем F -отношение MS_b/MS_w и сравним его с точкой процентиля $100(1-\alpha)$ в распределении $F_{J-1, J(n-1)}$. Проверка нуль-гипотезы осуществляется путем сравнения отношения MS_b/M_b , F -отношения с $J-1$ и $J(n-1)$ степенями свободы с величиной, полученной из F -таблицы, которая превышает α процентов F -отношений, найденных в случае правильной нуль-гипотезы. Если отношение MS_b/M_b превышает табличное значение, то можно отбросить нуль-гипотезу, а это означает, что средние значения, взятые из четырех выборок, не равны.

Приведем пример (табл. 4). Величина F -отношения для приведенного примера равна $F = 570,69 / 149,93 = 3,81$. В таблице найдем процентильные точки ${}_{0,99}F_{3,36} = 4,38$. Найденное значение лежит между 95 и 99 процентилями F -распределения с 3 и 36 степенями свободы. Отсюда, если $H_0: \mu_1 = \mu_2 = \mu_3 = \mu_4$ была верной, то F -отношение, равное 3,81 или больше, появилось бы с вероятностью, приблизительно равной 0,02. Если бы в этом примере мы проверяли H_0 на уровне $\alpha = 0,05$, то отбросили бы H_0 в пользу H_1 , согласно которой не все 4 μ равны. Если мы ориентировались бы на уровень значимости $\alpha = 0,01$, то не отбросили бы H_0 . Мы были бы склонны принять H_0 , даже если бы она была ложной.

$$\sum_{j=1}^4 \sum_{i=1}^{10} X_{ij} = 2175; \quad \sum_{j=1}^4 \sum_{i=1}^{10} X_{ij}^2 = 125\ 375;$$

$$SS_b = 1712,08; \quad MS_b = 570,69; \quad SS_w = 5397,3; \quad MS_w = 149,93.$$

Дисперсионный анализ в данном случае может свидетельствовать только о том, что в совокупности из четырех выборок обнаружены или не обнаружены различия, но он не дает ответа на вопрос, какие же пары

выборки различны. Для ответа на этот вопрос в статистике наиболее часто используются два метода множественных сравнений: Т-метод Тьюки и S-метод Шефе.

IV.4. Т-МЕТОД

Пусть имеется J групп наблюдений для разных условий, число наблюдений n в каждой группе равно. Для J условий существует $J(J-1)/2$ пар (то есть сочетаний из J средних по два). Каждая из них допускает сравнение вида $\bar{X}_j - \bar{X}_{j^*}$, где $j \neq j^*$. В результате анализа $J(J-1)/2$ различий выборочных средних и применения Т-метода экспериментатор хочет решить, можно ли ему считать, что $\mu_j - \mu_{j^*}$ не равна нулю. Сначала мы проследим, как достигается это решение, а затем обсудим его вероятностные характеристики.

1. Определим все $J(J-1)/2$ сравнений между выборочными средними вида $\bar{X}_j - \bar{X}_{j^*}$. Например, если сопоставляются три условия, то вычисляются $\bar{X}_1 - \bar{X}_2$, $\bar{X}_1 - \bar{X}_3$, $\bar{X}_2 - \bar{X}_3$.
2. Все разности вида $\bar{X}_j - \bar{X}_{j^*}$ делятся на $\sqrt{MS_w/n}$, где MS_w — средний квадрат внутри уровней фактора в однофакторном дисперсионном анализе, который рассчитывается по уравнениям (20) и (21), n — число наблюдений в любой группе.
3. По таблицам определим точку процентиля $100(1 - \alpha)$ для распределения Стьюдента со степенями свободы J и $J(n-1)$. Эта процентильная точка обозначается $_{1-\alpha}q_{J, J(n-1)}$.

Стьюденитизированный размах — это разность между максимальными и минимальными средними J независимых выборок по n элементов из нормальной совокупности, деленная на $\sqrt{MS_w/n}$. Существует семейство таких распределений, поскольку для разных пар значений J и n получаются разные распределения. Для выбора конкретного распределения нужны два параметра: число выборок J и число степеней свободы для $J(n-1)$.

4. Все $J(J-1)/2$ разностей вида $\bar{X}_j - \bar{X}_{j^*}$ на $\sqrt{MS_w/n}$ сравниваются с процентильной точкой. Если они превосходят $_{1-\alpha}q_{J, J(n-1)}$, то заключают, что $\bar{X}_j - \bar{X}_{j^*}$ существенно различны.

Рассмотрим пример применения Т-метода. В результате исследования были получены три выборки ($J=3$) с 11 наблюдениями в группе

($n = 11$), имеем $\bar{X}_1 = 22,60$, $\bar{X}_2 = 23,40$, $\bar{X}_3 = 28,50$, а $MS_w = 4,10$. Уровень значимости для F -отношение примем равным $0,05$.

$\bar{X}_1 - \bar{X}_2 = -0,80$, $\bar{X}_1 - \bar{X}_3 = -5,9$, $\bar{X}_2 - \bar{X}_3 = -5,1$. Разделив полученные разности на $\sqrt{4,1/11} = 0,61$, получим значения $-1,311$, $-9,672$ и $8,361$.

По таблицам находим значение для $0,95 q_{3,30} = 3,49$. Все абсолютные значения разности средних, деленное на $\sqrt{MS_w/n}$ и превышающее $3,49$, является значимым, таким образом, можно прийти к выводу на основе T -метода, что генеральные средние для 1 и 2 выборок не отличаются друг от друга (поскольку $1,311 < 3,49$) а среднее 3-й выборки отлично и от 1 и от 2.

IV.5. S-МЕТОД

Метод множественных сравнений Шеффе можно использовать как в тех случаях, когда применим T -метод, так и в ситуациях, где T -метод не применим.

Понятие сравнения (скажем, $\mu_1 - \mu_2$), которое встречалось в предыдущем параграфе, — это частный случай более общего понятия контраста. Контрастом J генеральных средних μ_1, \dots, μ_j называется линейная комбинация $\varphi = c_1\mu_1 + c_2\mu_2 \dots c_j\mu_j$, такая, что $c_1 + c_2 + \dots c_j = 0$.

Пусть имеется 5 генеральных средних μ_1, \dots, μ_5 , приведем их контрасты.

Любой контраст φ можно оценить при замене μ выборочными средними, т. е. оценка $\hat{\varphi}$ параметра φ определяется выражением:

$$\hat{\varphi} = c_1\bar{X}_1 + c_2\bar{X}_2 + \dots + c_j\bar{X}_j. \quad (22)$$

До обсуждения значимости любого оцениваемого контраста необходимо оценить дисперсию $\hat{\varphi}$. Если выполнен однофакторный дисперсионный анализ ANOVA и найдено значение MS_w , то оценка дисперсии $\hat{\varphi}$ определяется выражением:

$$\hat{\sigma}_{\varphi}^2 = MS_w \left(\frac{c_1^2}{n_1} + \frac{c_2^2}{n_2} + \dots + \frac{c_j^2}{n_j} \right), \quad (23)$$

где MS_w — «средний квадрат внутри»; c_j — константа, на которую умножается j -е среднее, а n_j — число наблюдений в j -й группе.

ТАБЛИЦА 5

Контраст	Значения				
	C_1	C_2	C_3	C_4	C_5
$\mu_1 - \mu_2$	1	-1	0	0	0
$\mu_2 - (\mu_1 + \mu_4) / 2$	-0,5	1	0	-0,5	0
$(\mu_1 + \mu_3 + \mu_4) / 3 - (\mu_2 + \mu_5) / 2$	0,75	-0,5	0,75	0,75	0
$\mu_3 - \mu_1$	-1	0	1	0	0

Число степеней свободы, связанных с оценкой дисперсии, определяется величиной df для MS_w , $N - J$, где N — общее число наблюдений в полном однофакторном дисперсионном анализе.

Например, если $J = 4$, все n равны 10, а $\hat{\phi} = \bar{X}_1 - \bar{X}_4$, то оценкой дисперсии будет:

$$\hat{\sigma}_\phi^2 = MS_w \left(\frac{1^2}{10} + \frac{0^2}{10} + \frac{0^2}{10} + \left(-\frac{1^2}{10} \right) \right) = MS_w \left(\frac{2}{10} \right).$$

Число степеней свободы для оценки дисперсии равно $N - J = 40 - 4 = 36$.

Предположим, что мы имеем 4 выборки со следующими характеристиками: $\bar{X}_1 = 10,32$, $n_1 = 20$; $\bar{X}_2 = 10,54$, $n_2 = 25$; $\bar{X}_3 = 12,86$, $n_3 = 20$; $\bar{X}_4 = 7,17$, $n_4 = 15$; $MS_w = 8,35$.

При анализе дисперсии этих данных F -отношение значимо на уровне 0,05. В данном случае цель S -метода состоит в выявлении различающихся выборок.

Вполне вероятно, что будут представлять интерес все возможные пары разностей между выборочными средними. Кроме того, предположим, что исследователю требуется несколько более сложный контраст. Это соответствовало бы случаю, когда выборки 1 и 2 из разных географических точек, отличающихся друг от друга. Предположим, исследователь хочет знать, будет ли среднее значение 1 и 2 выборок существенно отличаться от среднего значения 3 выборки, что характеризуется контрастом $[(\mu_1 + \mu_2) / 2] - \mu_3$.

В табл. 6 приведен пример расчета основных параметров для проверки статистических гипотез.

Для каждого из шести контрастов определено $\frac{\hat{\phi}}{\sigma_\phi}$, абсолютные величины этих отношений сравниваются с $\sqrt{(J-1)_{1-\alpha} F_{J-1, N-J}}$. $N = 20 + 25 + 20 + 15 = 80$, а $J = 4$, $0,95 F_{3,76} = 2,72$.

$$\sqrt{(J-1)_{0,95} F_{J-1, N-J}} = \sqrt{3(272)} = 2,86.$$

ТАБЛИЦА 6

Контраст	Оценка дисперсии контраста	$\hat{\phi}$	σ_{ϕ}^2	σ_{ϕ}	$\frac{\hat{\phi}}{\sigma_{\phi}}$
А. $\mu_1 - \mu_2$	$MS_w (1/n_1 + 1/n_2)$	-0,22	0,752	0,867	-0,25
Б. $\mu_1 - \mu_3$	$MS_w (1/n_1 + 1/n_3)$	-2,54	0,835	0,914	-2,76
В. $\mu_1 - \mu_4$	$MS_w (1/n_1 + 1/n_4)$	3,15	0,969	0,985	3,21
Г. $\mu_2 - \mu_3$	$MS_w (1/n_2 + 1/n_3)$	-2,32	0,752	0,867	-2,67
Д. $\mu_2 - \mu_4$	$MS_w (1/n_2 + 1/n_4)$	3,37	0,885	0,941	3,59
Е. $\mu_3 - \mu_4$	$MS_w (1/n_3 + 1/n_4)$	5,69	0,969	0,985	5,81
Ж. $[(\mu_1 + \mu_2)/2] - \mu_3$	$MS_w ((1/4)/n_1 + (1/4)/n_2 + 1/n_3)$	-2,43	0,605	0,778	-3,12

Поэтому если какое-либо найденное отношение в табл. 6 больше, чем 2,86, по абсолютной величине, т. е. если отношение выше 2,86 или ниже -2,86, то соответствующий контраст значим. В соответствии с этим критерием контрасты В, Д, Е и Ж значимо отличаются от нуля по S-методу при $\alpha = 0,05$. Таким образом, исследователь приходит к выводу, что $\mu_1 - \mu_4$, $\mu_2 - \mu_4$, и $(\mu_1 + \mu_2)/2 - \mu_3$ не равны нулю.

IV.6. СРАВНЕНИЕ T- И S-МЕТОДОВ

Метод множественных сравнений Шеффе, как правило, предпочитается статистиками T-методу вследствие его универсальности и большей чувствительности в тех случаях, когда необходимо оценить сложные комбинации выборочных средних.

Очевидно, выбор T- или S-метода для практического использования определяет распределение N внутри J групп. Одно из требований T-метода, которое не обязательно в S-методе, — равенство объемов выборок. Следовательно, T-метод нельзя применять в случае **неравных n** .

В заключение приведем три правила.

- Критерий Стьюдента может быть использован для проверки гипотезы о различии средних только для двух групп.
- Если в ходе исследования предполагается большее число групп, необходимо воспользоваться дисперсионным анализом.
- T-метод применим только в случае равенства выборок.
- Если критерий Стьюдента был использован для проверки различий между несколькими группами, то истинный уровень значимости можно получить, умножив уровень значимости на число возможных сравнений.

IV.7. ВЫВОДЫ ОТНОСИТЕЛЬНО ДИСПЕРСИИ СОВОКУПНОСТИ σ_X^2

1. Проверяемая гипотеза состоит в том, что генеральная совокупность имеет дисперсию σ_X^2 , равную некоторому числу a , в противоположность гипотезе о том, что σ_X^2 отличается от a :

$$H_0: \sigma_X^2 = a,$$

$$H_1: \sigma_X^2 \neq a.$$

2. Следует принять, что переменная X обладает нормальным распределением в совокупности и что взята случайная выборка из n наблюдений, по которой следует оценить σ_X^2 .
3. Для проверки H_0 в противовес H_1 используется статистика:

$$\chi^2 = \frac{(n-1)S_X^2}{a} = \frac{\sum_{i=1}^n (X_i - \bar{X})^2}{a}. \quad (24)$$

4. Когда верна H_0 , выборочное распределение χ^2 в уравнении (24) будет распределением хи-квадрат с $n-1$ степенями свободы; когда справедлива H_1 , а σ_X^2 фактически равна некоторому числу b , отличному от нуля, то выборочное распределение $(n-1)S_X^2/a$ будет b/a повторять χ_{n-1}^2 .

Например, $\sigma_X^2 = 10$ при выполнении H_0 и $\sigma_X^2 = 20$ при истинности H_1 , $n = 9$, $S_X^2 = 21,4$. Для выборки объемом 9-е значение хи-квадрат будет следующим:

$$\chi^2 = \frac{8(21,4)}{10} = 17,2.$$

Так как значение $\chi^2 = 17,2$ или больше его, очень мала вероятность, что $\sigma_X^2 = 10$, но вполне приемлемо, что справедливо $\sigma_X^2 = 20$. На этом основании мы отвергаем H_0 и принимаем H_1 .

5. Для проверки H_0 против H_1 , на уровне значимости α устанавливаются критические значения — процентильные точки $\alpha/2$, и $1-(\alpha/2)$ хи-квадрат распределения с числом степеней свободы, равным $n-1$, т. е. χ_{n-1}^2 :

$$\alpha/2 \chi_{n-1}^2, \quad 1-(\alpha/2) \chi_{n-1}^2.$$

6. $100(1-\alpha) \%$ доверительный интервал для неизвестной σ_X^2 строится следующим образом:

$$\frac{(n-1)S_X^2}{1-(\alpha/2) \chi_{n-1}^2} < \sigma_X^2 < \frac{(n-1)S_X^2}{\alpha/2 \chi_{n-1}^2}. \quad (25)$$

Например, при $n = 25$ данные будут использованы для проверки следующих гипотез на уровне значимости 0,10:

$$H_0: \sigma_X^2 = (0,80)^2 = 0,64;$$

$$H_1: \sigma_X^2 \neq 0,64.$$

Выборочная дисперсия, найденная по 25 контрольным оценкам, равна 1,14. Величина $\chi^2 = \frac{24(1,14)}{0,64} = 42,75$ сравнивается с критическими значениями $_{0,05} \chi_{24}^2 = 13,85$; $_{0,95} \chi_{24}^2 = 36,42$ и оказывается, что различие значимо на уровне 0,10. Вероятность p того, что величина χ^2 будет равна 42,75 или большему значению, при истинности H_0 приблизительно равна 0,01.

90 % доверительный интервал для σ_X^2 определяется путем подстановки выборочных данных в уравнение (25):

$$\frac{24(1,14)}{36,42} < \sigma_X^2 < \frac{24(1,14)}{13,85} \quad 0,75 < \sigma_X^2 < 1,98.$$

IV.8. ВЫВОДЫ ОТНОСИТЕЛЬНО σ_1^2 / σ_2^2 ПО НЕЗАВИСИМЫМ ВЫБОРКАМ

Рассматриваемая задача намного важнее для практики, чем задача проверки того, будет ли генеральная дисперсия равна некоторой предполагаемой величине a или нет.

Здесь мы имеем две совокупности (1 и 2) и хотим проверить, равны ли их дисперсии σ_1^2 и σ_2^2 или нет:

$$H_0: \sigma_1^2 = \sigma_2^2;$$

$$H_1: \sigma_1^2 \neq \sigma_2^2.$$

1. Предполагается, что выборка объемом n случайно извлекается из нормальной совокупности со средним μ_1 и дисперсией σ_1^2 , независимая случайная выборка объемом n_2 извлекается из второй нормальной совокупности со средним μ_2 и дисперсией σ_2^2 .

При проверке H_0 значения μ_1 и μ_2 несут не интереса.

2. Для проверки H_0 против H_1 используется критерий отношения двух выборочных дисперсий:

$$F = \frac{S_1^2}{S_2^2}. \quad (26)$$

3. Когда верна гипотеза $H_0: \sigma_1^2 = \sigma_2^2$, выборочное распределение (26) представляет собой F -распределение с $n_1 - 1$ и $n_2 - 1$ степенями свободы. Когда имеет место H_1 , распределение S_1^2 / S_2^2 повторяет σ_1^2 / σ_2^2 число раз F -распределение с $n_1 - 1$ и $n_2 - 1$ степенями свободы.

Таким образом, если фактически $\sigma_1^2 / \sigma_2^2 = 2$, распределение S_1^2 / S_2^2 будет иметь вид F -распределения, преобразованного умножением на 2.

4. Критические значения, с которыми сравнивается F в уравнении (26) при проверке H_0 против H_1 на уровне значимости α есть:

$$\alpha/2 F_{n_1-1, n_2-1} \quad \text{и} \quad 1-(\alpha/2) F_{n_1-1, n_2-1},$$

это точки процентилей $100(\alpha/2)$ и $100(1-(\alpha/2))$ в F -распределении $n_1 - 1$ и $n_2 - 1$ степенями свободы. Верхние процентильные точки в F -распределении можно определить непосредственно по таблицам. Нижние процентильные точки связаны с верхними следующим образом:

$$\alpha/2 F_{n_1-1, n_2-1} = 1 / (1-(\alpha/2) F_{n_1-1, n_2-1}). \quad (27)$$

5. $100(1-(\alpha/2))\%$ доверительный интервал для отношения σ_1^2 к σ_2^2 строится так:

$$\alpha/2 F_{n_1-1, n_2-1} \frac{S_1^2}{S_2^2} < \frac{\sigma_1^2}{\sigma_2^2} < 1-(\alpha/2) F_{n_1-1, n_2-1} \frac{S_1^2}{S_2^2}. \quad (28)$$

Для примера рассмотрим ситуацию, когда проверяемая на уровне значимости 0,05 первая выборка имеет $n_1 = 12$, $S_1^2 = 8,16$; вторая выборка — $n_2 = 12$, $S_2^2 = 90,45$.



Критерий проверки уравнения (17) имеет следующее значение:

$$F = \frac{8,16}{90,45} = 0,090,$$

сравнивается с критическими значениями, которые определяются по таблице:

$${}_{0,975}F_{11,11} = 3,47 \quad \text{и} \quad {}_{0,025}F_{11,11} = \frac{1}{{}_{0,975}F_{11,11}} = \frac{1}{3,47} = 0,29.$$

Так как $F = 0,09$ оказывается меньше нижнего критического значения, то гипотеза $H_0: \sigma_1^2 = \sigma_2^2$ отклоняется на уровне значимости 0,05. 95% доверительный интервал для σ_1^2 / σ_2^2 построен по уравнению (28):

$$\frac{8,16}{90,45} < \frac{\sigma_1^2}{\sigma_2^2} < (3,47) \frac{8,16}{90,45} \rightarrow 0,03 < \frac{\sigma_1^2}{\sigma_2^2} < 0,31.$$

Вопрос о том, какую выборку обозначать первым или вторым номером, обычно решается произвольно, но его не следует решать по результатам наблюдения, позволяющего определить большую дисперсию. Для определения, какую выборочную дисперсию следует обозначить символом S_1^2 , можно прибегнуть к подбрасыванию монеты. Если необходимо построить лишь интервальную оценку отношения генеральных дисперсий, то предыдущие соображения относительно обозначений S_1^2 и S_2^2 лишены смысла.

Допущение о том, что S_1^2 и S_2^2 найдены по независимым нормально распределенным выборкам из совокупностей, нельзя принять без обоснования в отличие от гипотезы нормальности, лежащей в основе t -критерия для средних. Если ожидается значительное отклонение от нормальности, то следует применять проверку значимости этих распределений.

IV.9. ВЫВОДЫ О σ_1^2 / σ_2^2 ПО ЗАВИСИМЫМ ВЫБОРКАМ

В предыдущем разделе проверяемая нуль-гипотеза состоит в том, что 2 совокупности характеризуются одинаковой дисперсией:

$$H_0: \sigma_1^2 = \sigma_2^2;$$

$$H_1: \sigma_1^2 \neq \sigma_2^2.$$

1. Предполагается, что берутся 2 возможно зависимые выборки объема n из нормальной совокупности с дисперсией σ_1^2 , а другая того же объема n из нормальной совокупности с дисперсией σ_2^2 . Значения μ_1 и μ_2 нас не интересуют.
2. При проверке H_0 против H_1 используются критерии:

$$t = \frac{S_1^2 - S_2^2}{\sqrt{\frac{4S_1^2 S_2^2}{n-2}(1-r_{12}^2)}}, \quad (29)$$

где S_1^2 и S_2^2 — дисперсии 1-й и 2-й выборок соответственно; — дисперсии 1-й и 2-й выборок соответственно; n — число пар наблюдений, объединяющих каждое наблюдение 1-й выборки с одним наблюдением 2-й выборки, а r_{12} — коэффициент корреляции, найденный по парам наблюдений.

3. Когда верна H_0 : $\sigma_1^2 = \sigma_2^2$, выборочное распределение t в уравнении (20) представляет собой t -распределение Стьюдента с $n - 2$ степенями свободы.
4. Для проверки H_0 против H_1 на уровне значимости α берутся следующие критические значения:

$$\alpha/2 t_{n-2} \cdots \cdots 1 - (\alpha/2) t_{n-2}.$$

5. Построение доверительного интервала для $\sigma_1^2 = \sigma_2^2$ или σ_1^2 / σ_2^2 , когда оценки дисперсий получены по зависимым выборкам, слишком трудно для этой книги.

Например, для проверки H_0 : $\sigma_1^2 = \sigma_2^2$ на уровне значимости 0,10 используем следующие данные: выборка 1 — $n = 95$, $S_1^2 = 134,56$, выборка 2 — $n = 95$, $S_2^2 = 201,64$; $r_{12} = 0,876$:

$$t = \frac{134,56 - 201,64}{\sqrt{\frac{4(134,56)(201,64)}{95-2}(1-0,876^2)}} = -4,07.$$

Критическими значениями, с которыми сравнивается полученное $t = 4,07$, являются:

$$-_{0,95}t_{93} = -1,66; \quad _{0,95}t_{93} = 1,66.$$

Итак, мы видим, что есть основание считать, что в исследуемых совокупностях дисперсии σ_1^2 и σ_2^2 различны. Вероятность получения величины t , отличающейся от 0, меньше 0,001, если σ_1^2 фактически равна σ_2^2 .

V. ОШИБКИ ИЗМЕРЕНИЙ

Ошибки измерения индивидуальных и популяционных характеристик животных, входящих в состав населения на обследуемой территории, принято подразделять на систематические, случайные и грубые.

- 1. Систематические ошибки**, величина которых одинакова во всех измерениях, проводящихся одним и тем же методом с помощью одних и тех же измерительных приборов. В качестве примера такой ошибки можно привести установку нескольких линий давилок или ловчих канавок. Как при том, так и при другом методах оценки численности существуют избирательность отлова различных видов мелких млекопитающих и их внутрипопуляционных группировок. Величину случайной ошибки можно уменьшить, введя поправочный коэффициент в оценку измеряемой характеристики.
- 2. Случайные.** Величина случайных ошибок различна даже для измерений, выполненных одним методом. Случайные ошибки вызваны рядом причин, действие которых неодинаково в каждом опыте. Например, при оценках численности или плотности населения типичные случайные ошибки могут иметь место при проведении отловов при разных погодных условиях (дождь, понижение температуры воздуха и т. д.) или при изменении сроков отлова. Даже в тех случаях, когда отловы проводятся в одни и те же календарные сроки, — фенологически природные явления могут проявляться по-разному. Одним из способов снижения случайной ошибки — увеличение числа повторных измерений или в нашем случае установка не одной, а нескольких ловчих линий. В современном статистическом анализе показано, что точность оценки числовых характеристик, полученных при наблюдении за случайными явлениями, приблизительно равна:

$$\delta \approx \sqrt[2]{N}. \quad (30)$$

Например, если необходимо получить результат с ошибкой, не превышающей 5 %, а первая попытка учета дала результат с 10 %-й ошибкой, тогда для уменьшения ошибки в 2 раза нужно провести в 4 раза больше наблюдений.

3. Грубые ошибки. В некоторых случаях, измеряя ту или иную популяционную характеристику, можно получить резко отличающийся от всех результат, естественно, возникает подозрение, что допущена грубая ошибка. Источником последней может быть недостаток внимания исследователя. В этом случае необходимо сразу проверить, не нарушены ли основные условия проведения учетов и правильность в записи результатов.

Если же такая проверка не была сделана, то вопрос о целесообразности браковки одного «выскакивающего» значения решается путем сравнения его с остальными результатами измерений. При этом применяются различные критерии, в зависимости от того, известна или нет средняя квадратическая δ измерений (предполагается, что все измерения производятся с одной и той же точностью и независимо друг от друга).

V.1. МЕТОД ИСКЛЮЧЕНИЯ ПРИ ИЗВЕСТНОЙ δ

Обозначим «выскакивающее» значение через x^* , а все остальные результаты измерения через $x_1, x_2, x_3, \dots, x_n$. Подсчитаем среднее арифметическое значение \bar{x} и сравним абсолютную величину разности $x^* - \bar{x}$ с величиной $\delta \sqrt{(n+1)/n}$. Для полученного отношения

$$t = \frac{|x^* - \bar{x}|}{\delta \sqrt{(n-1)/n}} \quad (31)$$

подсчитаем вероятность этого события. Это даст вероятность того, что рассматриваемое отношение случайно примет значение, не меньшее чем t , при условии, что значение x^* не содержит грубой ошибки (что ошибка результата x^* только случайна). Если подсчитанная указанным образом вероятность окажется очень малой, то «выскакивающее» значение содержит грубую ошибку и его следует исключить из дальнейшей обработки результатов измерений. Какую именно вероятность считать очень малой, зависит от конкретных условий решаемой задачи, если назначить слишком низкий уровень малых вероятностей, то грубые ошибки могут остаться, если же взять этот уровень неоправданно большим, то можно исключить результаты со случайными ошибками, необходимые для правильной обработки результатов измерения.

Например, пусть среди 41 результата независимых измерений, произведенных со средней квадратической ошибкой $\delta = 0,133$, обнаружено одно «выскакивающее» значение $x^* = 6,866$, в то время как среднее из остальных 40 результатов составляет $\bar{x} = 6,500$. Можно ли считать, что «выскакивающее» значение содержит грубую ошибку и исключить его из

дальнейшей обработки? Разность между «выскакивающим» значением и средним составляет $x^* - \bar{x} = 0,366$, поэтому отношение $t = 2,72$. По таблицам для $t = 2,72$ оцениваем вероятность, равную $0,0066 < 0,007$. Следовательно, с надежностью вывода $p > 0,993$ можно считать, что значение x^* содержит грубую ошибку, и следует исключить это значение из дальнейшей обработки результатов измерения.

V.2. МЕТОД ИСКЛЮЧЕНИЯ ПРИ НЕИЗВЕСТНОЙ δ

Если величина δ заранее неизвестна, то она оценивается приближенно по результатам измерений, т. е. вместо нее принимается стандарт:

$$S = \sqrt{\frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}. \quad (32)$$

При этом абсолютную величину разности $|x^* - \bar{x}|$ между «выскакивающим» значением x^* и средним значением \bar{x} остальных (приемлемых) результатов делят на эмпирический стандарт и полученное отношение сравнивают с критическими значениями $t_n(p)$. Если при данном числе n приемлемых результатов значение оказывается между критическими значениями при надежности P_1 и P_2 , то с надежностью вывода, большей P_1 ,

$$t = \frac{|x^* - \bar{x}|}{s}, \quad (33)$$

можно считать, что «выскакивающее» значение содержит грубую ошибку, и следует исключить его из дальнейшей обработки результатов. Следует заметить, что если надежность вывода окажется недостаточной, то это может свидетельствовать не об отсутствии грубой ошибки, а лишь об отсутствии достаточных оснований для исключения «выскакивающего» значения.

Например, пусть для n независимых измерений, скажем, численности, среднее значение равно $6,5$, а эмпирический стандарт $s = 0,133$, и пусть одно из измерений дало результат $x^* = 6,866$. Можно ли исключить этот результат из дальнейшей обработки. В данном случае $t = 2,75$. Если число приемлемых результатов $n = 40$, то полученное отношение превосходит критическое значение $2,742$ при надежности $P = 0,99$, «выскакивающее» значение x^* можно исключить с надежностью вывода, большей $0,99$. Если $n = 6$, то полученное отношение меньше критического значения $2,78$, поэтому даже при надежности $P = 0,95$ значение x^* исключать не следует.

VI. МЕТОДЫ ОЦЕНКИ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В последние десятилетия в экологических исследованиях, связанных с выяснением структуры природных экосистем, помимо классического изучения отдельных популяций наблюдается переход к изучению взаимоотношений между видами в пределах сообществ и изучению организации сообществ как единого целого. Как правило, при проведении отловов различными методами (ловчими конусами с направляющими канавками, плашками «Геро» и др.) отлавливаются различные виды мелких наземных позвоночных животных, входящих в зоокомплекс (амфибии, рептилии, грызуны, насекомоядные и др.) исследуемого биотопа. Для количественного анализа в фаунистических исследованиях используется более 20 различных индексов, которые можно достаточно условно разбить на следующие группы.

1. Индексы видового богатства. Анализируя население только мелких наземных позвоночных животных, исследователь имеет дело с выборкой из общего списка видов, входящих в состав сообщества. Поэтому в данном случае следует использовать «нумерическое видовое богатство», т. е. число видов на строго оговоренное число особей и видовую плотность (Лебедев, Дроздов, Криволицкий, 1999).

1.1. Число видов (S) как показатель видового богатства.

1.2. Индекс видового разнообразия Маргалефа, где S — число выявленных видов, N — общее число особей всех S видов:

$$D_{Mg} = \frac{S-1}{\ln N}. \quad (34)$$

1.3. Индекс Шеннона (H') как мера разнообразия, где s — число видов, p_i — доля i -го вида. Индекс Шеннона обычно варьирует от 1,5 до 3,5, редко превышая 4,5:

$$H' = -\sum_{i=1}^s p_i \ln p_i. \quad (35)$$

Для оценки степени изменчивости индекса Шеннона вычисляются дисперсия по формуле:

$$\text{Var}H' = \frac{\sum_{i=1}^s p_i (\ln p_i)^2 - (\sum_{i=1}^s p_i \ln p_i)^2}{N} + \frac{S-1}{2N^2}, \quad (36)$$

S — число видов в выборке, N — общее число особей всех S видов.

Вычислив индексы Шеннона и дисперсии, можно выявить статистическую достоверность различий в разнообразии сравниваемых выборок по t -критерию Стьюдента, при df степенях свободы.

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{\sqrt{\text{Var}H'_1 + \text{Var}H'_2}}; \quad (37)$$

$$df = \frac{(\text{Var}H'_1 + \text{Var}H'_2)^2}{(\text{Var}H'_1)^2 / N_1 + (\text{Var}H'_2)^2 / N_2}. \quad (38)$$

1.4. Используя индекс Шеннона, можно вычислить показатель равенности:

$$E = \frac{H'}{\ln S}. \quad (39)$$

1.5. Индекс видового разнообразия (μ) и доля редких видов (h) (Животовский, 1980):

$$\mu = \left(\sum_{i=1}^s \sqrt{p_i} \right)^2; \quad (40)$$

$$h = 1 - \frac{\mu}{S}. \quad (41)$$

2. Индексы доминирования оценивают главным образом относительное обилие отдельных видов и выявление значимости каждого из них в сообществе. Их часто используют при обнаружении смещения значимости видов в структуре сообщества.

2.1. Индекс Симпсона — наиболее часто применяемый индекс:

$$\lambda' = \sum_{i=1}^s p_i^2 = \sum_{i=1}^s \left(\frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right)^2, \quad (42)$$

n_i — число особей i -го вида, N — общее число особей всех видов. При увеличении D разнообразие уменьшается.

2.2. Индекс полидоминантности варьирует от 0 до 1:

$$S_\lambda = \frac{1}{\lambda} = \frac{N(N - 1)}{\sum_{i=1}^s n_i(n_i - 1)}. \quad (43)$$

2.3. Индекс Бергера—Паркера — оценивает степень доминирования каждого вида. Это наиболее просто вычисляемый индекс. Величина его не зависит от количества видов, но в значительной степени определяется объемом выборки:

$$d = \frac{N_{\max}}{N}, \quad (44)$$

N_{\max} — число особей самого обильного вида, N — общее число животных всех видов

Приведенные выше наиболее часто используемые индексы разнообразия не исчерпывают всего списка этих индексов. Сравнительный анализ применимости и адекватности использования того или иного индекса приведен в работах (Песенко, 1982; Шадрина, 1987; Лебедев, Дроздов, Криволицкий, 1999).

3. Индексы сходства. При сравнении фаун используется большое число индексов сходства, имеющих разную математическую природу и различные ограничения применимости и различные допущения, но наиболее часто в биоценологических, фаунистических и биогеографических исследованиях используется индекс Сьеренса—Чекановского (ICS). Значения этого индекса равны 1 в случае полного совпадения видов в сообществах и равны 0, если выборки не включают общих видов. Он достаточно корректен с математической точки зрения, удовлетворяет как основным аксиомам для мер сходства, так и общим положениям теории множеств и использует всю информацию о структуре отношения сходства (Песенко, 1982). Форма для качественных данных основана на отношении числа общих видов к среднему арифметическому числу видов в двух списках и имеет вид:

$$I_{CS} = \frac{2a}{2a + b + c}, \quad (45)$$

где a — число общих видов для двух списков; b — число видов, присутствующих только в первом списке; c — число видов, присутствующих только во втором списке.

Для анализа количественных соотношений была использована форма b этих индексов, поскольку она исключает влияние различий в объеме сравниваемых коллекций и использует не численности каждого вида, как другие подобные индексы, а их доли в коллекциях, т. е. определяет пересечение структур этих коллекций:

$$I_{CS} = \sum_{i=1}^S \min(p_{ij}, p_{ik}) = 1 - \frac{\sum_{i=1}^S |p_{ij} - p_{ik}|}{2}, \quad (46)$$

ТАБЛИЦА 7

Индекс разнообразия Шеннона (H') для трех стационаров

Стационары	Виды мелких млекопитающих, %							N	H'	Var H'
	1	2	3	4	5	6	7			
I	59,6	8,1	25,7	1	0,3	0,4	5	10 125	1,097	8,1E-05
II	72,5	3,5	18,1	1,1	0,1	—	4,7	7843	0,860	0,00012
III	64,7	3	26,4	0,4	0,1	0,2	5,3	8089	0,936	9,7E-05

$$df_{1-2} = 16\ 172,7; df_{1-3} = 17\ 505,2; df_{2-3} = 15\ 655,6; t_{1-2} = 16,5; t_{1-3} = 12,0; t_{2-3} = 5,1.$$

где p_{ij} — доля i -го вида в j -й коллекции, p_{ik} — доля i -го вида в k -й коллекции.

Стандартная ошибка доли i -го вида в j -й выборке объемом N_j :

$$m_{ij} = \sqrt{\frac{p_{ij}(1-p_{ij})}{N_j}}. \tag{47}$$

Ошибка алгебраической суммы независимых долей S видов вычисляется по формуле:

$$m_{\Sigma j} = \sqrt{\sum_{i=1}^S m_{ij}^2}. \tag{48}$$

Для проверки достоверности различий между выборками можно использовать критерий Стьюдента:

$$t = \frac{1 - I_{cs}}{m_{\Sigma j}} \geq t_{st}. \tag{49}$$

В том случае, когда $t \geq t_{st}$, отвергается нуль-гипотеза, а это означает, что выборки статистически различаются.

Например, на трех стационарах по данным отлова на давилко-линиях было отловлено 7 видов мелких млекопитающих, доли которых в видовом составе приведены в табл. 7. Индексы разнообразия Шеннона различаются на всех площадках, так как $t \geq t_{st}$.

Далее по этим же данным был рассчитан индекс сходства Сьеренса—Чекановского (I_{cs}). Как видно их табл. 8, все рассмотренные стационары различаются по индексу сходства.

По рассчитанным индексам видового богатства, доминирования и сходства посредством кластерного анализа можно построить дендрограммы.

ТАБЛИЦА 8

Индексы сходства Сьеренса—Чекановского (I_{cs})
для трех стационаров

Стационары	I_{cs}	Стандартная ошибка доли вида							$m_{\Sigma j}$
		m_1	m_2	m_3	m_4	m_5	m_6	m_7	
I	0,8695	0,0048	0,0027	0,0043	0,0009	0,0005	0,0006	0,0021	0,0075
II	0,939	0,0050	0,0020	0,0043	0,0011	0,0003	—	0,0023	0,0074
III	0,9095	0,0053	0,0019	0,0049	0,0007	0,0003	0,0005	0,0024	0,0079

$$t_{1-2} = 17,4617; t_{1-3} = 8,12608; t_{2-3} = 12,1094.$$

Например, в работе Ю. Н. Литвинова, Ю. Г. Швецова (2001) приведена дендрограмма распределения индексов сходства фаун мелких млекопитающих Таймыра (рис. 5). На дендрограмме отчетливо выявляется два кластера, которые соответствуют фаунистическим группировкам ключевых участков Таймыра западным (3, 7, 8, 10) и центрально-восточным (1, 4, 2, 5, 6), что, вероятно, может быть объяснено влиянием долины Енисея. Уровень сходства 70 %. Более высоким уровням сходства фаун соответствуют более близкие по биотопическим условиям участки Таймыра.

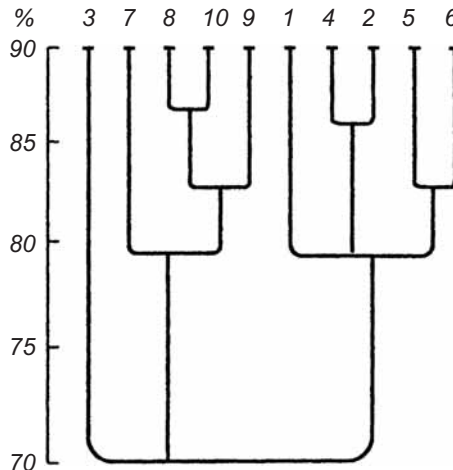


Рис. 5. Уровни сходства сообществ мелких млекопитающих десяти районов Таймыра (индекс Сьеренса—Чекановского): горная тундра (8, 9, 10); равнинная лесотундра (3, 6, 7); тундра (1, 2, 4, 5) (Литвинов, Швецов, 2001)



VII. ОЦЕНКИ ОБИЛИЯ

В экологии обилие оценивают двумя способами: число животных в популяции (абсолютная численность); число животных, приходящихся на единицу площади или объема, занимаемой популяцией (абсолютная плотность). Численность популяции имеет биологический смысл лишь тогда, когда известны границы территории, которую она занимает. В тех случаях, когда границы популяции неизвестны, или вообще не существуют, или существуют, но лишь в нашем воображении, именно плотность популяции, а не ее численность с биологической точки зрения является реальной мерой обилия.

Оценка обилия сама по себе не имеет самостоятельного значения и поэтому ее не следует рассматривать как самоцель в большинстве биологических исследований. Существует большой круг биологических задач, для решения которых в явном виде не требуется определение обилия (зоогеографические, фаунистические, морфологические и др.). Решение же других невозможно без знания обилия животных. При этом решение большинства из них не требует знания абсолютного обилия, а достаточно использования индексов или относительных плотностей, или численностей. Индексом в этом случае может быть любая измеряемая величина, коррелирующая с плотностью или численностью. Наиболее адекватно обилие будет описывать линейная зависимость между индексом и абсолютной плотностью, но если эта связь описана количественно в виде нелинейных уравнений, то такой индекс также вполне приемлем. Примерами индексов, связанных с плотностью популяции, могут быть: улов на единицу промыслового усилия, количество фекалий, количество погрызенных растений или количество нор на единицу площади и другие следы жизнедеятельности. Индексы относительного обилия имеют смысл при сопоставлениях различных популяций или различных временных отрезков жизнедеятельности одной и той же популяции. Как правило, методы определения абсолютного обилия более трудоемки, чем методы относительных оценок, поэтому в том случае, когда не требуется знания абсолютных значений, следует ограничиться относительными оценками, что позволит исследователю сэкономить время, финансы, получив при этом не менее точные значения.

VI.1. ОЦЕНКИ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ПРИ ПРОВЕДЕНИИ ОТЛОВОВ ПОСРЕДСТВОМ ЛОВУШКО-ЛИНИЙ

Для многих видов мелких млекопитающих абсолютные учеты численности наиболее адекватно отражают их обилие. Так для лесных полевок метод мечения и повторного отлова довольно точно характеризует

абсолютное обилие грызунов. Однако этот метод учета требует больших усилий и не всегда пригоден для обследования значительных территорий. Поэтому часто для оценки численности населения полевых используют метод относительного учета с помощью ловушко-линий. В работе А. Д. Бернштейн с соавторами (1995) приведен достаточно подробный анализ соотношения численности и плотности, проведенных разными методами, также анализ демографической структуры популяции. Наименьшие значения переводного коэффициента характерны для низких численностей и по мере возрастания последних увеличивается, причем увеличение это происходит нелинейно и описывается уравнением:

$$y = 1,09x^{0,78}, \quad (50)$$

где y — относительная численность, а x — абсолютная численность рыжей полевки. Метод ловушко-линий адекватно отражает уровень динамики численности в тех случаях, когда плотность популяции не достигает 100 ос./га. Демографическая структура при обоих методах отлова дает довольно сходные результаты, а имеющиеся различия касаются главным образом 1-х суток отлова. Как в случае отлова живоловушками, так и в случае отлова давилками в первые сутки отлавливаются «доминирующие» особи: крупные половозрелые зверьки, как самцы, так и самки.

Различное соотношение в показателях абсолютной и относительной численности при разных уровнях численности, прежде всего, связаны с «разрешающей способностью» метода ловушко-линий и различной избирательностью отлова животных различными орудиями лова. В работе О. А. Жигальского (1985) описан эксперимент, подтверждающий последнее положение. Все отловы на площадке мечения были проведены в три этапа. На первом на одногектарной площадке посредством метода мечения и повторного отлова за 9 туров отловов было помечено 78 красных полевок. На втором этапе вместо живоловок было установлено 100 давилок Геро, в которых оказались 56 полевок, 29 были ранее отловлены в живоловушки и помечены, а 27 оказались немечеными. Общее число отловленных за два этапа полевок 105. На третьем этапе вместо давилок вновь были установлены живоловки. Количество отловленных на втором и третьем этапах животных (из ранее немеченных) — 67 полевок, а помеченных ранее на первом этапе 78 — разница между ними незначительная, что позволяет судить о стабильности населения на площадке и об избирательности отлова полевок различными орудиями лова.

По данным отловов мелких млекопитающих чаще всего вычисляют следующие показатели с их стандартными ошибками.

Относительная численность N , выраженное как число отловленных особей, отнесенное к 100 ловушко-суткам:

$$N = \frac{100n}{at}, \quad (51)$$

где n — число пойманных за все время отлова животных, a — общее число ловушек, t — число суток отлова. Стандартная ошибка (S_N) относительного обилия вычисляется по следующей формуле:

$$S_N = \frac{100\sqrt{n}}{at}. \quad (52)$$

Например, учеты численности проведены на двух участках, отлежащих друг от друга на значительном расстоянии. На обоих участках доминирующий вид — рыжая полевка. На первом участке было отловлено 49 полевок, на втором 85. На обоих участках было выставлено 200 трапиковых ловушек, которые экспонировались 4 суток. Результаты расчетов показали, что относительные численности и их стандартные ошибки имеют следующие значения: 1 участок — $6,1 \pm 0,9$; 2 участок — $10,6 \pm 1,2$. Для обеих территорий проведена проверка на наличие статистически значимых различий по численности для уровня значимости различий по t -критерию, равному 0,05. Так как $t > t_{0,05}$, можно считать, что участки по уровню относительной численности различаются.

VII.2. ОЦЕНКА ЧИСЛЕННОСТИ НАСЕЛЕНИЯ ПРИ ИСПОЛЬЗОВАНИИ МЕТОДА МЕЧЕНИЯ И ПОВТОРНОГО ОТЛОВА

Методы мечения и повторного отлова были достаточно хорошо описаны во 2 и 3 главах. В этом разделе рассматриваются лишь методы оценки численности, которые представляют непосредственный интерес для эколога, изучающего позвоночных животных. Использование методики мечения и повторного отлова представляет собой процедуру, включающую в себя отлов некоторого количества животных, составляющих выборку, которые метятся, а затем выпускаются на волю, для того чтобы по свойствам этой меченой выборки мы могли бы в дальнейшем оценить численность или другие характеристики популяции. Метод мечения и повторного отлова трудоемок и дорогостоящ, а получаемые результаты иногда бывают неточны, поскольку предположения, положенные в основу метода, как правило, трудно выполнимы. Но этот метод имеет несомненное достоинство, в его основе лежит изъятие животных из популяции с последующим их возвращением в популяцию. Существует несколько методов оценки численности по результатам мечения и повторного отлова.

Простейший метод оценки численности мечением с повторным отловом предполагает однократное проведение мечения при первом отлове, а

затем определение доли меченых животных в выборке, полученной при повторном отлове. Такая оценка базируется на предположении о том, что доля особей, обладающих определенным признаком в популяции, может быть оценена по их доле в выборке, взятой из популяции. Оценка численности Петерсена с поправкой Бейли (цит. по: Коли, 1979) в этом случае производится следующим образом:

$$N = \frac{M(n+1)}{m+1}, \quad (53)$$

где M — это число меченых животных в популяции общей численностью N (N неизвестно), а m — число меченых животных в повторно отловленной выборке общей численностью n (метод Петерсена). Стандартная ошибка SE составляет:

$$SE = \sqrt{\frac{M^2(n+1)(n-m)}{(m+1)^2(m+2)}}. \quad (54)$$

Например, при первом отлове было помечено 40 зверьков, во время повторного отлова вместе с 30 мечеными в ловушку попало 155 немеченых особей, тогда оценка численности (N) будет составлять 240, а стандартная ошибка (SE) будет равна 38,7, и тогда $N \pm SE = 240 \pm 38,7$. Получив эти данные, можно воспользоваться критерием Стьюдента или критериями множественных сравнений для оценки статистической значимости сравниваемых численностей.

В тех случаях, когда мечение производится в процессе нескольких последовательных отловов, численность популяции оценивается по скорости, с которой растет в популяции доля меченых животных. Метод получения максимально точной оценки численности разработал (Schnabel, 1938), и в последующем уточнил вычислительную процедуру (Schumacher, Eschmeyer, 1943) (цит. по: Коли, 1979):

$$N = \frac{\sum M_i^2 n_i}{\sum M_i m_i}, \quad (55)$$

где N — численность популяции, M_i — число особей, меченных до i -го отлова, а n_i — число особей, пойманных при i -м отлове, из которых m_i оказались мечеными ранее (метод Шумахера). Стандартную ошибку в оценке численности (N) рассчитывают косвенным методом. В первом приближении стандартная ошибка величины $1/N$ составляет $S/\sqrt{\sum M_i^2 n_i}$, где

$$S^2 = \frac{\sum \left(\frac{m_i^2}{n_i} \right) - \frac{\sum (M_i m_i)^2}{\sum (M_i^2 m_i)}}{j-1}, \quad (56)$$

а j — общее число отловов. Доверительные интервалы вычисляются для $1/N$ умножением стандартной ошибки на величину t , соответствующую $j - 1$ степеням свободы. Доверительные интервалы для N представляют собой величину, обратную доверительным интервалам для $1/N$. Допустим, оценка для N составляет 100 и, соответственно, $1/N = 0,01$. Стандартная ошибка для $1/N$, рассчитанная для пяти повторных отловов, составляет $\pm 0,001$. Тогда 95 %-й доверительный интервал для $1/N$ заключен между

$$1/N + (0,001 \times 2,776) = 0,0128 \text{ и } 1/N - (0,001 \times 2,776) = 0,0072,$$

где 2,776 — это значение t для уровня вероятности 0,05 при числе степеней свободы, равном 4. Вычисляя обратные величины, получаем, что 95 %-й доверительный интервал для N лежит между 78 и 139.

Применение метода Шумахера требует выполнения более строгих ограничений, чем использование оценки Петерсена. В частности, предполагается, что численность популяции остается постоянной на протяжении всего времени отловов, животные не погибают и не покидают исследуемую территорию. Так же, как и при использовании оценки Петерсена, предполагается, что за время отловов на исследуемой территории новые животные не рождаются и не иммигрируют, а, кроме того, вероятность отлова меченых и немеченых животных одинакова.

Ни метод Петерсена, ни метод Шумахера не дают адекватной оценки общей численности популяции в тех случаях, когда в промежутке между мечением и повторными отловами на исследуемой территории появляются новые животные — новорожденные или иммигранты. Один из нескольких методов оценки численности популяции в такой ситуации содержится в работах Бейли (Bailey, 1951, 1952) (цит. по: Коли, 1979). Кроме определения численности популяции, его метод позволяет оценить также рождаемость и смертность.

Использование метода трехкратного отлова (метод Бейли) требует данных по двум последовательным мечениям и двум последовательным повторным отловам. Данные по первому из повторных отловов и второму мечению получаются по одной и той же выборке, так что всего требуется произвести три отлова. В табл. 9 приведены данные, необходимые для оценки численности популяции методом трехкратного отлова.

В момент времени «нуль» было отловлено, помечено и выпущено на волю 600 животных. В момент $t = 1$ было отловлено 700 животных; 182 из них оказавшихся мечеными, были сразу выпущены на волю, а остальные 518 были помечены новыми метками и выпущены на волю. В момент $t = 2$ было снова отловлено 700 животных, при этом оказалось, что 146 из них были помечены в момент $t = 0$, а 158 — в момент $t = 1$. Обратите внимание, что ни на одном из животных не могло быть двух меток. Если все же пометить зверьков дважды, то некоторые из животных будут одновременно

Данные, используемые для анализа
методом трехкратных отловов (Коли, 1979)

Время, t	Число меченых животных	Число животных, отловленных для повторного мечения	Отловленные из числа M_0	Отловленные из числа M_1
0	$M_0 = 600$			
1	$M_1 = 518$	$n_1 = 700$	$m_{01} = 182$	
2		$n_2 = 700$	$m_{02} = 146$	$m_{12} = 158$

принадлежать к двум выборкам — m_{02} и m_{12} . Это обстоятельство хотя и выгодно с точки зрения статистики, однако оно приводит к увеличению любого смещения оценки, возникающего за счет изменения реакции животных на ловушки после первого попадания в них.

Вычисления численности проводятся следующим образом:

$$N_1 = \frac{M_1(n_1 + 1)m_{02}}{(m_{01} + 1)(m_{12} + 1)} = \frac{518 \times 701 \times 146}{183 \times 159} = 1822, \quad (57)$$

где N_1 — численность популяции в момент $t = 1$. Приближенная стандартная ошибка определяется по формуле:

$$SE = \sqrt{N_1^2 - \frac{M_1^2(n_1 + 1)(n_1 + 2)(m_{02} - 1)m_{02}}{(m_{01} + 1)(m_{01} + 2)(m_{12} + 1)(m_{12} + 2)}} = 238. \quad (58)$$

В промежутке между моментами $t = 1$ и $t = 2$ скорость увеличения численности популяции за счет появления новорожденных и иммиграции определяется по формуле:

$$B_{12} = \frac{m_{01}(n_2 + 1)}{n_1(m_{02} + 1)} = \frac{182 \times 701}{700 \times 147} = 1,240. \quad (59)$$

Скорость убыли популяции в промежутке между моментами $t = 0$ и $t = 1$ за счет гибели особей и эмиграции определяется по формуле:

$$D_{01} = 1 - \frac{M_1 m_{02}}{M_0(m_{12} + 1)} = 0,207. \quad (60)$$

Так как продолжительности промежутков между моментами $t = 0$ и $t = 1$, с одной стороны, и $t = 1$ и $t = 2$ — с другой, могут быть различны, прежде чем сравнивать эти скорости, следует привести их к эквивалентной продолжительности времени: $B_{12} = e^{b_{12}}$, откуда $b_{12} = 0,215$ и $D_{01} = (1 - e^{-d_{01}})_{01}$, откуда $d_{01} = 0,233$.

Если продолжительность промежутка (0, 1) составляет 4 недели, а промежутка (1, 2) — 6, то соответствующие «недельные» скорости будут равны $b_{12} = 0,215 / 6 = 0,0358$ и $d_{01} = 0,233 / 4 = 0,0583$. Считая, что эти скорости остаются постоянными на протяжении всех 10 недель эксперимента, можно получить скорость роста численности популяции в промежутке между моментами $t = 0$ и $t = 2$: $r = b - d = 0,0358 - 0,0583 = -0,0225$.

Зная скорость изменения численности популяции и оценку численности в момент $t = 1$, мы можем рассчитать значения численности в моменты $t = 0$ и $t = 2$: $N_0 = N_1 e^{-rt} = 1822 e^{-(0,0225 \times 4)} = 1994$ и $N_2 = N_1 e^{-rt} = 1882 e^{-(0,0225 \times 6)} = 1592$.

Метод трехкратного отлова разработан для случаев, когда в промежутках между последовательными отловами в популяции рождаются новые особи. Однако даже в тех случаях, когда численность популяции измеряется в промежутке между двумя последовательными сезонами размножения, предпочтительно пользоваться не оценками Петерсена, а методом трехкратных отловов, поскольку последний позволяет учесть эффект иммиграции и ввести на него поправку.

Джолли (Jolly, 1965) и Зебер (Seber, 1965) (цит. по: Коли, 1979) независимо друг от друга разработали метод стохастического анализа, позволяющий оценивать демографические параметры популяции в случаях, когда проводятся два или более повторных отлова меченых животных.

Использование этого метода требует, чтобы в нашем распоряжении были подробные сведения относительно мечения и отловов каждого конкретного животного. Каждое животное при каждом повторном отлове метится с указанием времени мечения, так что в конце учетов у каких-то животных может оказаться либо несколько различных меток, либо одно индивидуальное нумерованное кольцо или индивидуальная нумерованная метка. В последнем случае каждый раз фиксируется дата очередного отлова каждого конкретного животного.

Обычно для данных, полученных при i -м отлове, используются следующие обозначения: N_i — оценка численности популяции; n_i — размер выборки; M_i — общее число животных, помеченных в популяции до i -го отлова; m_i — число меченых животных в выборке; R_i — число меченых и отпущенных на волю животных; r_i — число животных из R_i , выпущенных на волю после i -го отлова и затем снова попавшихся при последующих отловах; z_i — число животных, помеченных до i -го отлова, не попавшихся при i -м отлове, но попавшихся при одном из последующих; a_i — доля меченых животных среди попавшихся при i -м отлове. Численность популяции при взятии последовательных выборок, за исключением первой и последней, оценивается по формуле:

$$N_i = n_i + \frac{n_i z_i R_i}{m_i r_i} . \quad (61)$$

Для численности в каждый момент времени можно вычислить стандартную ошибку по формуле:

$$SE_i = \sqrt{\left[N_i(N_i - n_i) \frac{M_i - m_i + R_i}{M_i} \left(\frac{1}{r_i} - \frac{1}{R_i} \right) + \frac{1 - a_i}{m_i} \right]}. \quad (62)$$

Расчет различных популяционных характеристик в настоящее время проводится посредством множества разработанных программ, которые можно найти в Интернете

VII.3. ОЦЕНКИ ЧИСЛЕННОСТИ И ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ПЛОЩАДКАХ МЕЧЕНИЯ

Пространственная структура популяции реализуется через распределение особей и их группировок в определенных элементах ландшафта и по отношению друг к другу. Рассматривая пространственную структуру населения какого-либо биотопа, исследователи анализируют либо распределение по территории отдельных особей, либо популяционных группировок различного ранга. В последнем случае пространственную структуру можно представить как закономерное чередование пятен, характеризующихся определенным обилием животных. Каждое такое пятно — это часть территории, занятая какой-либо популяционной группировкой. Для оценки пространственного распределения полевок на площадке используются следующие показатели: величина индивидуального участка (ее оценка рассмотрена в предыдущих главах); общее и частное обилие; заселенность территории; индекс агрегированности.

Показатель общего обилия N можно определять по формуле (51) как число животных на 100 ловушко-суток, а его стандартную ошибку по формуле (52). Для определения относительной численности на различным образом заселенных микроучастках используется показатель частного обилия (N_a):

$$N_a = \frac{100n}{at}, \quad (63)$$

где n — число пойманных один раз за время отлова животных, a — общее число выставленных ловушек, t — число суток отлова. Этот показатель отражает обилие животных на заселенных участках. Стандартная ошибка показателя частного обилия S_{N_a} вычисляется по формуле:

$$S_{Na} = \frac{100\sqrt{n}}{at}. \quad (64)$$

Индекс частного обилия вида на микроучастках (A) площадки, заселенных животными, выражается числом особей, отловленных одной ловушкой, и вычисляется по формуле:

$$A = \frac{n}{bt}, \quad (65)$$

где b — частное число ловушек, отлавливавших животных, из общего количества, которое отражает число микроучастков территории, занятых зверьками. Стандартная ошибка индекса частного обилия вычисляется по формуле:

$$S_A = \frac{100\sqrt{n}}{bt}. \quad (66)$$

Показатели общей относительной численности и частного обилия отражают, прежде всего, характеристики численности вида. Заселенность территории (F) отражает долю заселенной видом обследуемой территории и выражается в процентах:

$$F = \frac{100b}{a}. \quad (67)$$

Стандартная ошибка показателя заселенности территории (S_F) вычисляется по формуле:

$$S_F = \sqrt{\frac{F(100-F)}{a}}. \quad (68)$$

Агрегированность, или скученность, (Ag) животных на территории оценивается посредством индекса Уитфорда (Whitford, 1949):

$$Ag = \frac{N_a}{F}. \quad (69)$$

Индекс агрегированности имеет наименьшее значение при равномерном распределении зверьков на однородных территориях и возрастает по мере увеличения степени ее гетерогенности с появлением участков высокой концентрации животных и практически не заселенных. Стандартная ошибка индекса агрегированности вычисляется по формуле:

$$S_{Ag} = \frac{N_a}{F} \sqrt{\left(\frac{S_{Na}}{N_a}\right)^2 + \left(\frac{S_F}{F}\right)^2}. \quad (70)$$

ТАБЛИЦА 10

Оценки численности и пространственного распределения полевок (число особей на 100 лов./суток)

	Показатели								
	Данные учетов	N	S_N	A	S_A	F	S_F	Ag	S_{Ag}
1 участок	$n = 49, a = 200,$ $b = 120, t = 4$	6,1	0,9	10,2	1,5	60	3,5	0,17	0,03
2 участок	$n = 85, a = 200,$ $b = 180, t = 4$	10,6	1,2	11,8	1,3	90	2,1	0,13	0,01
t -критерий		3,0*		0,9		7,3*		1,3	

Формулы для оценки стандартных ошибок приведены из работы (Лукьянова, Лукьянов, 1992).

Например, учеты численности проведены на двух участках, площадь каждого из которых составляла 2 гектара, расположенных на значительном расстоянии друг от друга. На обоих участках доминирующий вид — рыжая полевка. Результаты учетов и их анализ представлены в табл. 10. Для обеих территорий проведена проверка на наличие статистически значимых различий по всем показателям для уровня значимости различий по t -критерию, равному 0,05.

Методы мечения и повторного отлова дают оценки численности и демографической структуры, наиболее приближенные к абсолютным, но, как было показано выше (Жигальский, 1985), и для них характерны систематические и случайные ошибки, обусловленные, как правило, многими факторами, в том числе и избирательностью отлова животных разными орудиями лова. Нами на площадках мечения, расположенных в горном массиве Южного Урала, в 1980 г. было проведено исследование динамики численности и демографической структуры населения красной полевки в течение одного сезона размножения. В следующие периоды: 1 тур — 11.05–15.06; 2 тур — 02.07–06.07; 3 тур — 19.07–23.07; 4 тур — 10.08–14.08; 5 тур — 02.09–06.09.

Показатели общего обилия и пространственного распределения животных можно определять и как общее или частное число отловленных животных на 1 га без учета повторных выловов, который отражает общее обилие животных на площадке мечения.

Для каждого тура отлова можно провести проверку наличия статистически значимых различий по всем показателям для определенного уровня значимости различий.

Используя формулы 51–70 можно также оценить численность и пространственное распределения мелких млекопитающих на стандартных ловушко-линиях. При этом мы будем анализировать не площадное распределение животных, а распределение на линии учета, т. е. получим относительные показатели.

ТАБЛИЦА 11

Оценки численности и пространственного распределения красной полевки на площадке мечения

Тур	Численность, ос./га	Индекс частного обилия, ос./га	Заселенность территории, %	Индекс агрегированности, ос./га
1	23 ± 1,2	62 ± 10	37 ± 4,8	1,7 ± 0,07
2	31 ± 1,4	97 ± 8	32 ± 4,7	3 ± 0,5
3	117 ± 2,7	152 ± 8	77 ± 4,2	1,9 ± 0,1
4	123 ± 2,8	135 ± 4	91 ± 2,9	1,5 ± 0,06
5	96 ± 2,4	160 ± 6	83 ± 3,7	1,4 ± 0,08

Используя частоту попаданий животных в живоловки, можно составить графические схемы распределения животных в каждом туре отловов, что дает возможность наглядно представить сезонную динамику пространственной структуры населения и расположения занятых микроучастков на территории площадки и рассмотреть причины их формирования. В приведенном примере для этих целей был использован пакет прикладных программ «STATISTICA 5.0».

В настоящее время различные методы статистического анализа широко используются для оценки типа пространственного распределения мелких млекопитающих. Однако высокая подвижность мелких млекопитающих накладывает определенные ограничения на полученные оценки пространственной структуры. Но использование одномоментных временных срезов пространственного распределения животных, полученные посредством методов мечения и повторного отлова, позволяет проверять выдвинутые гипотезы, проверять их выполнимость и делать адекватные выводы о характере пространственного размещения мелких млекопитающих. Соотношение между дисперсией σ^2 и средним количеством животных m , попавших в каждую ловушку, называют индексом Одум, который может служить индикатором типа пространственного распределения.

Если $\frac{\sigma^2}{m} < 1$ — распределение зверьков по территории близко к равномерному.

Если $\frac{\sigma^2}{m} = 1$ — распределение близко к случайному.

Если $\frac{\sigma^2}{m} > 1$ — распределение близко к агрегированному.

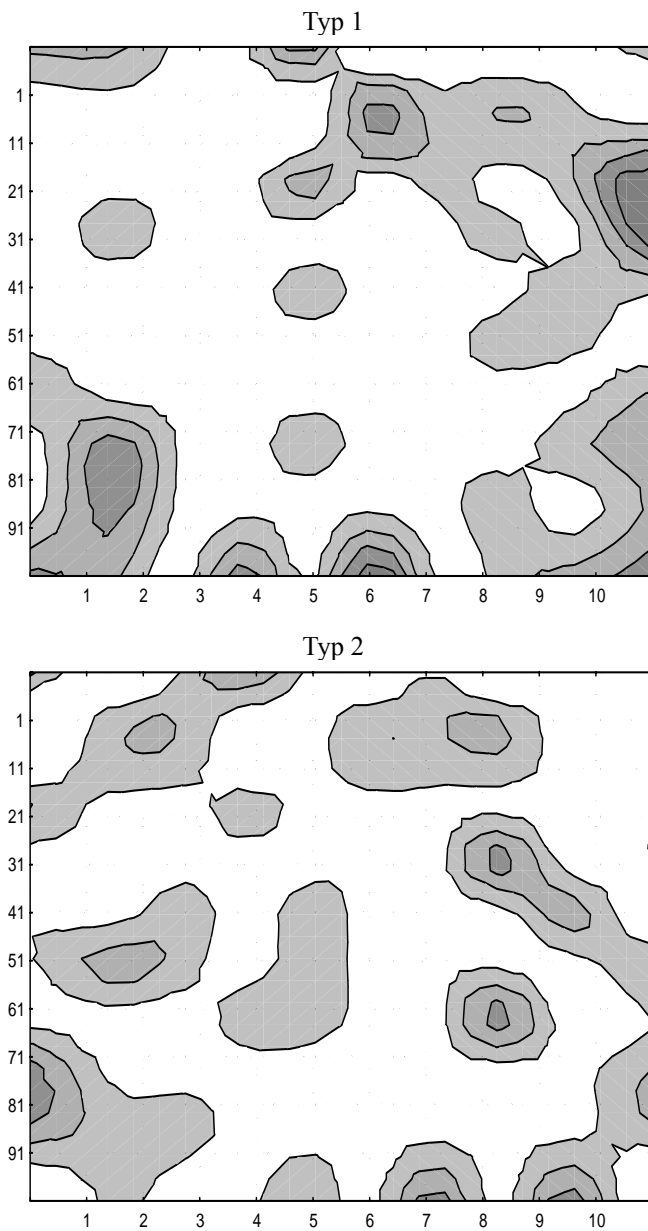
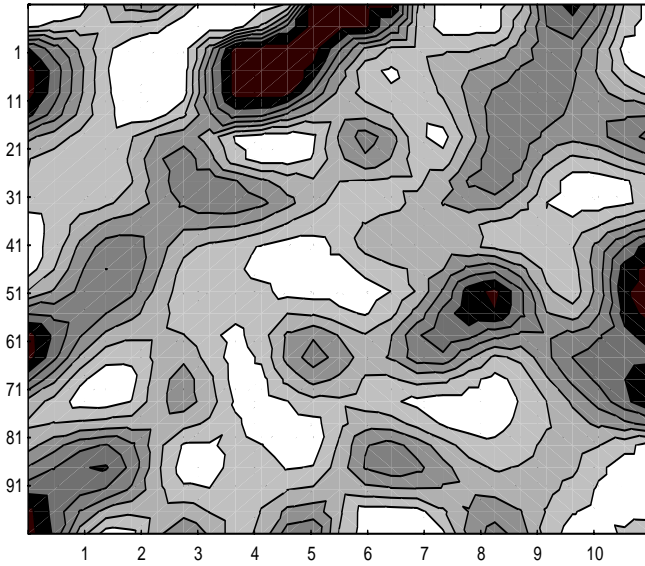
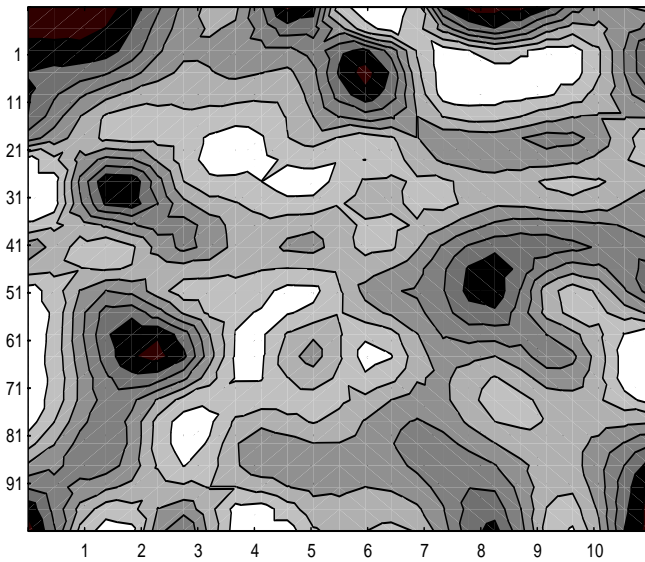


Рис. 6. Схемы поимок красной полевки на площадке 3

Тип 3

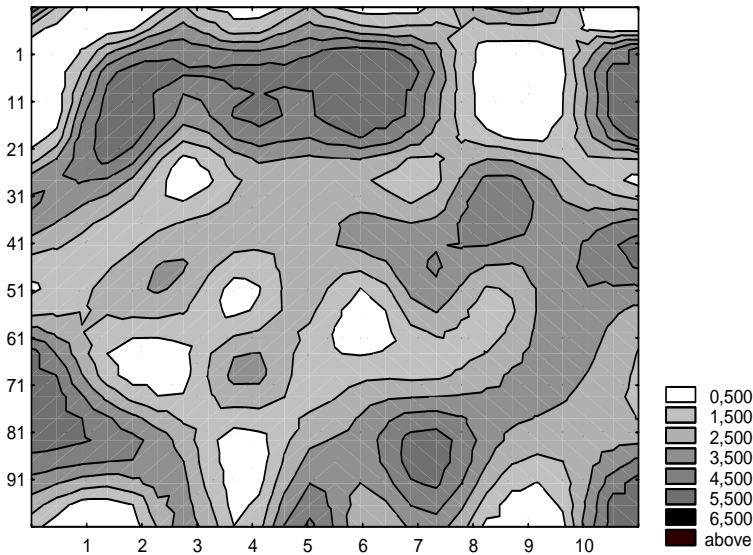


Тип 4



Продолжение рис. 6

Тип 5



Окончание рис. 6

Уровень значимости отличия этого показателя от единицы определяется по t -критерию (Грейг-Смит, 1967), где N — общее число ловушек:

$$t = \frac{\frac{\sigma^2}{m} - 1}{\sqrt{\frac{2}{N}}} . \quad (71)$$

Для более точной оценки характера распределения необходимо использовать известные в математической статистике распределения случайных величин. Зная параметры выбранного теоретического распределения случайных величин и сравнивая его с реальным распределением животных по территории, можно судить о типе пространственной структуры населения.

VII.4. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛОЩАДИ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ ГРЫЗУНОВ

Одной из проблем изучения пространственной структуры животных, ведущих оседлый образ жизни, является определение их индивидуальных участков. Очевидно, что индивидуальный участок нельзя определить

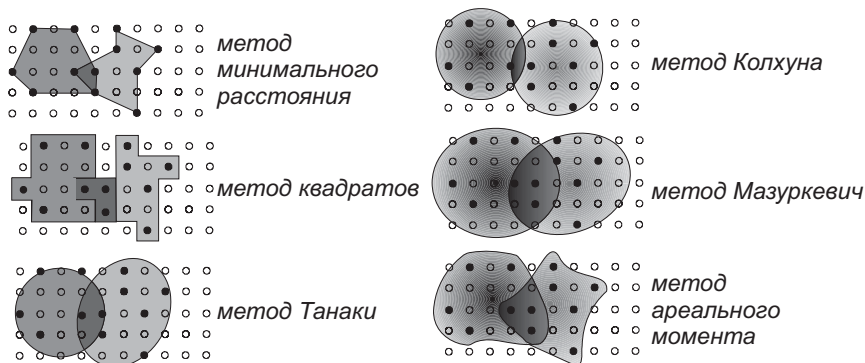


Рис. 7. Участки обитания, определённые разными методами при одних и тех же координатах отлова (Маклаков, 2004)

по одной поимке, поэтому методы безвозвратного изъятия (давилками, конусами и т. д.) для таких исследований не подходят. В настоящее время для этих целей широко используется метод мечения и повторного отлова, позволяющий отслеживать сразу большое количество мелких грызунов, не нанося им существенного вреда. Располагая материалами по попадаемости животных в различные ловушки, можно вычислить величину индивидуального участка. Существует несколько методов оценки величины индивидуального участка по данным отловов на площадке мечения (рис. 7).

1. Наиболее прост в реализации метод минимального расстояния, когда границы участка обитания проводятся по координатам всех крайних ловушек, в которые ловилось животное, с последующим вычислением его площади.
2. Исключающий пограничный метод (exclusive boundary strip method) (Stickel, 1954), или метод квадратов, когда каждой ловушке соответствует целый квадрат обитания с центром в точке отлова и сторонами, равными расстоянию между ловушками.

Оба эти метода допускают любую форму участка, но не отражают степени посещаемости животными той или иной точки территории.

3. Метод Танаки (Tanaka, 1972), основанный на обведении участка в виде эллипса, большой осью которого является наибольшее расстояние между крайними точками отлова, а малой — расстояние, равное наименьшей дистанции между перпендикулярами, проведёнными к большой оси от ловушек, расположенных в пределах участка, определённого методом минимального расстояния.
4. В 50-е гг. американским экологом Калхуном (Colhoun, Casby, 1958) был разработан первый статистический метод, предполагающий нор-

мальное распределение встречаемости особи вокруг некоторой точки наибольшей активности, вычисленной исходя из координат поимок, методом наименьших квадратов. В результате форма участка всегда предстаёт в виде круга.

5. М. Мазуркевич (Mazurkiewicz, 1969) усовершенствовала метод Калхуна, что позволило представлять участки распределения вероятностей в виде эллипсов, повёрнутых под соответствующими углами относительно координат площадки.

Вышеперечисленные методы определения площади участка учитывают разную степень посещения животными разных точек пространства, но предполагают заданную форму участка.

6. В настоящее время находит все большее применение метод ареального момента (areal moment method), предложенный американскими экологами Диксоном и Чэпмэном (Dixon, Chapman, 1980), который заключается в вычислении, исходя из координат поимок, для любой точки пробной площадки величины, обратно пропорциональной вероятности встречаемости особи. В результате этого индивидуальный участок предстаёт в виде пространства вероятностей:

$$M'_n = \frac{1}{P} \int_A r^n dA, \quad (72)$$

где P — число наблюдений, а r — расстояние между точкой j и бесконечно малыми по площади элементами ареала dA .

Ареальный момент по существу является обычным двумерным статистическим моментом, значение которого в каждой точке определяется как экспонента степени n суммарного расстояния от точки до элементов ареала. В общем виде значение ареального момента в точке j выглядит как

$$M'_n = \frac{1}{P} \sum_{x=1}^P r_{jx}^n, \quad (73)$$

где P — число наблюдений, а r — расстояние между точкой j и бесконечно малыми по площади элементами ареала dA .

На практике интегрирование заменяется простым суммированием:

$$\sqrt[n]{M'_{-1}} = \frac{1}{\frac{1}{P} \sum_{x=1}^P \frac{1}{r_{jx}}}, \quad (74)$$

где r_{jx} — расстояние между точкой j и точкой наблюдения (поимки) x .

Наименьшее из всех точек значение корня степени n из ареального момента в некоторой точке $\sqrt[n]{M'_n}$ даёт два важных показателя: указывает на средний центр активности и выражает дисперсию ареала особи. Например, если квадратный корень из наименьшего ареального момента второй степени $\sqrt{M'_2}$ даёт квадратичную дисперсию и указывает на средний арифметический центр активности, не всегда находящийся в пределах ареала, то более достоверное значение даёт корень минус первой степени $\sqrt[-1]{M'_{-1}}$, указывающий на средний гармонический центр активности. Поэтому, на практике метод ареального момента используется и называется как метод гармонической средней (harmonic mean method).

Основное достоинство данного метода:

- 1) то, что форма участка не задана заранее, а выявляется, исходя из результатов вычислений;
- 2) метод ареального момента позволяет выявлять не один, а несколько «центров активности»;
- 3) другим достоинством и одновременно недостатком метода является то, что границы участка определяются по произвольно выбранному критерию встречаемости, по которому каждая точка на пространстве площадки либо включается в участок обитания (если ареальный момент меньше некоторой величины), либо не включается (если ареальный момент больше). С одной стороны, это неопределённость, а с другой — она даёт возможность выбирать и оперировать с разными значениями критериями пограничности для каждого участка.

Пограничное значение ареального момента может быть разным в зависимости от задач исследователя. Например, для высокой численности (меньше), когда индивидуальные участки уплотняются, а для спадов (больше), когда они наоборот расширяются; разный критерий участка должен быть для самок (меньше) и для самцов (больше), так как у последних территориальность выражена в гораздо меньшей степени; в рамках одного участка: разный критерий для физического присутствия особи (меньше) и для её «информационного поля» (больше) и т. д.

7. Ещё более усовершенствованным статистическим методом определения используемой территории по точечным наблюдениям (замерам) является **метод ядра** (kernel method) (Worton, 1989). От метода гармонической средней он отличается тем, что если первый вычисляет интенсивность использования индивидуального участка в точке j как

$$HM(j) = \frac{1}{P} \sum_{x=1}^P r_{jx}^{-1}, \quad (75)$$

то метод ядра определяет плотность вероятности по функции распределения интенсивности использования участка как

$$f_h(j) = \frac{1}{Ph^2} \sum_{x=1}^P K \left[\frac{r_{jx}}{h} \right], \quad (76)$$

где K — функция-ядро, унимодальная двумерная симметричная функция плотности вероятности, h — параметр ограничения формы индивидуального участка, задаваемый исследователем. Конкретный вид функции-ядра K не важен, но обычно используется двумерная функция нормального распределения плотности:

$$K \left[\frac{r_{jx}}{h} \right] = \frac{1}{2\pi} \exp \left(-\frac{r'_{jx} r_{jx}}{2h^2} \right), \quad (77)$$

тогда как в методе гармонической средней $K(r_{jx}) = r_{jx}^{-1}$. Этот вариант называется **фиксированный метод ядра** (fixed kernel method), так как параметр h , ограничивающий форму индивидуального участка, фиксирован. Существует ещё и **адаптивный метод ядра** (adaptive kernel method), в котором параметр h меняется в обратной зависимости от концентрации точек наблюдения в районе вычисления или от «первичной» оценки плотности, определяемой опять же фиксированным методом ядра. При этом функция распределения плотности вероятности имеет вид:

$$f_h(j) = \frac{1}{P} \sum_{x=1}^P \frac{1}{h_i^2} K \left[\frac{r_{jx}}{h_i} \right]. \quad (78)$$

В современной литературе метод гармонической средней (harmonic mean method) наряду с методом ядра (kernel method) признан в качестве наиболее адекватно отражающего реальный характер использования территории отдельными животными (Stenseth, Ims, 1993).

Из вышеприведённого описания видно, что метод ядра более точный, но и более сложный, чем метод гармонической средней. В то же время в природных условиях оценку индивидуальных участков грызунов на площадке отлова в ловушки, расположенные квадратно-гнездовым методом, приходится делать по немногим точкам поимки каждого их них (до двух раз в сутки), что не позволяет достигать большой точности оценки. Кроме того, оценка индивидуальных участков сразу у множества особей на площадке (до 200 в пик численности) склоняет исследователя в пользу применения более простого метода гармонической средней, а не метода ядра, который в природных условиях больше подходит для оценки территории, используемой отдельными животными, за которыми ведётся прямое наблюдение.

ТАБЛИЦА 12

Размеры участков обитания инфицированных и неинфицированных рыжих полевков на площадке мечения (средние показатели за один тур облова в июле–сентябре 1989 г.)

Группы	инфицированные		неинфицированные		<i>t</i>
	всего	Размер участка	всего	размер участка	
Зрелые сеголетки (самки)	10	395,0 ± 74,70	9	450,0 ± 53,36	0,60
Незрелые сеголетки (самки и самцы)	26	396,1 ± 33,98	200	435,7 ± 10,25	1,12

В качестве примера можно привести расчет размера индивидуальных участков обитания инфицированных и неинфицированных полевков, который определяли в 1989 г. «исключаящим пограничным методом» (“exclusive boundary strip method”) (Михайлова, 1999). Вычисление производили отдельно за каждый тур облова площадки для оседлых зверьков, ловившихся не менее четырех раз в течение 5–6 дней. Для сравнения мы смогли использовать только данные по сеголеткам, так как большинство перезимовавших особей в этом году имели антитела к вирусу в течение всего весенне-летнего сезона. Статистическая обработка материала показала, что площадь участков, которые использовали инфицированные и неинфицированные полевки, существенно не отличалась ($p > 0,05$, табл. 12). Поведение и, в частности, подвижность зверьков, вероятно, не изменялась после заражения их хантавирусом.

VIII. АНАЛИЗ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Периодические флуктуации численности мелких млекопитающих отмечались экологами начиная с первой половины прошлого века. Впервые интерес к вопросам цикличности возник после появления работ, в которых проводился анализ материалов по заготовке пушнины компанией «Гудзонов залив». Затем в течение почти целого века норвежские биологи изучали популяции леммингов, но лишь после того, как появилась классическая статья Чарльза Элтона (1924), стало понятным, что периодические колебания типичны для северных экосистем. Нельзя переоценить важность

этих первых исследований. За последние 70 лет исследований, посвященных анализу динамики популяций и факторов, определяющих ее ход, накоплены данные об изменениях численности ряда видов мелких млекопитающих, обитающих в различных географических, климатических и биотопических условиях.

Периодические флуктуации в популяциях млекопитающих зачастую называют «циклами», что вполне приемлемо, поскольку в этот термин не вкладывается строгий математический смысл. Тем не менее, терминология очень важна. Периодически флуктуирующими считаются популяции, изменения в которых повторяются с некоторой регулярностью. Вряд ли мы можем предложить более строгое определение периодическим флуктуациям.

Выявление цикличности — не единственная задача популяционных исследований, основанных на учетах численности, не менее значительным кажется исследование факторов и механизмов, формирующих эту численность. Существуют и более «прозаические» задачи — сравнения многолетних рядов изменения численности и демографической структуры популяции. Методической основе решения этих задач и будет посвящен следующий раздел.

VIII.1. АНАЛИЗ ЦИКЛИЧНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Популяционные циклы могут быть выявлены по ряду демографических и морфологических показателей, связанных с фазой (изменения возрастной структуры, скорость полового созревания, репродуктивная активность и выживаемость). В качестве примера рассмотрим многолетние (19 лет наблюдений) изменения численности рыжей полевки на Удмуртском стационаре (Жигальский, Кшняев, 2000).

При рассмотрении динамики численности популяции рыжей полевки (рис. 8) возникает закономерный вопрос: наблюдаемые колебания носят случайный характер или в них скрыты некоторые закономерности?

Для решения этого вопроса использован спектральный анализ многолетнего ряда численности популяции рыжей полевки, который позволил выявить два пика спектральной плотности, соответствующие периодам — 1 год и близкий к 3 годам (рис. 9). Наличие двух явно выраженных гармонических составляющих свидетельствует о том, что изменения численности популяции представляют собой двухкомпонентные циклические колебания. Для оценки этих двух компонент изменчивости численности популяции использован дисперсионный анализ (модель со случайными факторами, градации первого фактора — 19 лет наблюдений, градации второго фактора — 4 месяца учетов). Максимальна по величине — 42,6 % ($F(18;54) = 7,64$; $p < 0,0001$) межгодовая (многолетняя) компонента дисперсии, внутригодовые (сезонные) колебания объясняют 31,7 %

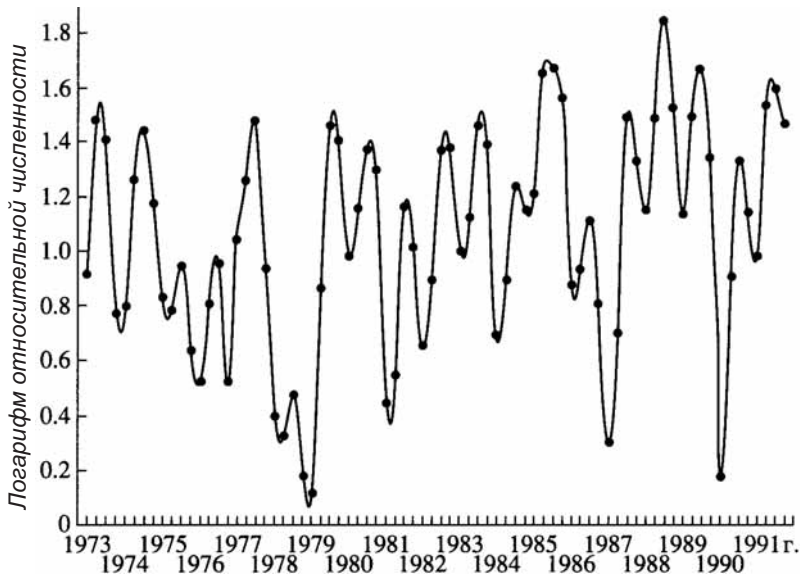


Рис. 8. Относительная численность рыжей полевки (1973–1991)

($F(3;54) = 7,64$; $p < 0,0001$) полной дисперсии, остаточная дисперсия (25,7 %) состоит из эффектов неучтенных в модели факторов. Так как обе компоненты статистически значимы, то наблюдаемые изменения численности популяции представляют собой сложный процесс, состоящий из суммы двух колебаний (многолетних и сезонных) и «случайной» компоненты. Внутригодовые изменения численности являются следствием сезонности размножения, типичного для популяций, обитающих в умеренном поясе. Вопрос о механизмах генерации многолетних колебаний требует дополнительных исследований.

Если существуют статистически значимые межгодовая и внутригодовая компоненты изменчивости численности и два пика спектральной плотности в динамике численности рыжей полевки, то должны существовать годы со сходными сезонными динамиками, чередование которых и формирует многолетний популяционный цикл.

Для выявления лет сходных сезонных динамик популяции использованы методы распознавания образов: 1) «без учителя» — компонентный анализ; 2) «с учителем» — дискриминантный анализ. Анализ был проведен по 16 демографическим характеристикам. В табл. 13 представлены результаты компонентного анализа: цифры в столбцах «нагрузки» являются коэффициентами корреляции между анализируемыми демографическими признаками и тремя главными компонентами (ГК); в последнем столбце приведены доли (%) дисперсии признаков, объясняемые трехкомпонентной моделью.

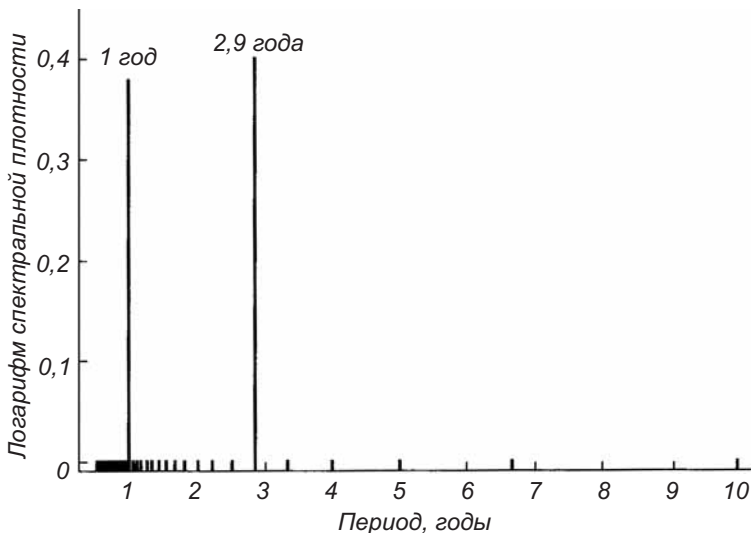


Рис. 9. Спектр временного ряда относительной численности рыжей полевки

Три первые ГК воспроизводят 73,2 % суммарной дисперсии признаков (табл. 13). Первая ГК «объясняет» 48,2 % суммарной дисперсии. Она положительно коррелирует с численностью во все сроки учетов, долей не участвующих в размножении самцов в июне и августе, Далее по тексту следует употреблять вместо неразмножающихся самцов выражение не участвующие в размножении самцы, отрицательно с долей размножающихся самок в июне–октябре и зимней выживаемостью, что, вероятнее всего, обусловлено наличием обратных связей между репродуктивной активностью, зимней выживаемостью популяции и ее плотностью. Вторая ГК (14,2 % дисперсии) связана с межгодовой изменчивостью возрастной структуры популяции в июне–августе и выживаемостью за зиму. Третья ГК (10,8 % суммарной дисперсии) связана с долей размножающихся самок в июне и численностями популяции в августе и октябре. В ее динамике присутствует линейный тренд.

На следующем этапе посредством пошагового дискриминантного анализа из всего многообразия лет наблюдений были выделены группы лет со сходной динамикой. Результаты расчетов представлены в табл. 14.

Статистически значимы оказались первые две канонические дискриминантные функции (КДФ). Так как значения 1 КДФ и 1 ГК скоррелированы ($r = 0,82$, $p < 0,001$), то и интерпретация этих канонических осей аналогична. Каждая из названных канонических переменных интегрально характеризует состояние популяции, оценивает эффекты внутривидовых

ТАБЛИЦА 13

Три первых собственных вектора корреляционной матрицы и объясняемые доли (%) дисперсии демографических признаков популяции

№	Демографический признак	Нагрузка признака на главную компоненту (df = 17)			Объясняемая доля дисперсии (%), df(3;15)
		1	2	3	
1	Численность в апреле	0,816*	-0,209	0,203	75,0*
2	Численность в июне	0,821*	-0,346	0,256	85,9*
3	% размножающихся самок в июне	-0,528*	0,300	0,677*	82,8*
4	% неразмножающихся самцов в июне	0,878*	-0,244	-0,171	86,0*
5	% 1–2-месячных животных в июне	0,332	-0,847*	0,084	83,5*
6	% 3–6-месячных животных в июне	0,621*	-0,470*	0,130	62,3*
7	Численность в августе	0,789*	-0,008	0,538*	91,2*
8	% размножающихся самок в августе	-0,744*	0,099	0,384	71,1*
9	% неразмножающихся самцов в августе	0,518*	0,046	-0,404	43,3*
10	% 1–2-месячных животных в августе	0,753*	0,343	-0,240	74,2*
11	% 3–6-месячных животных в августе	-0,700*	-0,556*	-0,061	80,3*
12	Численность в октябре	0,627*	0,067	0,591*	74,7*
13	% размножающихся самок в октябре	-0,534*	-0,419	0,207	50,4*
14	% 1–2-месячных животных в октябре	-0,857*	-0,153	0,077	76,4*
15	% 3–6-месячных животных в октябре	0,856*	0,191	-0,058	77,2*
16	Выживание за зиму	-0,421	-0,587*	-0,207	56,5*
Дисперсия, V_i		7,709	2,275	1,725	
V_i , %		48,2	14,2	10,8	73,2

* — $p < 0,05$.

ТАБЛИЦА 14

Результаты пошагового дискриминантного анализа.
Сравнение 3 фаз популяционного цикла рыжей полевки

КДФ	Соб. число	Канонич. R	Λ-Уилкса	χ^2	df	P
1	17,96	0,973	0,006	61,43	18	0,000001
2	7,82	0,942	0,113	26,12	8	0,001
Фаза	Годы	Фаза популяционного цикла*				
		«Депрессия»	«Рост»	«Пик»		
«Депрессия»	1975, 1978, 1981, 1984, 1986, 1990		F = 8,99 $p = 0,0025$	F = 15,78 $p = 0,0003$		
«Рост»	1973, 1976, 1979, 1982, 1987, 1988, 1991	59,33		F = 9,83 $p = 0,0019$		
«Пик»	1974, 1977, 1980, 1983, 1985, 1989	113,59	64,88			

* Под диагональные элементы — квадрат расстояния Махаланобиса между центроидами групп, наддиагональные — F-критерий (df 9;8) и p -уровень значимости.

плотностно-зависимых механизмов и тем самым идентифицирует фазы многолетнего популяционного цикла. Полученная классификация лет наблюдений (табл. 14) включила в себя три фазы цикла, характеризующихся специфическим набором значений демографических признаков. К фазе «депрессии» отнесены 6 лет наблюдений, к фазе «роста» — 7, к фазе «пика» — 6. Все фазы цикла статистически значимо различаются по состоянию популяции.

Далее можно оценить и сравнить демографические характеристики популяции в разные фазы популяционного цикла. Для этого вычислим средние значения популяционных характеристик и проверим статистическую гипотезу их различий (табл. 15).

Имея информацию о том, какой год относится к той или иной фазе численности, можно построить схему переходов одного типа динамики в другой. На рис. 10 приведена такая схема переходов. Достигнув «пика», популяция во всех случаях на следующий год переходит в фазу «депрессии». Из фазы «депрессии» она, как правило, переходит в фазу «роста». За весь период наблюдений популяция единственный раз из фазы «депрессии» (1984) сразу перешла в фазу «пика» (1985), но этот переход, очевидно, связан с зимним размножением, достаточно редко отмечаемом в этом регионе. Из фазы «роста» популяция, как правило, переходит в фазу «пика». В динамике численности рыжей полевки, обитающей на Удмуртском стационаре, выявлены циклы следующей продолжительности: 2 года (1 цикл), 3 года (3 цикла) и 4 года (1 цикл).

ТАБЛИЦА 15

 Демографическая характеристика фаз
 популяционного цикла рыжей полевки

Ме- сяц	Демографический признак	Среднее для фазы цикла ± 1 стандартная ошибка.			Значимо различаются (или значи- мые контра- сты) $p < 0,05$
		I «Депрессия»	III «Рост»	IV «Пик»	
Ап- рель	Численность	3,3 \pm 1,00	5,1 \pm 1,75	10,1 \pm 1,40	IV от всех
	% размножающихся самок	65,4 \pm 15,89	81,5 \pm 13,77	72,7 \pm 11,11	n. s.
	% 1–2-месячных животных	0,0 –	10,1 \pm 5,50	7,4 \pm 6,01	I от (III + IV)
	% 3–6-месячных животных	0,0 –	10,7 \pm 7,28	4,6 \pm 2,29	I от (III + IV)
Июнь	Численность (11,1 / 16,5)	5,0 \pm 1,08	16,2 \pm 5,02	22,1 \pm 4,95	I от всех
	% размножающихся самок	75,4 \pm 7,26	54,8 \pm 10,93	30,8 \pm 5,51	I–IV
	% неразмножаю- щихся самцов	9,1 \pm 3,90	42,3 \pm 8,59	68,7 \pm 3,81	все
	% 1–2-месячных животных	63,2 \pm 3,42	73,1 \pm 4,91	69,1 \pm 3,95	n. s.
	% 3–6-месячных животных	0,0 –	5,3 \pm 1,56	4,0 \pm 2,17	I от (III + IV),
Ав- густ	Численность (21,4 / 27,8)	11,9 \pm 2,59	31,0 \pm 7,03	32,5 \pm 4,08	I от всех
	% размножающихся самок	27,7 \pm 7,19	20,8 \pm 8,79	4,8 \pm 2,75	I–IV, IV от (I + III)
	% неразмножаю- щихся самцов	79,9 \pm 7,76	77,5 \pm 7,00	95,3 \pm 2,47	IV от (I + III)
	% 1–2-месячных животных	78,0 \pm 2,16	79,6 \pm 4,28	87,9 \pm 2,39	IV от (I + III)
	% 3–6-месячных животных	19,4 \pm 2,25	12,4 \pm 3,84	6,2 \pm 1,27	I–IV
Ок- тябрь	Численность (13,4 / 16,9)	7,4 \pm 2,10	19,1 \pm 4,25	19,9 \pm 3,77	I от всех
	% размножающихся самок	16,2 \pm 5,57	9,9 \pm 3,33	6,3 \pm 2,30	I–IV, $p < 0,1$
	% 1–2-месячных животных	87,2 \pm 2,65	60,1 \pm 13,19	23,0 \pm 6,55	I–IV, IV от (I + III)
	% 3–6-месячных животных	12,2 \pm 2,55	37,7 \pm 13,07	74,1 \pm 6,53	I–IV, IV от (I + III)
	Выживание за зи- му, %	45,2 \pm 8,75	54,1 \pm 9,82	14,7 \pm 2,37	I–IV, IV от (I + III)
	Число лет	6	7	6	

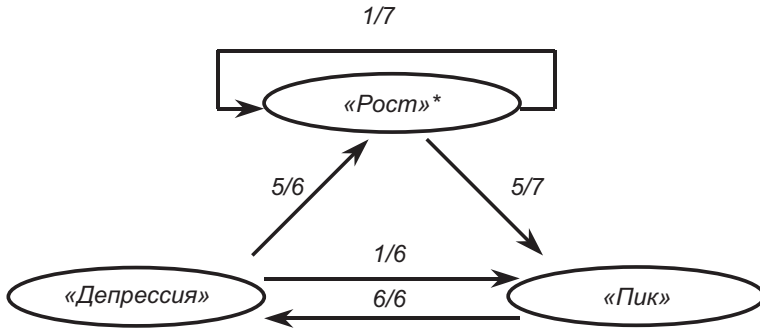


Рис. 10. Схема чередования сезонных фаз: стрелки показывают направление перехода, цифры над ними над чертой количество наблюдаемых переходов, под чертой — общее число лет данной фазы; * — последний год в ряду наблюдений

Анализ цикличности популяций проведен посредством стандартного пакета статистической обработки «STATISTICA» и при достаточной подготовке может быть выполнен любым исследователем.

IX. ОЦЕНКА ВКЛАДОВ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ

Существующие гипотезы о механизмах регулирования численности в популяциях мелких млекопитающих можно разделить на две группы. Первая группа — гипотезы, согласно которым процессы рождаемости и смертности, формирующие динамику численности, определяются внешними по отношению к популяции факторами: метеорологическими условиями, кормовой базой и обилием хищников. В основе гипотез второй группы лежат представления о территориальных взаимоотношениях животных, составляющих популяцию, при этом динамика ее демографических показателей определяется плотностью населения.

Сейчас не вызывает сомнения, что популяционные процессы определяются совместным действием эндо- и экзогенных факторов. Многофакторная теория обладает целым рядом преимуществ по сравнению с однофакторными концепциями, но и она не всегда может дать полное объяснение популяционной динамики. Вместе с тем одной из основных задач при

многофакторном подходе является задача оценки вкладов различных факторов в процессы формирования численности популяции. Нами была разработана оригинальная процедура оценки вкладов отдельных факторов.

Способ, используемый нами для оценки роли различных факторов в демографических процессах, представляет собой скрининговую процедуру, включающую ряд этапов. На первом этапе рассчитывали корреляционные связи между зависимой и каждой независимой (факторной) переменной. На втором этапе из множества корреляционных связей между зависимой и каждой независимой переменными отбирали статистически достоверные, а среди связей объясняющих переменных — коррелирующие между собой. Если значение коэффициента корреляции между двумя независимыми переменными было статистически достоверным, то одну из переменных исключали из рассмотрения, выполняя тем самым требование мультиколлинеарности во множественном регрессивном анализе. Так как природа многих связей, как правило, не известна, мы рассчитывали несколько показателей связи: коэффициент парной корреляции Пирсона, коэффициент ранговой корреляции Спирмена, корреляционное отношение, показатель криволинейности и достоверности перечисленных коэффициентов связи. Коэффициенты корреляции Пирсона, Спирмена и корреляционное отношение дают возможность оценить степень связи популяционных показателей и действующих на них факторов, а показатель криволинейности позволяет судить о линейности этих связей (Гласс, Стенли, 1976; Иберла, 1980; Ферстер, Ренц, 1983).

Рассмотрев корреляционные связи и сократив исходное признаковое пространство, мы получили возможность перейти к процедуре оценки влияния воздействующих на популяцию факторов, используя для этих целей аппарат множественной регрессии. Проведенный анализ линейности связей позволил ограничиться рассмотрением линейного соотношения между зависимой (y) и объясняющими (независимыми) переменными (x_1, x_2, \dots, x_m). Общее выражение уравнения множественной регрессии имеет следующий вид:

$$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + \dots + b_mx_m, \quad (79)$$

где b_i — оценки коэффициентов регрессии. Индекс при коэффициенте соответствует индексу объясняемой переменной. Так, b_1 показывает среднюю величину изменений y при изменении x_1 на единицу при условии, что другие переменные остаются без изменения, т. е. указывает соответствующие усредненные частные влияния переменных в предположении, что остальные объясняющие переменные сохраняются на постоянном уровне; b_0 выполняет в уравнении функцию выравнивания.

Множественная регрессия описывает одновременное действие всех объясняющих переменных, но, естественно, не учитывает влияние факторов, не включенных в рассмотрение. Итак, располагая эмпирическим цифровым материалом по нескольким факторам, для зависимой перемен-

ной целесообразно и теоретически обоснованно строить множественную регрессию, а не однофакторную.

Процедура построения уравнений множественной регрессии сложна, но достаточно хорошо математически обоснована и описана в специальной литературе, поэтому не имеет смысла подробно останавливаться на ней.

Полная дисперсия (S) зависимой переменной при регрессионном анализе разлагается на две составляющие: дисперсию, обусловленную действующими факторами, включенными в регрессию (S_r), и остаточную дисперсию (S_e). Остаточная дисперсия складывается из дисперсии, связанной с действием не привлеченных в анализ объясняющих переменных, и дисперсией, вызванной случайными ошибками наблюдений:

$$S^2 = S_r^2 + S_e^2; \quad (80)$$

$$\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2 = \sum_{i=1}^n (\hat{y}_i - \bar{y})^2 + \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2. \quad (81)$$

Частное от деления S_r на S называют коэффициентом детерминации и обозначают через R^2 :

$$R^2 = \frac{S_r}{S} = \frac{\sum_{i=1}^n (\hat{y}_i - \bar{y})^2}{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}. \quad (82)$$

Он выполняет две функции: отражает долю изменчивости, обусловленную регрессией в полной дисперсии зависимой переменной и является критерием качества регрессии. Если R^2 статистически значим, то рассчитанное уравнение регрессии отражает реальную связь между анализируемой характеристикой и множеством объясняющих переменных. Для определения значимости R^2 выполнено специальное преобразование (Иберла, 1980). В том случае, когда рассчитанное R^2 больше, чем R_r^2 , принимается ноль-гипотеза — коэффициент множественной детерминации статистически значимо отличается от нуля.

Следует отметить еще одно свойство коэффициента множественной детерминации — он равен сумме произведений нормированных коэффициентов регрессии (b'_i) и коэффициентов корреляции (r_{yi}) (Ферстер, Ренц, 1983):

$$R^2 = b'_1 r_{y1} + b'_2 r_{y2} + \dots + b'_m r_{ym}. \quad (83)$$

Слагаемые этой суммы — количественные оценки вкладов каждого фактора в формировании зависимой переменной. Если какое-либо слагае-

мое значительно по величине, то соответствующая переменная вносит большой вклад в определение регрессии и вбирает в себя значительную часть дисперсии анализируемой демографической характеристики.

Решать подобную задачу можно посредством статистического пакета «STATISTICA». Для этого необходимо войти в раздел «Множественная регрессия» (Multiple Regression), затем выбрать зависимые и независимые переменные (Independent, dependent factors), выбрать метод (Method), а в нем режим пошаговой регрессии (Forward stepwise) и приступить к вычислениям. На первой панели будут представлены все статистические характеристики регрессии, в том числе R^2 — множественной детерминации и его достоверность и значения нормированных коэффициентов регрессии — b'_i . Затем вычислив коэффициенты корреляции зависимой и всеми независимыми переменными — r_{yi} и перемножив $r_{yi} \times b'_i$, получим вклад каждого фактора в изменчивость исследуемой характеристики, или степень влияния каждого фактора на исследуемую нами популяционную характеристику.

Например, была проведена оценка вклада воздействующих на популяцию факторов для Удмуртского стационара. В процесс обработки было вовлечено более 50 популяционных характеристик и около 30 действующих факторов. Все воздействующие на популяцию факторы были подразделены на эндогенные (внутрипопуляционные) и экзогенные (внешние по отношению к популяции) факторы. К эндогенным факторам, воздействующим, например, на репродуктивную активность молодых полевков, относили численность и доли в популяции старшевозрастных самцов и самок, а также доли в популяции зверьков различного возраста, но в каждом конкретном случае число и структуру эндогенных воздействий определяли путем предварительного статистического анализа. При этом действие эндогенных факторов подразделялось на влияние предшествующих состояний популяции и ее состояния в настоящий момент времени. Экзогенные факторы включали в себя погодные, климатические (среднемесячные температуры воздуха, суммарное за месяц количество осадков, а для зимы — толщину снежного покрова) и кормовые условия (количество семян основных лесообразующих пород).

В табл. 16 приведены распределения эффектов воздействующих факторов и доля объясняемой влиянием этих факторов дисперсии. В апреле общая численность популяции объясняется действием привлеченных в рассмотрение факторов на 98,7 %. При этом на долю экзогенных факторов приходится 95,8 % всей объясняемой дисперсии, а это означает, что основное влияние на весеннюю численность популяции оказывают климатические факторы (56,9 %) и зимние кормовые условия (38,9 %). На долю эндогенных факторов приходится чуть меньше 3 % объясняемой дисперсии. В июле, августе и октябре ведущими факторами оказались численность и структура в настоящий момент времени (85–98 %). Иначе обстоит

ТАБЛИЦА 16

Влияние различных факторов на популяцию рыжей полевки
(Удмуртский стационар), %

Популяционная характеристика	Эндогенные факторы в период времени		Экзогенные факторы		Доля объясняемой дисперсии, %
	предшествующий	настоящий	климатические	кормовые	
1	2	3	4	5	6
Апрель					
Общая численность	2,9	0	56,9*	38,9*	98,7*
Численность перезимовавших	46,2*	0	42,1*	0,2	88,5*
Доля беременных перезимовавших самок	33,3*	29,3*	26,4*	3,4	92,4*
Выживаемость за зиму	31,4*	16,4	45,3*	6,4	99,5*
Июнь					
Общая численность	15,0	84,9*	0,0	0,8	99,9*
Доля размножающихся					
1–2-месячных самок	15,7	46,8*	0	0	62,5
3–6-месячных самок	0,02	93,5*	0,1	0	93,6*
Доля неполовозрелых					
1–2-месячных самцов	2,0	96,6*	0	0	98,6*
Август					
Общая численность	1,5	98,2*	0	0,8	99,7*
Доля размножающихся					
1–2-месячных самок	18,8	75,9*	2,6	0	97,3*
3–6-месячных самок	28,3*	34,8*	0,2	0	63,3
Доля неполовозрелых					
1–2-месячных самцов	20,6*	71,5*	0	0	92,1
Октябрь					
Общая численность	8,7	91,0*	0	0,8	99,7*
Доля размножающихся					
1–2-месячных самок	25,5*	42,2*	28,2*	0	95,9*
3–6-месячных самок	54,9*	43,2*	0	0	98,1*
Доля неполовозрелых					
1–2-месячных самцов	15,8	76,5*	0	0	92,3*

Примечание: В графах 2–5 — доля вклада каждой группы факторов в изменение популяционных характеристик от общей объясняемой дисперсии.

* Значения статистически достоверны ($q = 0,05$).

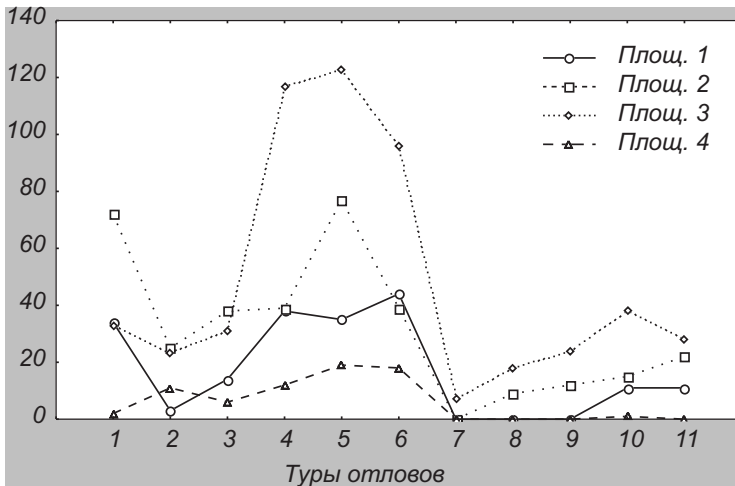
дело с численностью перезимовавших и выживаемостью за зиму, в этом случае почти половина всей объясняемой дисперсии приходится на эндогенные факторы и, главным образом, на структуру популяции осенью предыдущего года. Подробный анализ влияния различных факторов на демографические характеристики популяции приведен в работе (Zhigalsky, 1992).

Х. РАВНЕНИЯ МНОГОЛЕТНИХ РЯДОВ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ

Довольно часто в практике экологических исследований формулируется задача сравнения многолетних рядов изменения численности и демографической структуры популяций мелких млекопитающих, обитающих на различных территориях, или сравнение их сезонных динамик в различные годы. Провести сравнение по средним значениям, как правило, не представляется возможным, так как распределения численностей и значений других демографических характеристик не подчиняются закону нормального распределения. В подобных случаях можно пользоваться функцией χ^2 или другими непараметрическими критериями.

В качестве примера можно привести работу, выполненную нами в районе горного массива Ирмель (1979–1981) на четырех однокотарных площадках мечения, расположенных в трех высотных поясах. Расстояние между самыми удаленными площадками не превышало 1800 м. Для сбора материала использовали метод индивидуального мечения и повторного отлова животных. Живоловки размещали на расстоянии 10 м друг от друга; таким образом, на каждую площадку приходилось по 100 живоловок, которые проверялись два раза в сутки (утром и вечером). У животных определялись пол, возраст и репродуктивное состояние. Основная цель данного исследования заключалась в изучении особенностей сезонных изменений демографической структуры и пространственного распределения мелких млекопитающих, обитающих в гетерогенных качественно различающихся биотопах трех высотных поясов гор Южного Урала.

Достоверность различий оценивали с помощью свободного от распределения критерия Фридмана (Friedman ANOVA and Kendall Coefficient of Concordance). Различия считались достоверными на уровне значимости 5 % ($p = 0,05$).



Уровень достоверности различий
динамики численности на площадках

Площадки	1	2	3	4
1	*	0,011	0,007	0,03
2		*	—	0,002
3			*	0,0009
4				*

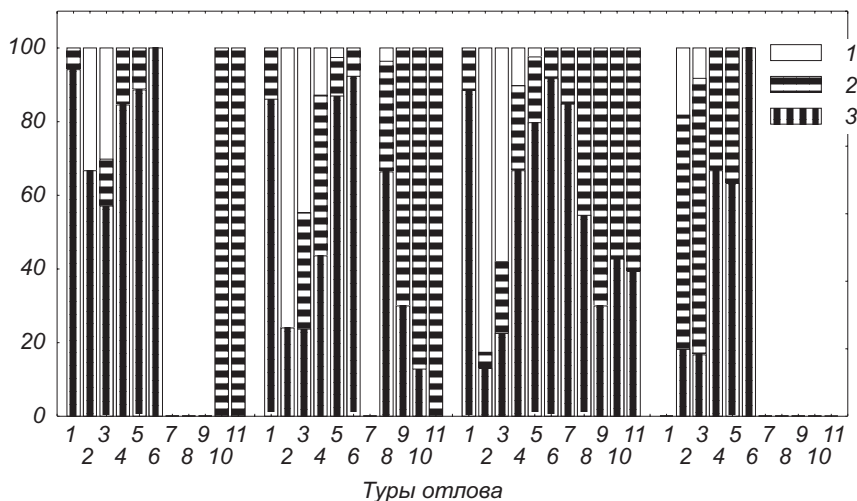
1 тур — 1979 г., 2, 3, 4, 5, 6 — 1980 г., 7, 8, 9, 10, 11 — 1981 г.

Рис. 11. Динамика численности красной полевки
на площадках мечения

Красная полевка отлавливалась на четырех площадках мечения и на каждой из них имела собственную динамику численности. В нашу задачу входило дать ответы на следующие вопросы: синхронны ли изменения численности на всех площадках и различается ли их динамика? На рис. 11 представлены результаты такого анализа. Значение коэффициента конкордации достаточно высоко, на этом основании мы считаем, что изменения численности на всех площадках синхронны, а высокое значение χ^2 позволяет нам утверждать, что изменения численности на каждой площадке отличаются от остальных.

Такую же процедуру можно использовать и при сравнительном исследовании демографической структуры населения красной полевки. Как видно на рис. 12, демографическая структура населения на каждой площадке отличается от всех остальных, а изменения ее во времени не синхронны.

Friedman ANOVA and Kendall Coeff. of Concordance
ANOVA Chi Sqr. (N = 33, df = 3) = 11,61411 p < ,00884



Площадка 1 Площадка 2 Площадка 3 Площадка 4

Coeff. of Concordance = ,11731 Aver. rank r = ,0897

- 1 — перезимовавшие,
- 2 — половозрелые прибылые,
- 3 — неполовозрелые прибылые.

* — 1 тур — 1979 г., 2, 3, 4, 5, 6 — 1980 г., 7, 8, 9, 10, 11 — 1981 г.

Уровень достоверности различий
динамики демографической структуры на площадках

Площадки	1	2	3	4
1	*	0,05	0,049	0,943
2		*	—	0,014
3			*	0,009

Рис. 12. Динамика демографической структуры популяции красной полевки

ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Б. Д.* Млекопитающие как компонент экосистем. М.: Наука, 1984. 285 с.
- Агафонов Г. М.* Опыт определения площади индивидуального участка у белок // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 143–144.
- Айрапетьянц А. Э.* Сони. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. 189 с.
- Альбов С. А., Карулин Б. Е., Хляп Л. А.* Использование убежищ рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus*) по данным радиоизотопного мечения // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 2. С. 241–247.
- Андрианова Л. Д.* Опыт использования искусственных гнездовых для изучения мышевидных грызунов // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 147–148.
- Андреевский И. В., Елисеев Л. Н.* Материалы по экологии тушканчиков в районе государственной полевосащитной лесной полосы Камышин—Сталинград // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1952. Т. 57. Вып. 6. С. 19–24.
- Андрушко А. П.* Деятельность грызунов на сухих пастбищах Средней Азии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1939.
- Аристова В. А.* Особенности использования территории красной полевкой в лесах южной части Кировской обл. // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1970. Вып. 9. С. 151–159.
- Баженов А. В.* Методы массового радионуклидного мечения // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 1. С. 158–159.
- Баженов А. В., Большаков В. Н., Садыков О. Ф.* Новый метод мечения мелких млекопитающих и его использование // Экология. 1984. № 2. С. 64–66.
- Барановский П. М.* Природный очаг туляремии луго-полевого типа в современных условиях ведения сельского хозяйства: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 28 с.
- Барановский П. М., Охотский Ю. В.* Использование территории, суточная активность и подвижность видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Microtus) в местах совместного поселения // Зоол. журн. 1988. Т. 67. № 7. С. 1090–1094.

- Бахтигозин И. А., Крючков М. И., Марьишев С. С. и др.* Особенности передвижения гребенщужковой и полуденной песчанок в Астраханской области // I Всесоюз. совещ. по млекопитающим: Тез. докл. М.: Изд-во МГУ, 1961. Т. 2. С. 78.
- Башенина Н. В.* Движение численности мелких грызунов в СССР за 1936–1943 гг. // Материалы по грызунам. Фауна и экология грызунов. М., 1947. Вып. 2.
- Башенина Н. В.* К вопросу об определении возраста обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) // Зоол. журн. 1953. Т. 32. № 4. С. 730–743.
- Башенина Н. В.* Материалы по динамике численности мелких грызунов лесной зоны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56. Вып. 2. С. 4–13.
- Башенина Н. В.* Об определении возраста обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) // Зоол. журн. 1953. Т. 32. Вып. 4. С. 730–743.
- Бекенов А., Есжанов Б.* Питание полуденной песчанки в Северных Кызылкумах // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по экологии и мед. значению песчанок — важнейших грызунов аридной зоны. М.: Всесоюз. териол. о-во, 1981. С. 125–127.
- Беляев В. В.* Приспособление для фиксации ондатры в период мечения // Рационализация охотничьего промысла. М.: Экономика, 1968. Вып. 14. С. 111–113.
- Берендяев С. А.* К методике учета численности сурков маршрутным способом // Сурки: Экология, эктопаразиты, природная очаговость чумы. Алма-Ата; Фрунзе, 1961. (Тр. Среднеаз. н.-и. противочум. ин-та; Вып. 7.)
- Берендяев С. А., Кулькова Н. А.* О внутривидовых отношениях серых сурков // Зоол. журн. 1965. Т. 44. № 1. С. 110–115.
- Берендяева Э. Л., Бибииков Д. И., Рапопорт Л. П. и др.* Опыт изучения внутрипопуляционных контактов у серого сурка методом радиоактивного мечения // Там же. 1966. Т. 45. № 3. С. 430–435.
- Бернштейн А. Д.* Методика зоологических исследований в лесных очагах геморрагической лихорадки с почечным синдромом на Европейской части России // Рэт-Инфо. 2006. № 2. С. 13–17.
- Бернштейн А. Д.* Некоторые особенности биологии черной крысы в Абхазии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 44. Вып. 1. С. 5–14.
- Бернштейн А. Д., Апекина Н. С., Копылова Л. Ф. и др.* Сравнительная эколого-эпизоотологическая характеристика лесных полевок (*Clethrionomys*) Среднего Предуралья // Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 9. С. 1397–1407.
- Бернштейн А. Д., Апекина Н. С., Коротков Ю. С. и др.* Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом: Экологические предпосылки активизации лесных очагов // Изменения климата и здоровье населения России в XXI веке. М., 2004. С. 105–113.
- Бернштейн А. Д., Апекина Н. С., Михайлова Т. В. и др.* Хантавирусная инфекция у рыжих полевок в природном очаге. Сообщение 1 // Мед. паразитол. 2001. № 3. С. 22–26; *Они же.* Хантавирусная инфекция у рыжих полевок в природном очаге. Сообщение 2 // Мед. паразитол. 2001. № 4 С. 55–58.

- Бернштейн А. Д., Денисенко А. И.* Некоторые аспекты территориального поведения копытного и сибирского леммингов острова Врангеля // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 3. С. 7–8.
- Бернштейн А. Д., Михайлова Т. В., Апекина Н. С. и др.* Оценка численности рыжей полевки по результатам абсолютного и относительного учета // Синантропия грызунов. М., 1994. С. 204–210.
- Бернштейн А. Д., Михайлова Т. В., Апекина Н. С.* Эффективность метода ловушко-линий для оценки численности и структуры популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Зоол. журн. 1995. Т. 74. № 7. С. 119–127.
- Бибииков Д. И.* Горные сурки Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1967. 198 с.
- Бибииков Д. И.* Маршрутный способ учета численности сурков // Тр. Среднеаз. н.-и. противочум. ин-та. 1956. Вып. 3.
- Бибииков Д. И.* Методика учета численности сурков и опыт ее применения // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 192–198.
- Бибииков Д. И.* Перемещения сурков // Миграции животных. М., 1982. С. 62–86.
- Бибииков Д. И.* Род *Marmota* Frisch, 1775: Сурки // Медицинская териология: Вопросы териологии. М.: Наука, 1979. С. 261–279.
- Бибииков Д. И.* Сурки // Вопросы териологии: Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 124–139.
- Бибииков Д. И.* Сурки. М.: Агропромиздат, 1989. 255 с.
- Бибииков Д. И., Берендяев С. А., Пейсахис Л. А. и др.* Природные очаги чумы сурков в СССР. М.: Медицина, 1973. 192 с.
- Бибииков Д. И., Дежкин А. В.* Возрождение степного сурка — байбака // Природа. 1987. № 11. С. 33.
- Бибииков Д. И., Червяков В. П., Червякова В. Д.* Наблюдения за передвижением серых сурков на Тянь-Шане по данным мечения // Сурки: Экология, эктопаразиты, природная очаговость чумы. Алма-Ата; Фрунзе, 1961. (Тр. Среднеаз. н.-и. противочум. ин-та; Вып. 7.)
- Бируля Н. Б.* Новый метод учета нор сусликов и мышевидных грызунов // На защиту соц. урожая. 1934. № 7.
- Бируля Н. Б.* Экологические закономерности распределения малого суслика (*Citellus rughnaeus* Pall.) в пространстве // Сб. НИИЗ МГУ. 1941. № 3.
- Богодяж О. М.* Использование методики регистрации меток окрашенной мочи для изучения экологии белки в зимний период // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 1. С. 168–169.
- Богодяж О. М.* Организация участка обитания обыкновенной белки // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 160–161.
- Богодяж О. М.* Особенности расселения молодняка белок на северо-западе СССР // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 296–297.

- Богодяж О. М.* Суточная активность обыкновенной белки // III съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1982. Т. 2. С. 199–200.
- Бокштейн Ф. М., Кучерук В. В., Тупилова Н. В.* Использование территории и взаимоотношения желтых сусликов (*Citellus fulvus* Licht., 1823) // Экология. 1989. № 5. С. 45–51.
- Большаков В. Н., Баженов А. В.* Радионуклидные методы мечения в популяционной экологии млекопитающих. М.: Наука, 1988. 156 с.
- Бородина М. Н.* Возрастная изменчивость некоторых морфологических признаков бобров мокшанской популяции // Труды Мордовского гос. заповедника. 1970. Вып. 5. С. 91–130.
- Бородина М. Н.* Справочные таблицы для определения возраста речных бобров // Труды Мордовского гос. заповедника. 1970. Вып. 5. С. 131–136.
- Бром И. П.* Географическое распространение тарбагана и его численность в юго-восточном Забайкалье. Иркутск, 1945.
- Бурделов А. С., Телегенов Т. Т., Агеев В. С. и др.* Новая модификация маршрутного метода учета численности гребенщукковой и полуденной песчанок в Волго-Уральских песках // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по экологии и мед. значению песчанок — важнейших грызунов аридной зоны. М.: Всесоюз. териол. о-во, 1981. С. 127–128.
- Бурделов А. С.* Песчанки // Вопросы териологии: Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 176–188.
- Бурделов А. С., Дусембиев Д., Кислицын В. С.* Учет численности краснохвостой песчанки на линейных маршрутах // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР: Материалы Всесоюз. совещ. М., 1977. С. 120–122.
- Бурделов С. А.* К методике учета численности малых песчанок ловушками «Геро» // Тез. X науч. конф. противочум. учреждений Сред. Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1979. Вып. 2. С. 8–11.
- Быковский В. А.* Биологические мотивы изменений в тактике и технике защиты сельскохозяйственных культур от экзоантропных грызунов (Сообщение о сусликах) // Синантропия грызунов. М., 1994. С. 224–231.
- Варшавский С. Н.* Современные методы учета численности сусликов и больших песчанок // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 47–67.
- Вартапетов Л. Г., Губенко И. Ю., Буйолов Ю. Л.* Численность и распределение бурундука на таежных междуречьях Западной Сибири // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 366–367.
- Вартапетов Л. Г., Равкин Е. В., Равкин Ю. С. и др.* Численность и распространение бурундука в южной тайге и подтаежных лесах Западной и Средней Сибири // VIII Всесоюз. конф. по природ. очаговости болезней животных и охране их численности. Киров, 1972. Т. 2. С. 22–23.

- Варшавский С. Н.* Возрастные типы поселений и история расселения малого суслика // Исследования географии природных ресурсов животного и растительного мира. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 59–70.
- Варшавский С. Н.* Некоторые особенности внутривидовых отношений у сусликов и их экологическое значение // Тез. докл. III экол. конф. Киев, 1954.
- Варшавский С. Н.* Определение возраста курганчиковой и домовый мышей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1950. Т. 55. Вып. 6. С. 21–34.
- Варшавский С. Н., Крылова К. Т.* Основные принципы определения возраста мышевидных грызунов. 1. Мыши // Фауна и экология грызунов. Вып. 3. С. 179–189. М.: Изд. МОИП, 1948.
- Варшавский С. Н., Шилов М. Н.* Некоторые результаты применения анализа погадок хищных птиц для изучения распространения и численности мелких млекопитающих в Северном Приаралье // II Всесоюз. орнитол. конф.: Тез. докл. М., 1952. Вып. 3.
- Васильев В. В.* Ондатра: Результаты акклиматизации в Кондо-Сосьвинском гос. заповеднике. М., 1947.
- Васильева Н. Ю., Суров А. В.* Пространственная структура поселений и поведения серого хомячка в Заалтайской Гоби (МНР) // Сигнализация и экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1984. С. 113–120.
- Веревкин М. В.* Сезонная и суточная активность полуденной песчанки // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 1. С. 176–177.
- Веревкин М. В., Миронов А. Д.* Динамика структуры популяции полуденной песчанки в Заунтузских Каракумах // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 138–139.
- Веревкин М. В., Миронов А. Д., Стрелков А. М.* Использование территории мохноногим тушканчиком в Заунтузских Каракумах // Тушканчики фауны СССР: Тез. Всесоюз. совещ. Ташкент: Фан, 1988. Вып. 2. С. 34–36.
- Вишняков С. В.* Материалы по экологии водяной крысы центральных областей РСФСР // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1957. Вып. 5. С. 77–109.
- Вишняков С. В.* Механические орудия лова водяных крыс // Зоол. журн. 1953. Т. 32. № 1. С. 150–152.
- Вишняков С. В., Дукельская М. Н., Иванова В. В.* Относительный учет численности грызунов в городских условиях // Зоол. журн. 1955. Т. 34. № 4.
- Водяная полевка. М.: Наука, 2001. 527 с.
- Воронин А. А., Минаев А. С.* Методика летнего учета бобров // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 578–579.
- Воронцов Н. Н.* Применение губчатых приманок с наполнителями для отлова мелких грызунов // Зоол. журн. 1963. Т. 42. № 2. С. 306–307.
- Гамбарян П. П., Дукельская Н. П.* Крыса. М.: Сов. наука, 1955. 250 с.
- Гарбузов В. К.* К экологии гигантского слепыша (*Spalax giganteus* Nehr.) в Казахстане // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 2. С. 31–36.

- Гасовский Г. Н.* К методике экологического исследования териофауны // Некоторые результаты изучения фауны млекопитающих Южно-Уссурийского края: Научные новости. Владивосток, 1930. № 2/3.
- Гашев Н. С.* Размножение, рост и развитие пашенных полевков в Ильменском заповеднике // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 1. С. 29–40.
- Гентнер В. Г.* Соня-полчок. М; Л.: Внешторгиздат, 1932. 36 с.
- Герасимов И. П.* Научно-технический прогресс, окружающая среда и современная географическая наука // Человек и среда обитания. Л.: Геогр. о-во СССР, 1974. С. 3–11.
- Гладкина Т. Е., Кожевников В. С.* Мечение обыкновенной полевки тетрациклином для изучения ее расселения в агроценозах // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 2. С. 304–305.
- Глас Д., Стенли Д.* Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс, 1976. 495 с.
- Голикова В. Л.* Особенности использования территории лесными мышевидными грызунами в Поволжье и других частях их ареалов // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов, 1968. С. 267–292.
- Голодушко Б. З.* Материалы по кольцеванию лесной соны в заповеднике «Беловежская Пуща» // Миграции животных. М., 1959. Вып. 1.
- Голодушко Б. З., Падутов Е. Е.* Материалы по экологии лесной соны в Беловежской Пуще // Фауна и экология позвоночных Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1961. С. 49–70.
- Горшков Ю. А., Пудовкин А. В.* Оценка численности и планирование промысла ондатры на Нижнекамском водохранилище // Всесоюз. совещ. по пробл. кадастра и учета животного мира. М., 1984. Ч. 2. С. 261–262.
- Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 234 с.
- Грибова З. А.* Численность мелких грызунов и ее изменения в Воронежской области с 1945 по 1950 г. // Тр. Всесоюз. ин-та охотничьего промысла. 1953. Вып. 13.
- Грибова З. А.* Численность мелких грызунов и ее изменения в основных ландшафтных зонах СССР // Тр. Всесоюз. ин-та охотничьего промысла. 1951. Вып. 11.
- Громов В. С., Чабовский А. В., Парамонов Д. В., Павлов А. П.* Сезонная динамика демографической и пространственной структуры поселений тамарисковой песчанки (*Meriones tamariscinus*) на юге Калмыкии // Зоол. журн. 1996. Т. 75. № 3. С. 413–428.
- Громов И. М., Ербаева М. А.* Зайцеобразные и грызуны. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. СПб.: ЗИН РАН, 1995. 521 с.
- Груздев В. В.* Зоны наибольшей вредности серых крыс в сельской местности // Биол. науки. 1959. № 2. С. 39–42.

- Груздев В. В.* Картирование численности мышевидных грызунов по сообщению корреспондентов // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 248–254.
- Грулих И.* Популяционный взрыв обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L.) в Восточной Словакии в 1971–1972 гг. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 6. С. 16–25.
- Давыдов Г. С.* Материалы по экологии некоторых грызунов полевой зоны юго-западного Таджикистана. Душанбе, 1957. (Тр. Ин-та зоологии и паразитологии им. Е. Н. Павловского.)
- Демидов В. В.* Подвижность и пространственная структура населения мышевидных грызунов (на примере подзоны смешанных лесов Камского Приуралья) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермский госуниверситет. 1991. 22 с.
- Демидов В. В.* Подвижность популяции рыжей полевки в оптимальных местообитаниях // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1900. Т. 2. С. 142–143.
- Демидов В. В., Заковыркина А. Б.* Разделение пространства двумя видами лесных грызунов // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 2. С. 79–80.
- Депарма Н. К.* К методике определения возраста кротов // Бюлл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол. 1954. Т. 59. Вып. 6. С. 11–25.
- Динесман Л. Г.* Изучение истории биогеоценозов по норам животных. М.: Наука, 1968. 100 с.
- Динесман Л. Г.* Опыт фонового прогноза численности мышевидных грызунов в южной половине европейской части СССР // Тр. Ин-та леса. М.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. 25.
- Добринский Н. Л., Кряжмский Ф. В., Малафеев Ю. М.* Динамика популяционной структуры и численности лесных полевок при различных кормовых и климатических условиях // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 145–147.
- Доброхотов Б. Д., Мецерыкова И. С.* Новый метод выявления эпизоотии туляремии // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 1969. № 12. С. 38–43.
- Дубровский Ю. А.* *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769 — серая крыса (пасук) // Медицинская териология: Вопросы териологии. М.: Наука, 1979. С. 222–236.
- Дубровский Ю. А.* Опыт учета плотности населения водяных крыс в степных ландшафтах Казахстана // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 214–218.
- Дубровский Ю. А.* Слепушонка иссыккульской котловины и влияние ее деятельности на растительность и почвы // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1965. Вып. 7. С. 121–143.

- Дукельская Н. М. Биология слепыша и испытание различных способов борьбы с ним // Тр. по защите растений. Сер. IV. 1932. Вып. 2. С. 34–45.
- Дукельская Н. М. Подбор пищевых продуктов для изготовления отравленных приманок для крыс // Тр. ЦНИИ. 1948. Т. 4. С. 145–150.
- Дукельская Н. М., Степанов В. И. Некоторые данные по биологии хомяка и способом борьбы с ним // Тр. по защите растений. Сер. IV. 1932. Вып. 2. С. 55–64.
- Дунаева Т. М., Кунерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала // Материалы к познанию флоры и фауны СССР. М., 1941. (Тр. МОИП. Отд. зоол.; Т. 19. Вып. 4.)
- Дунаева Т. Н. К изучению биологии размножения обыкновенной бурозубки (*Sorex ageneus* L.) // Бюлл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 6. С. 27–43.
- Дунаева Т. Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевков полуострова Ямал // Экология наземных позвоночных полуострова Ямал. М.; Л., 1948.
- Дунаева Т. Н., Емельянова О. С. О восприимчивости ондатры (*Ondatra zibethica* L.) к туляремийной инфекции // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 2. С. 241–247.
- Дунаева Т. Н., Емельянова О. С., Кучерук В. В. Изучение эпизоотии эризипелоида среди водяных крыс в природных условиях // Вопросы краевой общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М., 1953. Т. 8. С. 175–183.
- Дятлов А. И., Сорокина З. С., Казаков В. П. и др. О распространении гребенщиковак песчанок в Тереко-Сунженском междуречье // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., 1981. С. 67–69.
- Евдокимов Н. Г. Методика определения возраста обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1997. Т. 76. Вып. 9. С. 1094–1101.
- Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. Динамика популяций обыкновенной слепушонки Зауралья (по результатам мечения) // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 148–149.
- Европейская рыжая полевка // Виды фауны СССР и сопредельных стран. М.: Наука, 1981.
- Егоров О. В. Экология и промысел якутской белки. М., 1961. 268 с.
- Ельшин С. В. Методы оценки абсолютной плотности населения грызунов в тундре // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 1. С. 52–57.
- Емельянов И. Г., Золотухина С. И. О выделении возрастных групп у полевки общественной (*Microtus socialis* Pallas) // Докл. Ан УССР. Сер. Б. 1975. Т. 7. С. 661–663.
- Емельянова Л. Е. Принципы и основные этапы создания карты населения мелких млекопитающих СССР // Общая и региональная териогеография: Сб. науч. тр. М.: Наука, 1988. С. 310–339.

- Ердаков Л. И.* Выявление скрытых колебаний в динамике численности грызунов // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 1. С. 205.
- Ефимов С. В., Удовиков А. И., Шевченко Г. В.* Характер использования территории малыми сусликами в полупустыне Западного Казахстана по данным радиоактивного мечения // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 152–153.
- Жарков И. В.* Опыт использования самолета для учета бобровых поселений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 5. С. 30–35.
- Жарков И. В.* Современные способы учета бобров // Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 176–187.
- Животовский Л. А.* Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Ж. общ. биологии. 1980. Т. 41. № 6. С. 828–836.
- Жигальский О. А.* Анализ оценок численности населения полевков на площадках мечения // Экология. 1985. № 5. С. 50–54.
- Жигальский О. А.* Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. жур. 2002. Т. 81. № 9. С. 1078–1106.
- Жигальский О. А.* Зональные и биотопические особенности влияния эндо- и экзогенных факторов на население рыжей полевки (*Clethrionomus glareolus* Schreber, 1780) // Экология. 1994. № 3. С. 50–60.
- Жигальский О. А., Бернитейн А. Д.* Оценка факторов, определяющих динамику популяций рыжей полевки в северной лесостепи // Экология. 1989. № 1. С. 13–21.
- Жигальский О. А., Бернитейн А. Д.* Популяционные факторы регуляции размножения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) // Докл. АН СССР. 1986. Т. 291. № 1. С. 250–252. (Библиогр.: с. 252, 12 назв.)
- Жигальский О. А., Кинясев И. А.* Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала // Экология. 2000. № 5. С. 383–390.
- Жигарев И. А.* Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосковья. М.: Прометей, 2004. 232 с.
- Жигарев И. А.* Роль рекреации в изменении хронологических связей грызунов в биоценозах // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2.
- Жиряков В. А.* Факторы, обуславливающие изменение численности белки-телеутки в Северном Тянь-Шане // Биологические основы и опыт прогнозирования изменения численности охотничьих животных: Тез. докл. Киров, 1976.
- Зверев М. Д.* Биология сусликов Эверсманна и опыты по борьбе с ними отравленными приманками // Изв. Сиб. крайстазра. 1929. № 3 (6).
- Зверев М. Д.* Материалы по биологии и сельскохозяйственному значению в Сибири хорька и других мелких хищников из сем. Mustelidae // Тр. по защите растений Сибири. 1931. Т. 1. Вып. 8.
- Зверев М. Д.* Переселение сусликов // Охотник и пушник Сибири. 1928. № 5.

- Зоря А. В., Наглов В. А.* Динамика численности и размножение домовых мыши (*Mus musculus* L.) в скирдах Харьковской обл. // Экология мышей на юго-западе СССР. Киев, 1990. С. 19–26. (Препр. / Ин-т зоологии АН УССР. № 90.)
- Иберла К.* Факторный анализ. М.: Статистика, 1980. 398 с.
- Иваницкая Е. Г., Роговин К. А.* Пространственная организация популяций земляного зайчика в Западном Казахстане // Групповое поведение животных. М.: Наука, 1976. С. 145–148.
- Иванкина Е. В.* Динамика и численность структуры населения рыжей полевки в Подмоскowie: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 23 с.
- Иванкина Е. В.* Динамика численности и структура населения рыжей полевки Подмоскowie // Экология популяций: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Новосибирск, 1988. Ч. 2. С. 77–80.
- Иванкина Е. В.* Некоторые особенности численности лесных грызунов // III съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1982. Т. 1. С. 206–207.
- Иванова Т. М.* О методике учета лесной сони (*Dryomys nitedula* Pall.) // Зоол. журн. 1968. Т. 47. № 3. С. 455.
- Ивантер Э. В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975. 244 с.
- Ильенко А. И.* Взаимоотношения популяций позвоночных животных с биогеоценозом, загрязненным радиоактивными веществами // Радиоэкология позвоночных животных. М., 1978. С. 24–32.
- Ильенко Л. И., Зубнанинова Е. В.* Круглосуточные наблюдения за мечеными рыжими полевками и лесными мышами в Подмоскowie // Зоол. журн. 1963. Т. 42. № 4. С. 609–616.
- Инструкция по борьбе с песчанками полуденной, гребенщиковой, краснохвостой и Виноградова в природных очагах чумы. Саратов: Микроб, 1982. 24 с.
- Инструкция по учету численности грызунов для противочумных станций Советского Союза. Саратов: Минздрав СССР, 1978. 79 с.
- Иофф И. Г., Наумов Н. П., Фолитарек С. С. и др.* Высокогорный очаг чумы в Киргизии // Природная очаговость трансмиссивных болезней в Казахстане. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1951.
- Иркашиева-Хибашева Р. М.* Сезонная и суточная активность гигантских слепышей в Западном Казахстане // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 2. С. 227–228.
- Исаков Ю. А.* Метод балльных оценок численности мышевидных грызунов // Материалы по грызунам: Фауна и экология грызунов. М., 1947. С. 215–224.
- Исаков Ю. А.* Опыт изучения распространения вида внутри ареала // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1952. Т. 62. Вып. 6. С. 114–116.
- Исаков Ю. А., Формозов А. Н.* Предисловие // Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет. М.: Наука, 1963. С. 3–6.

- Итоги мечения млекопитающих: Вопросы териологии / Под ред. В. В. Кучерука. М.: Наука, 1980. 205 с.
- Казанцева Ю. М., Фенюк Б. К. К экологии мохноногого тушканчика // Учен. зап. Саратов. ун-та. Сер. биол. 1937. Т. 1. Вып. 4.
- Кайзер Г. Л. Экология длиннохвостого сурка (*Marmota caudata* Jack) // Вести, микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. 1940. Т. 18. Вып. 1/2.
- Калабухов Н. И. Итоги исследований по экологии вредных грызунов в СССР за 20 лет (1917–1937) // Зоол. журн. 1937. Т. 16. № 5. С. 950–971.
- Калабухов Н. И., Раевский В. В. Изучение передвижений сусликов в степных районах Северного Кавказа методом кольцевания // Вопросы экологии и биоценологии. Л., 1935. Т. 2.
- Калабухов Н. И., Раевский В. В. Методика изучения некоторых вопросов экологии мышевидных грызунов // Вести, микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. 1933. Т. 12. Вып. 1.
- Калинин А. А. Межвидовые отношения серых и черных крыс. М., 1995. 129 с.
- Капитонов В. И. О распространении и биологии лемминговой полевки в Хараулахских горах // Зоол. журн. 1959. Т. 38. № 11. С. 1729–1735.
- Капитонов В. И. Усовершенствование методики маршрутного учета численности байбака // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 580–581.
- Капитонов В. И. Численность черношапочного сурка в Хараулахских горах (Якутия) // Совещ. по вопр. организации и методам учета ресурсов фауны назем. позвоноч.: Тез. докл. М., 1961.
- Карасева Е. В. Изучение с помощью мечения особенностей использования территории обыкновенным хомяком в Алтайском крае // Зоол. журн. 1962. Т. 41. № 2. С. 275–285.
- Карасева Е. В. Материалы к познанию географического распространения и биологии некоторых видов мелких млекопитающих Северного и Центрального Казахстана // Биология, биогеография и систематика млекопитающих СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 194–219. (Тр. МОИП. Т. 10.)
- Карасева Е. В. Мечение наземных млекопитающих в СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 5. С. 31–42.
- Карасева Е. В. Млекопитающие г. Москвы // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990 а. Т. 2. С. 236–237.
- Карасева Е. В. Подвижность // Серая крыса: Систематика. Экология. М., 1990 б. С. 161–181.
- Карасева Е. В. Некоторые особенности биологии полевки-экономки, изученные методом мечения зверьков // Вопросы экологии: Материалы III экол. конф. Киев, 1957. Т. 2. С. 141–150.
- Карасева Е. В. Особенности стационального распределения обыкновенной полевки и значение различных стадий в ее жизни в центральных областях РСФСР // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1960. Вып. 6. С. 27–56.

- Карасева Е. В.* Экологические особенности млекопитающих — носителей лептоспир *Griffiths* и их роль в природных очагах // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1971. Вып. 10. С. 30–44.
- Карасева Е. В., Барановский П. М., Степанова Н. В. и др.* Особенности биотопического распределения обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полевков на территории г. Москвы // Зоол. журн. 1995. Т. 74. № 12. С. 106–115.
- Карасева Е. В., Герман А. Л., Коренберг Э. И.* Питание полевого луны и его роль в течение эпизоотии безжелтушного лептоспироза на популяцию полевки-экономки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1957. Т. 62. Вып. 1.
- Карасева Е. В., Ильенко А. И.* Некоторые особенности биологии полевки-экономки, изучаемые методом мечения зверьков // Материалы по грызунам: Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1957. Вып. 5. С. 171–185.
- Карасева Е. В., Козлов А. Н., Мелкова В. К. и др.* Места обитания // Серая крыса: Систематика: Экология: Регуляция численности. М.: Наука, 1990. С. 85–128.
- Карасева Е. В., Коквин И. М.* Зимние наблюдения за циркуляцией лептоспир *Rotona* среди полевых мышей Северной Осетии // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 1965. № 7. С. 89–93.
- Карасева Е. В., Коренберг Э. И., Меркова М. А.* Мелкие млекопитающие центральной Якутии и их значение в природных очагах некоторых болезней человека // Зоол. журн. 1960. Т. 39. № 11.
- Карасева Е. В., Куликов В. Ф., Мелкова В. К. и др.* Экологические формы млекопитающих крупного города на примере Москвы // Экологические исследования в Москве и Московской области: Животный мир. М.: Наука, 1995. С. 71–96.
- Карасева Е. В., Кучерук В. В.* Изучение подвижности обыкновенных полевков с помощью мечения зверьков // III экол. конф.: Тез. докл. Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1954. Ч. 3. С. 80–83.
- Карасева Е. В., Литвин В. Ю.* Новый метод изучения природной очаговости лептоспироза (Мечение животных радиоактивным фосфором) // Зоол. журн. 1968. Т. 47. № 3. С. 444–450.
- Карасева Е. В., Нарская Е. В., Бернштейн А. Д.* Полевка-экономка, обитающая в окрестностях озера Неро Ярославской обл. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1957. Т. 62. Вып. 3. С. 5–18.
- Карасева Е. В., Рьльников В. А., Беленький В. А. и др.* Некоторые черты экологии серых крыс средней полосы России в котловине озера Неро (Ярославская область) и их роль в природном очаге лептоспироза // Серая крыса. М.: Наука, 1986. Т. 2. С. 3–19.
- Карасева Е. В., Свешникова Н. П.* Дикие позвоночные животные — носители лептоспир в природе и характер эпизоотии в их популяциях // Лептоспирозы людей и животных. М.: Медицина, 1971. С. 163–207.

- Карасева Е. В., Соловьев В. И., Гавриловская И. Н. и др.* Медицинское значение // Серая крыса: Систематика: Экология: Регуляция численности. М.: Наука, 1990 б. С. 338–360.
- Карасева Е. В., Степанова Н. В., Телицына А. Ю. и др.* Экологические различия двух близких видов — обыкновенной и восточноевропейской полевки // Синантропия грызунов. М., 1994. С. 60–77.
- Карасева Е. В., Телицын Ю. М., Лапинов В. А. и др.* К изучению наземных позвоночных центрального Ямала // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76. Вып. 2. С. 22–32.
- Карасева Е. В., Тихонова Г. А., Богомолов П. Л.* Ареал полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в СССР и особенности обитания вида в его разных частях // Зоол. журн. 1992 б. Т. 77. № 6. С. 106–114.
- Карасева Е. В., Тихонова Г. А., Богомолов П. Л.* Популяционная структура ареала факультативного синантропа — полевой мыши в СССР // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М., 1992 а. С. 280–300.
- Карасева Е. В., Тихонова Г. А., Степанова Н. В.* Мелкие млекопитающие незастроенных участков города Москвы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 2. С. 32–44.
- Карасева Е. В., Тоцигин Ю. В.* Грызуны России. М., 1993. 166 с.
- Карасева Е. В., Чернуха Ю. Г., Телицын Ю. М. и др.* К изучению биологии обских леммингов и полевки-экономки и их роли в природных очагах лептоспироза на Ямале // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 6. С. 32–39.
- Карасева Е. В., Шляева А. М.* Строение нор обыкновенного хомяка в зависимости от его возраста и сезона года // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 6. С. 30–39.
- Карноухова Н. Г.* Определение возраста серых и черных крыс // Экология. 1971. Т. 2. С. 71–76.
- Карпухин И. П.* Биологические основы управления промыслом белки: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 32 с.
- Карпухин И. П.* Диагностика фаз численности белки при регулировании ее промысла // III съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1982. Т. 2. С. 222–223.
- Карулин Б. Е.* К методике применения изотопов для изучения подвижности и активности мелких млекопитающих // Зоол. журн. 1970. Т. 49. № 3. С. 444–449.
- Карулин Б. Е.* О влиянии подъема целины на сурков в Северном Казахстане // Тр. Среднеаз. н.-и. противочум. ин-та. 1961. Вып. 7. С. 329–332.
- Карулин Б. Е., Карасева Е. В.* Влияние распашки целины на характер распространения степного сурка в Северном Казахстане // Материале к конф. по вопр. зоогеографии суши: Тез. докл. Алма-Ата, 1961. С. 57–58.
- Карулин Б. Е., Литвин В. Ю., Никитина Н. А.* Изучение экологии и особенностей эпизоотологического процесса у мелких млекопитающих радиоизотопным методом // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 2. С. 20–31.

- Карулин Б. Е., Литвин В. Ю., Никитина Н. А. и др.* К методике радиоактивного мечения грызунов в скирдах, ометах и стогах при экологических и эпизоотологических исследованиях // Зоол. журн. 1974. Т. 53. № 9. С. 1401–1406.
- Карулин Б. Е., Литвин В. Ю., Хляп Л. А. и др.* Использование территории и активность сибирских и копытных леммингов по данным радиоактивного мечения // III съезд Всесоюз териол. о-ва: Тез. докл. М., 1982. Т. 1. С. 215.
- Карулин Б. Е., Никитина Н. А., Литвин В. Ю. и др.* Суточная активность и территория гребенщуктовой песчанки (*Meriones tamariscinus*) // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 8. С. 1195–1201.
- Карулин Б. Е., Шилов И. А., Никитина Н. А. и др.* Суточная активность и использование территории рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus*) зимой по наблюдениям за зверьками, мечеными радиоактивным кобальтом // Зоол. журн. 1973. Т. 52. № 5. С. 743–750.
- Касаткин М. В.* К экологии общественной полевки предгорий Дагестана // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 158–159.
- Кашкаров Д. П.* Основы экологии животных. М.; Л.: Медгиз, 1938. 601 с.
- Квашин С. А.* Поведение серых крыс (*Rattus norvegicus* Berk.) в естественных и искусственных условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 27 с.
- Квашин С. А.* Позы и выразительные движения // Серая крыса: Систематика. Экология. Регуляция численности. М.: Наука, 1990. С. 325–333.
- Квашин С. А., Карасева Е. В.* К изучению пространственно-этологической структуры поселений серых крыс и особенностей их поведения в открытых биотопах // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: Наука, 1985. С. 129–146.
- Квашин С. А., Карасева Е. В.* Пространственно-этологическая структура и особенности поведения серых крыс в естественных условиях // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 388–390.
- Квашин С. А., Назарова А. В., Сиротинина Е. В., Телицына А. Ю.* К изучению суточной вненоровой активности серых крыс в Узбекистане // Серая крыса. М.: Наука, 1986. Т. 1. С. 168–169.
- Кельбешев Б. К., Черкашин В. П.* Значение внешней среды в формировании локальных поселений белки обыкновенной // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 3. С. 95–96.
- Кирилс И. Д.* Методика и техника определения возраста и анализ возрастного состава популяции белки // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1937. Т. 46. Вып. 1. С. 36–42.
- Кирилс И. Д.* Миграции белки в СССР // Тр. ВНИИО. 1956. Вып. 16. С. 21–69.
- Киселева Н. К.* Особенности динамики численности грызунов в Ильменском заповеднике с 1982 по 1987 год // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. С. 119–120.
- Кисленко Г. С., Коротков Ю. С.* Количественная характеристика бурундука природных очагов арбовирусных инфекций средней Сибири // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 81–82.

- Кичатов Э. А.* О перемещении серых сурков // Материалы VII науч. конф. противочум. учреждений Сред. Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1971. С. 299–300.
- Клевезаль Г. А.* Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука, 1998. 285 с.
- Клевезаль Г. А., Мина М. В.* Выявление грызунов резидентов и эмигрантов посредством группового мечения тетрациклином // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 582–583.
- Клевезаль Г. А., Мина М. В.* Методика группового мечения с помощью тетрациклина и возможности ее использования в экологических исследованиях // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 6. С. 936–941.
- Ковалевский Ю. В., Карпенко Л. С., Катенина Н. Д.* К методике крупномасштабного картографирования размещения и численности мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1971. Вып. 10. С. 172–186.
- Ковальская Ю. М., Малыгин В. М.* Восточноевропейская полевка *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev в Сибири // Биол. науки. 1985. № 1. С. 49–51.
- Кожевников В. С.* Ловушки Тишлеева как метод изучения поведения обыкновенной полевки // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 3. С. 26–27.
- Кожевников В. С.* Пространственная структура поселений обыкновенной полевки в фазе подъема численности и депрессии // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 2. С. 311–312.
- Кожевников В. С.* Участки обитания и активность перемещений обыкновенной полевки в агроценозе // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 2. С. 88–89.
- Кожевников В. С., Миронов А. Д.* Поведение рыжей полевки за пределами участка обитания // III съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1982. С. 141–142.
- Козлов А. М.* Биология серой крысы в районах освоения целинных земель Северного Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1980. 18 с.
- Кондрашкин Г. А.* Основные черты экологии водяных крыс в дельте Волги // Тр. науч. конф., посвящ. 25-летию юбилею ин-та «Микроб». Саратов, 1948.
- Кондрашкин Г. А., Едыкина В. С.* Очерки экологии земляного зайчика дельты Волги // Грызуны и борьба с ними. Саратов, 1957. Вып. 5.
- Копеин К. И.* Материалы по биологии обского лемминга и большой узкочерпной полевки // Бюл. Урал. отд. МОИП. 1958. Вып. 1.
- Корзинкина Е. М.* Экология и динамика численности мышевидных грызунов южного Ямала. М.; Л.: Изд-во Главсевморпути, 1946. (Тр. Аркт. ин-та. Т. 194.)
- Королькова Г. А.* Мелкие млекопитающие северотаежных биогеоценозов // Основные типы биогеоценозов северной тайги. М.: Наука, 1977. С. 260–270.

- Корсаков Г. А.* Индивидуальное и групповое поведение ондатры // I Всесоюз. совещ. по экол. и эволюц. аспектам поведения животных: Реф. докл. М.: Наука, 1972. С. 178–180.
- Корсаков Г. К.* Ондатра // Вопросы териологии: Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 259–271.
- Корсакова И. Б.* Приемы определения возраста ондатры по эталонам зубов // Труды Киров. с.-х. ин-та. 1970. Т. 22. Вып. 52. С. 85–91.
- Корытин С. А.* Повадки диких зверей. М.: Агропромиздат, 1986. 319 с.
- Косолапова М. В., Шварц Е. А., Дубинина Н. В.* Обыкновенный хомяк в Москве // Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 32–33.
- Котляров О. Н.* Метод определения возрастных изменений жевательной поверхности моляров грызунов // Вестн. зоол. 1988. Вып. 2. С. 83–84.
- Кошкина Т. А.* Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. 1967 б. Т. 41. Вып. 56. С. 5–27.
- Кошкина Т. В.* Метод определения возраста рыжих полевков и опыт его применения // Зоол. журн. 1955. Т. 34. Вып. 3. С. 631–639.
- Кошкина Т. В.* Сравнительная экология рыжих полевков в северной тайге // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1957. Вып. 5. С. 3–65.
- Кошкина Т. В.* Экологическая дифференциация вида на примере красной полевки тайги Салаирского кряжа // Acta thenol. 1967 а. Vol. 12, fasc. 11. P. 135–163.
- Кошкина Т. В., Окулова Н. М., Аристова В. А.* Территориальные отношения у грызунов и их роль в регуляции плотности населения // Основные проблемы териологии. М.: Наука, 1972. С. 215–237.
- Кошкина Т. В., Халанский А. С.* Возрастная изменчивость черепа норвежского лемминга и анализ возрастного состава популяции этого вида // Бюлл. Моск. о-ва исп. природы, отд. биологии. 1961. Т. 66. Вып. 2. С. 3–14.
- Краснов Б. Р., Кайдун И. А.* Особенности экологии домовый мыши на крайнем северо-востоке СССР // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 1. С. 253–254.
- Кревер В. Г.* Роль дорог в территориальной изоляции группировок мышевидных грызунов // Тез. Всесоюз. совещ. «Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных». М., 1987. Ч. 1. С. 88–90.
- Крючков М. И., Марышев С. С., Ослопов М. Д. и др.* Миграционная активность и некоторые экологические особенности песчанок ильменной подзоны Астраханской области // Тр. Рост. гос. н.-и. противочум. ин-та. 1957. Т. 12. С. 94–109.
- Кудрявцев В. А., Вольферц А. А.* Новый способ ловли грызунов в противочумной практике // Вести микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. 1957. Т. 10. Вып. 2.

- Кудряшов В. С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Тр. Окского гос. заповедника. 1975. Вып. 11. С. 5–124.
- Кудряшов В. С., Минаев А. Н., Сухов В. П. и др. Сезонный характер использования речным бобром территории своего поселения // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 86–87.
- Кузнецов Г. В., Лозинов Г. Л., Попова И. Н. Изучение пространственной дифференциации лесных грызунов методом ловушко-линий на постоянном профиле // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 286–287.
- Кузякин А. П. Использование плуговых борозд для учета мелких млекопитающих // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 228–231.
- Кузякин А. П. К методике учета и вылова серых крыс в городских объектах // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Микроб, 1950. Вып. 3. С. 127–138.
- Куксов В. А. Популяционная экология и теоретические основы прогноза численности мелких грызунов Таймыра: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975.
- Кулик И. М. Материалы по экологии обыкновенного хомяка на Алтае // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 67. Вып. 4. С. 16–25.
- Кулик И. М. Подсемейство Gerbillinae Alston, 1876: Песчанки // Медицинская териология. М.: Наука, 1979 а.
- Кулик И. М. Род *Mus* Linnaeus 1758 — домовая мышь // Медицинская териология. М.: Наука, 1979 б. С. 203–204.
- Кулик И. М. Применение радиоактивных изотопов в экологических и биоценологических исследованиях наземных позвоночных // Зоол. журн. 1967. Т. 46. № 8. С. 1234–1245.
- Кулик И. М. Применение стойких красителей для изучения внутривидовых и межвидовых связей животных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 1. С. 110–116.
- Кулик И. М., Карасева Е. В., Литвин В. Ю. Новое в методике изучения индивидуальных участков у мелких млекопитающих // Зоол. журн. 1967. Т. 46. № 2. С. 264–270.
- Кулик И. М., Никитина Н. А. Фауна мелких млекопитающих лесной зоны Коми АССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 6. С. 3–16.
- Кулик И. М., Тушикова Н. В., Никитина Н. А. и др. Заметки по биологии и эпизоотологическому значению лесной мышовки // Исследования по фауне Советского Союза. М., 1968. С. 146–159. (Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 10.)
- Куликов А. Н., Мухин А. Г. Влияние погодных факторов на активность белки и бурундука западных склонов среднего Сихотэ-Алиня // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 403–404.
- Куликов А. Н., Мухин А. Г. Перемещение белки и бурундука на западных склонах среднего Сихотэ-Алиня // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 217–218.

- Куликов А. Н., Мухин А. Г.* Результаты мечения белки на среднем Сихотэ-Алине // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 2. С. 30–31.
- Кулькова Н. А., Михайлюта А. А., Попов В. К.* О наземной активности и подвижности серого сурка в высокогорье Тянь-Шаня // Материалы VI науч. конф. противочум. учреждений Сред. Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1969. Вып. 2. С. 19–21.
- Курьшиев С. В., Курьшиева Л. П.* Динамика эколого-генетических показателей в популяциях полевков р. *Clethrionomys* // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 170–171.
- Кучерук В. В.* Ареал // Серая крыса: Систематика: Экология: Регуляция численности. М.: Наука, 1990. С. 34–85.
- Кучерук В. В.* Ареал домашних мышей надвиды комплекса *Mus musculus s. lato* // Домовая мышь: Происхождение. Распределение. Систематика. Поведение. М.: Наука, 1994. С. 57–61.
- Кучерук В. В.* Грызуны — обитатели построек человека и населенных пунктов различных регионов СССР // Общая и региональная териогеография. М.: Наука, 1988. С. 165–237.
- Кучерук В. В.* История и современное состояние изученности распространения песчанок рода *Meriones* // Песчанки рода *Meriones* России и сопредельных территорий: Библиография и ареалогия. М., 1993. Т. 3. С. 101–136.
- Кучерук В. В.* Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 9–45.
- Кучерук В. В.* Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 159–184.
- Кучерук В. В.* Распространение черной крысы в СССР: Европейская часть и Кавказ // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 6. С. 19–28.
- Кучерук В. В.* Степной фаунистический комплекс млекопитающих и его место в фауне Палеарктики // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 45–87.
- Кучерук В. В., Бокштейн Ф. М.* Некоторые итоги и задачи изучения грызунов фауны СССР // Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 2. С. 1654–1667.
- Кучерук В. В., Карасева Е. В.* Синантропия грызунов // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М., 1992. С. 4–37.
- Кучерук В. В., Коренберг Э. И.* Количественный учет важнейших теплокровных носителей болезней // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина, 1964. С. 129–154.
- Кучерук В. В., Кулик И. Л.* Опыт анализа популяции водяной крысы по крабиологическим признакам // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 4. С. 45–52.

- Кучерук В. В., Никитина Н. Л.* Основные задачи и итоги мечения млекопитающих в СССР // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 3–9.
- Кучерук В. В., Рубина М. А.* Причины, определяющие видовой состав и численность грызунов в скирдах, ометах и стогах южных районов Московской обл. // Зоол. журн. 1953. Т. 32. № 3. С. 495–505.
- Кучерук В. В., Тушикова Н. В., Доброхотов Б. П. и др.* Группировки населения мелких млекопитающих и их территориальное размещение в восточной половине МНР // Современные проблемы зоогеографии. М.: Наука, 1980.
- Кучерук В. В., Тушикова Н. В., Евсеева В. С. и др.* Опыт критического анализа методики количественного учета грызунов и насекомоядных при помощи ловушко-линий // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 218–228.
- Лавренко Е. М.* Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран // Проблемы ботаники. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 530–548.
- Лавров Л. С. Бобр* // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 140–146.
- Лавров Л. С.* Количественный учет речного бобра методом выявления мощности поселения // Методы учета численности и географическое распределение наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 148–155.
- Лавров Н. П.* Ондатра. М.: Заготиздат, 1947. 108 с.
- Лаврова М. Я., Наумова Н. Н.* Некоторые особенности образа жизни мышей в лесных ползащитных полосах // Материалы по биогеографии СССР. 1955. Вып. 66. № 2. С. 150–166.
- Лаврин В. А.* Учет частоты групповых встреч как количественный метод оценки социальности у грызунов // Грызуны: Материалы VI Всеююз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 585–587.
- Лантнев М.* К методике количественного подсчета и учета грызунов // Тр. Туркм. с.-х. ин-та. 1935. Т. 1. Вып. 1.
- Ларин Б. А.* К методике изучения состава популяций по результатам промысла // Сб. науч.-технич. информ. ВНИИЖП. 1965. Вып. 12. С. 60–65.
- Ларин Б. А., Мохов Н. Г.* Сравнительная оценка способов определения возраста ондатры // Труды Кировского с.-х. ин-та. 1969. Т. 21. Вып. 46. С. 106–118.
- Ларина Н. И.* Заметки по экологии мелких Dipodidae Калмыцких степей // Учен. зап. Саратов. ун-та. Сер. биол. 1938. Т. 1 (14). Вып. 2.
- Ларина Н. И.* Методика полевых исследований экологии наземных позвоночных. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1968. 53 с.
- Ларина Н. И.* Учет численности и изучение экологии лесных мышевидных грызунов на стационарных площадках // Вопросы экологии. Киев, 1957. Т. 1.
- Лебедев Н. В., Дроздов Н. Н., Криволицкий Д. А.* Биоразнообразие и методы его оценки. М.: Изд-во МГУ, 1999. 94 с.

- Леви М. И., Судейкин В. А.* О методике учета численности серых крыс (*Rattus norvegicus*) в жилых и производственных помещениях г. Москвы // Зоол. журн. 1977. Т. 61. № 4. С. 1067–1070.
- Летов Г. С.* Распространение и экологическое значение сурков в Туве // Ресурсы фауны сурков в СССР: Материалы совещ. М.: Наука, 1967.
- Литин С. И., Хромичек С. И., Похряева А. Н. и др.* Восточноевропейская полевка — носитель туляремии в южных районах Восточной Сибири // Вопросы региональной гигиены, санитарии и эпидемиологии: Тез. докл. науч.-практ. конф. Якутск, 1987. С. 167–169.
- Литвин В. Ю., Карасева Е. В.* Опыт изучения суточной подвижности полевко-экономок методом изотопного мечения // Зоол. журн. 1968. Т. 47. № 11. С. 1701–1706.
- Литвин В. Ю.* Серые и горные полевки // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 221–247.
- Литвин В. Ю., Карулин Б. Е., Водоморин Н. А. и др.* Радиоизотопное моделирование эпизоотийных ситуаций и стохастическая модель эпизоотии туляремии в омете // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1980. Вып. 14. С. 63–85.
- Литвин В. Ю., Кулик И. Л.* Поиски красителей, выводящихся из организма с фекалиями, для мечения мышей и полевко-экономок // Зоол. журн. 1969. Т. 48. № 6. С. 920–941.
- Литвин В. Ю., Прошина Т. Ф.* Разработка методов и опыт изучения контактов полевко-экономок с зараженными точками территории в природном очаге легтоспирозов // Зоол. журн. 1971. Т. 50. № 4. С. 572–581.
- Литвинов Ю. Н., Швецов Ю. Г.* Методы изучения сообществ мелких наземных позвоночных животных. Новосибирск: НГУ, 2001. 52 с.
- Лихачев Г. Н.* Заселенность искусственных гнездовых орешниковой соней (*Muscardinus avellanarius* L.) // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967 в. С. 67–79.
- Лихачев Г. Н.* Изменение веса орешниковых соней в течение года // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967 б. С. 90–101.
- Лихачев Г. Н.* Распространение соней в европейской части СССР // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1972. Вып. 11. С. 71–110.
- Лихачев Г. Н.* Территориальное размещение орешниковых соней // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967 а. С. 79–90.
- Лобачев В. С.* Белка: Методы учета и запасы ее в Верхне-Вычегодском районе // Верхне-Вычегодская экспедиция. М., 1932. Вып. 1. С. 97–148.
- Лобачев В. С.* Опыт использования хищных птиц для изучения фауны мелких наземных позвоночных // Тез. докл. науч. конф. молодых ученых. М.: Изд-во МГУ, 1960.
- Лобачев В. С., Шенброт Г. И.* Сравнительный анализ различных методов учета численности тушканчиков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 2. С. 47–56.

- Лобачев В. С., Шенброт Г. И.* Тушканчики // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 145–153.
- Лобачев В. С., Шенброт Г. И.* Определение возраста и возрастная структура популяций тушканчиков // Бюлл. Моск. о-ва исп. природы, отд. биологии. 1977. Т. 82. Вып. 2. С. 18–23.
- Лобков В. А., Олейник Ю. Н.* Изменение численности крапчатого суслика в течение весенне-летнего периода жизнедеятельности // Крапчатый суслик в северо-западном Причерноморье. Киев, 1990.
- Лобков В. А.* Крапчатый суслик северо-западного Причерноморья (биология, функционирование популяций). Одесса: АстроПринт, 1999. 270 с.
- Лозан М. Н.* Определение возраста лесной и орешниковой сонь // Зоол. журн. 1961. Т. 40. Вып. 11. С. 1740–1743.
- Лукьянов О. Л., Садыков О. Ф., Бердюгин К. И.* К оценке явления избирательности отлова демографических групп лесных полевок // III съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1982. Т. 1. С. 243.
- Лукьянов О. А., Лукьянова Л. Е.* Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих // Зоол. жур. 2002. Т. 81. № 9. С. 1107–1134.
- Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А.* Характеристика обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки на техногенных территориях // Животные в условиях антропогенного ландшафта. 1992. iv С. 85–95.
- Максимов А. А.* К методике прогнозирования массовых размножений водяной крысы в Западной Сибири // Изв. СО АН СССР. 1958. № 6. С. 137–142.
- Максимов А. А.* Межвидовые связи и типы динамики численности ондатры и водяной крысы // Ондатра Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1966. С. 9–29.
- Максимов А. А.* Сельскохозяйственное преобразование ландшафта и экология вредных грызунов. М.; Л.: Наука, 1964. 238 с.
- Малыгин В. М.* Систематика обыкновенных полевок. М.: Наука, 1983. 206 с.
- Малышев Ю. С.* Некоторые аспекты популяционной экологии полевок рода *Clethrionomys* долины реки верхней Ангары // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 180–181.
- Малькова М. Г., Пальчих Н. А., Якименко В. В., Кузьмин И. В.* Пространственно-временная структура популяций грызунов в степной зоне Западной Сибири // Экология. 2004. № 1. С. 34–42.
- Мараков С. В.* Опыт зимнего отлова и кольцевания ондатры // Рационализация охотничьего промысла. М.: Экономика, 1967. Вып. 13. С. 79–85.
- Машкин В. И., Колесников В. В.* Определение возраста сурков (*Marmota*, *Sciuridae*) по рисунку стертости жевательной поверхности зубов // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 6. С. 124–131.
- Медзьховский Г. А., Маштаков В. И.* Сезонные изменения подвижности и контактов грызунов на северо-восточной окраине Волго-Уральских песков // Проблемы особо опасных инфекций. Саратов, 1974. Вып. 5 (39). С. 5–11.

- Межжерин С. В.* Исторический очерк систематики домовых мышей фауны России и прилежащих стран // Домовая мышь: Происхождение, распространение, систематика, поведение. М.: Наука, 1994. С. 13–14.
- Мейер М. Н.* О возрастной изменчивости суслика (*Citellus pygmaeus*) // Зоол. журн. 1957. Т. 36. Вып. 9. С. 1393–1402.
- Мекленбурцев Р. Н.* К биологии и сельскохозяйственному значению слепушонки в окрестностях Ташкента // Бюл. САГУ. 1937. Вып. 22. № 32.
- Мелкова В. К.* Особенности заселения домовыми мышами многоэтажных жилых домов // Домовая мышь. М., 1989. С. 143–163.
- Мелкова В. К.* Особенности обитания серых крыс в многоэтажных жилых домах // Материалы по экологии и методам ограничения численности серой крысы. М., 1987. С. 179–207.
- Мелкова В. К., Квашин С. А.* Особенности обитания домовых мышей в современных магазинах г. Москвы // Синантропия грызунов. М., 1994. С. 197–204.
- Мерзлякин И. Р.* Некоторые наблюдения за характером использования участка обитания серой крысы // Материалы по экологии и методам ограничения численности серой крысы. М., 1987. С. 113–122.
- Меркова М. А.* Некоторые данные по экологии рыжей полевки и желтогорлой мыши юга Московской обл. и Теллермановской рощи // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 1. С. 21–23.
- Методические указания по учету численности обыкновенной белки с лайкой. М., 1987.
- Методы изучений природных очагов болезней человека / Под ред. П. А. Петрищевой, Н. Г. Олсуфьева. М.: Медицина, 1964. 306 с.
- Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных / Под ред. А. Н. Формозова. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 341 с.
- Милотин Н. Г.* Размножение мышевидных грызунов в скирдах и ометах и его значение в эпизоотологии и эпидемиологии туляремии // Тр. II науч. конф. паразитологов УССР. Киев: Изд-во АН УССР, 1956.
- Мирзоев Ш. М.* Защита крупных животноводческих хозяйств и комплексов от синантропных грызунов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1984. 20 с.
- Миронов А. Д.* Использование убежищ желтым сусликом (*Citellus fulvus* Licht.) // Грызуны: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 2. С. 36–37.
- Миронов А. Д.* Некоторые особенности внутривидовых территориальных взаимоотношений у рыжей полевки // Вести ЛГУ. Биология. 1973. Т. 15. С. 150–153.
- Миронов А. Д.* Особенности использования территории рыжей полевкой // Животные — компоненты экосистем Севера. Сыктывкар, 1984. С. 131–140.
- Миронов А. Д.* Социальная структура населения рыжей полевки в период размножения // III съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1982. Т. 2. С. 141–142.

- Миронов А. Д., Веревкин М. В. Отлов, мечение и наблюдение тушканчиков-псаммофилов // Тушканчики фауны СССР: Тез. Всесоюз. совещ. Ташкент, 1988. Вып. 2.
- Миронов А. Д., Голубева О. М. Линька грызунов (способ компьютерного описания, накопления и сортировки данных) // VI съезд териол. о-ва. Тезисы докладов. Москва, 13–16 апреля 1999 г. М., 1999. С. 161.
- Михайленко А. Т., Кирильчук В. П. Мелкие млекопитающие — обитатели ометов в Молдове // Синантропия грызунов. М., 1994. С. 137–144.
- Михайленко А. Г. Пространственное распределение серых крыс на свиноферме // III съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1982. Т. 1. С. 250–251.
- Михайлова Т. В. Динамика популяций рыжей полевки и ее связь с эпизоотическим процессом в очаге геморрагической лихорадки с почечным синдромом: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 181 с.
- Михеева К. В. Природное районирование и особенности пространственной структуры белки // III съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1982. Т. 1. С. 237–238.
- Михель М. Я. Ондатра на Кольском полуострове и в Карелии // Ондатра на Советском Севере. Л.; М., 1940. (Тр. НИИ поляр. земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва. Сер. Промысловое хоз-во. Вып. 12.)
- Млекопитающие Евразии. 1. Rodentia. Систематико-географический справочник / Под ред. О. Л. Россолимо. М.: Изд-во МГУ, 1995. 239 с.
- Млекопитающие Казахстана / Под ред. А. А. Слудского. Алма-Ата: Наука, 1977. Т. 1. Ч. 2. 514 с.
- Млекопитающие Казахстана / Под ред. А. А. Слудского. Алма-Ата: Наука, 1978. Т. 1. Ч. 3. 488 с.
- Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Коми. книж. изд-во, 2004. 463 с.
- Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1 / Сост. И. М. Громов, А. А. Гурьев, Г. П. Новиков и др.; Под общ. рук. И. И. Соколова. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 638 с.
- Насимович А. А. Экология лесной куницы // Тр. Лапланд. заповедника. 1948. Вып. 3.
- Насимович А. А., Новиков Г. А., Семенов-Тянь-Шанский О. И. Норвежский лемминг // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1951. Вып. 4. С. 203–262.
- Наумов Н. П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М., 1955. Т. 9. С. 179–202.
- Наумов Н. П. Мечение млекопитающих и изучение их внутривидовых связей // Зоол. журн. 1956. Т. 35. № 1. С. 3–15.
- Наумов Н. П. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1951. Вып. 4.

- Наумов Н. П.* Определение возраста малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) // Защита растений. 1936. Вып. 11. С. 131–134.
- Наумов Н. П.* Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948.
- Наумов Н. П.* Периодичность в колебаниях численности обыкновенной белки // Экология белки. М.; Л., 1934. С. 25–52.
- Наумов Н. П.* Типы поселений грызунов и их экологическое значение // Зоол. журн. 1954. Т. 33. № 2. С. 268–289.
- Некипелов Н. В.* Влияние хозяйственной деятельности на популяции грызунов Сибири и Дальнего Востока // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 431–432.
- Некипелов Н. В.* Сведения о биологии даурского цокора (*Myospalax dybowskii* Tschersky) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1946. Т. 51. Вып. 4/5. С. 71–77.
- Некрасов Е. С.* Плотность поселения и размеры индивидуальных участков большого суслика на Среднем Урале // III съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1982. Т. 1. С. 257.
- Некрасов П. А.* Биологические особенности водяной крысы (*Arvicola amjtfiibus*) в условиях среднего течения Дона и разработка приемов ее уничтожения // Тр. Рост. гос. противочум. ин-та. 1939. Т. 1.
- Некрасова Л. И.* О туляремии в Заполярье // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 1974. № 12. С. 17–19.
- Неронов В. М.* О методах построения карт по данным заготовок пушнины // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 3. С. 7–21.
- Неронов В. М., Луцкекина А. А.* Об учетах тушканчиков в МНР и путях их совершенствования // Тушканчики фауны СССР: Тез. Всесоюз. совещ. Ташкент: Фан, 1988.
- Никитин В. П.* К биологии домового крысы // Природа. 1950. № 3. С. 70–71.
- Никитина Н. А.* Абсолютный учет грызунов с помощью мечения и сравнение его результатов с данными относительного учета // Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны наземных позвоночных. М., 1961 а. С. 75–76.
- Никитина Н. А.* К понятию «индивидуальный участок» у мелких млекопитающих // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 7. С. 1055–1058.
- Никитина Н. А.* Результаты мечения мелких млекопитающих в Коми АССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961 б. Т. 66. Вып. 2. С. 15–25.
- Никитина Н. А.* Род *Citellus* — настоящие суслики // Вопросы териологии: Медицинская териология: Грызуны, хищные, рукокрылые. М.: Наука, 1989.
- Никитина Н. А.* Рыжие полевки // Вопросы териологии: Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980 а. С. 189–219.
- Никитина Н. А.* Способы мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980 б.

- Никитина Н. А., Карулин Б. Е., Зенькович Н. С.* Суточная активность обыкновенной полевки и ее территория / Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 5. С. 55–64.
- Никитина Н. А., Карулин Б. Е., Литвин В. Ю. и др.* Суточная активность и использование территории домовыми мышами *Mus musculus* // Зоол. журн. 1976. Т. 55. № 6. С. 912–920.
- Никитина Н. А., Кулик И. Л.* Изменения численности и распределения мелких млекопитающих в северной части Волго-Ахтубинской поймы в связи со строительством ГЭС // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 67. Вып. 1. С. 15–22.
- Никитина Н. А., Шлугер И. С., Рубина М. А.* Подвижность полевых мышей в связи с их значением в прокормлении клещей в предгорьях Алтая // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 1960. № 1.
- Никифоров Л. П.* Опыт абсолютного учета численности мелких млекопитающих в лесу // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 237–244.
- Никифоров Л. П.* Опыт биосъемки населения млекопитающих Тоболо-Ишимской лесостепи // География населения наземных животных. М., 1959. С. 8–22.
- Никифоров Л. П.* Опыт определения возраста ондатры в полевых условиях // Организация охотничьего промысла. М.: Центросоюз, 1958. Вып. 7. С. 137–141.
- Никул В. С.* Современное состояние численности крыс (*Rattus norvegicus*) в Молдавии // Фауна, экология и физиология животных. Кишинев, 1978. С. 35–40.
- Новиков Г. А.* К методике количественного учета ондатры // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 156–165.
- Новиков Г. А.* Отечественная териология в начале 70-х годов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 1. С. 76–89.
- Новиков Г. А.* Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. Л.: Сов. наука, 1949. 602 с. (2-е изд. — 1953.)
- Новиков Е. А.* Динамика численности и пространственное распределение красной полевки в Прителецкой тайге // Экология. 1994. № 5. С. 40–46.
- Новокрещенова Н. С., Аветисян Г. Л., Юдин Е. В. и др.* Активность блох обыкновенной полевки, установленная путем их мечения радиоактивными изотопами // Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 1968. С. 92–95.
- Нургельдыев О. Н.* Экология млекопитающих равнинной Туркмении. Ашхабад: Блым, 1969. 260 с.
- Оболенский С. И.* Учет грызунов в СССР // Защита растений. Сер. 4. 1931. Вып. 1.
- Оболенский С. И.* Материалы по изучению млекопитающих Центрального Казахстана: Жилище горных полевок Стрельцова // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1947. Т. 52. Вып. 1. С. 45–47.

- Обухов П. А.* Песчанки юго-западной Тувы // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР: Материалы Всесоюз. совещ. М., 1977. С. 155–157.
- Общая инструкция по службе учета и прогноза численности грызунов для противочумных учреждений. Саратов: Микроб, 1951. 91 с.
- Окулова Н. М.* Изучение взаимосвязи между показателями относительного и абсолютного обилия мелких лесных грызунов // Тр. II Всесоюз. совещ. по млекопитающим. М.: Изд-во МГУ, 1975. С. 154–156.
- Окулова Н. М.* Ландшафтные особенности фауны позвоночных животных на северной окраине Волго-Уральских песков // Зоол. журн. 1963. Т. 42. № 6. С. 852–892.
- Окулова Н. М.* Мелкие млекопитающие строений человека в заповедниках Дальнего Востока // Синантропия грызунов. М., 1994. С. 130–137.
- Окулова Н. М.* Размножение и смертность в популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) и основные факторы, воздействующие на эти процессы // Зоол. журн. 1975. Т. 54. № 11. С. 1703–1714.
- Окулова Н. М., Антонец Н. В.* Сравнительная характеристика экологии мышей рода *Arodemus* (Rodentia, Muridae) Днепровско-Орельского заповедника // Поволжский экологический журнал. Саратов, 2002. Вып. 2. С. 108–128.
- Окулова Н. М., Аристова В. А., Кошкина Т. В.* Влияние плотности популяции на размер индивидуальных участков у мелких грызунов в тайге Западной Сибири // Зоол. журн. 1971. Т. 50. № 6. С. 908–915.
- Окулова Н. М., Беляев В. Г., Солдатов Г. М.* К изучению популяционных циклов красно-серой полевки в Сибири и на Дальнем Востоке // III съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл., М., 1982. Т. 2.
- Окулова Н. М., Катаев Г. Д.* Многолетняя динамика численности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus* Pall., Microtinae, Rodentia) в разных частях ареала // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 9. С. 1045–1111.
- Окулова Н. М., Кошкина Т. В.* Мелкие млекопитающие ландшафта черневой тайги (Салаирский кряж) // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967. С. 243–252.
- Окулова Н. М., Мясников Ю. А.* Род *Clethrionomys Tilesius* 1850 — рыжие, или лесные, полевки // Медицинская териология. М.: Наука, 1979. С. 158–165.
- Окулова Н. М., Тупикова Н. В.* О сопоставлении показателей абсолютной и относительной численности мелких грызунов // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 1. С. 88–94.
- Окуневский Я. Л.* Практическое руководство по дезинфекции. Т. 4. Дезинфекция, дератизация. М.; Л.: Биомедгиз, 1936. 755 с.
- Олсуфьев Н. Г., Дунаева Т. Н.* Природная очаговость: Эпидемиология и профилактика туляремии. М.: Медицина, 1970. 270 с.
- Ондатра: Морфология, систематика, экология / Под ред. В. Е. Соколова и Н. П. Лаврова. М.: Наука, 1993. 542 с.

- Онуфрена М. В., Онуфрена А. С., Сухов В. П.* Изучение экологии белки с помощью радиотелеметрии // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 590–591.
- Организация и методика зоологической работы в противочумных учреждениях Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Алма-Ата, 1959.
- Организация и методы учета птиц и вредных грызунов / Под ред. А. Н. Формозова и Ю. А. Исакова. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 253 с.
- Орленев Д. П.* Механизмы восстановления популяционных структур монгольской песчанки после истребления // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. Алма-Ата, 1981. С. 310–314.
- Орленев Д. П.* Пространственно-этологическая структура популяции монгольской песчанки в норме и при искусственном изменении численности: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 180 с.
- Орлов Е. И., Лозингер Г. К.* К методике количественного учета лесных *Micro-mammalia* // Учен. зап. Саратов. гос. ун-та. Сер. биол. 1937. Т. 1. Вып. 14.
- Орлов Е. И., Лысенко С. Е., Лозингер Г. К.* К методике изучения численности и размещения лесных *Micro-mammalia* на изолированных площадках // Вопросы экологии и биоценологии Л., 1939. № 5/6.
- Осмоловская В. И.* Экология хищных птиц полуострова Ямал // Экология наземных позвоночных полуострова Ямала. Л., 1948. (Тр. Ин-та географии АН СССР. Вып. 41.)
- Остаев С. Н.* Распространение, места обитания серых крыс и экономический ущерб, наносимый ими в Кировской обл. // Тр. Киров. с.-х. ин-та. 1967. Т. 20. Вып. 39. С. 73–78.
- Охотина М. В., Костенко В. А.* Полиэтиленовая пленка — перспективный материал для изготовления ловчих заборчиков // Фауна и экология позвоночных животных Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1974.
- Охотский Ю. В.* К экологии обыкновенной полевки в стогах и ометах (по результатам изотопного мечения) // Тез. докл. II Всесоюз. конф. молодых ученых по вопр. сравн морфологии и экологии животных. М.: Наука, 1975. С. 173–174.
- Охотский Ю. В., Литвин В. Ю., Карулин Б. Е. и др.* Изучение мелких млекопитающих в стогах и ометах // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. М., 1977. С. 192–194.
- Очиров Ю. Д., Бондарчук А. С.* Грызуны населенных пунктов Витимо-Олекминской горной страны // Изв. Иркут. н.-и. противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока. 1963. Т. 25. С. 243–247.
- Павлинов И. Я., Крускоп С. В., Варшавский А. А., Борисенко А. В.* Наземные звери России: Справочник-определитель. М.: Изд-во КМК, 2002. 298 с.
- Павлинов Н. Я., Россолимо О. Л.* Систематика млекопитающих СССР. М.: Изд-во МГУ, 1987. 284 с.

- Павлов А. Н., Макроусов Н. Я., Терещенко Б. В. и др. Основные закономерности динамики численности полуденных и гребенчиковых песчанок и характер размещений их поселений в Гурьевской обл. // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР: Материалы Всесоюз. совещ. М., 1977. С. 162–163.
- Пантелеев П. А. К методике учета численности водяной крысы (*Arvicola terrestris*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64. Вып. 1. С. 25–29.
- Пантелеев П. А. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. М.; Л.: Наука, 1968. 255 с.
- Пантелеев П. А., Терехина А. Н. Исследование внутривидовой изменчивости на примере водяной полевки // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 13. С. 99–163.
- Пантелеев П. А., Терехина А. Н., Елисейев Л. Н. Водяная полевка // Итоги научной мысли. Млекопитающие. М.: Наука, 1980. С. 248–258.
- Паровицков В. Я. Кольцевание ондатры // Охотник Сибири. 1936 а. № 1. С. 24–25.
- Паровицков В. Я. (П. В.) Следовая метка млекопитающих // Охотник Сибири. 1937. № 7. С. 23.
- Паровицков В. Я. Изучение расселения ондатры путем кольцевания // Охотник Сибири. 1936 в. № 7/8. С. 24–26.
- Паровицков В. Я. Ондатра с кольцами // Охотник Сибири. 1936 б. № 10. С. 29.
- Пасешиник А. А. Пищевые приманки и пищевые отравления серых крыс (*Rattus norvegicus* Berk.) // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 1947. № 10. С. 22–26.
- Першаков А. А. Борьба с мышами в нагорных дубравах // Изв. Поволж. лесотехн. ин-та. 1934. Вып. 4.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Петров О. В., Ле Ву Кхой, Миронов А. Д. О зимней подвижности рыжей полевки в лесостепной дубраве // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 2. С. 36–44.
- Петров О. В., Миронов А. Д. Передвижение рыжей полевки в пределах индивидуального участка // Экология. 1972. № 1. С. 101–103.
- Петров О. В., Шубин Ю. П. Численность и территориальное размещение рыжей полевки в долинных лесах средней Вычегды (подзона средней тайги Коми АССР) // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 1. С. 314–315.
- Петросян Э. Я., Лобанова Т. И., Некрасов П. А. и др. Численность грызунов и их эктопаразитов в населенных пунктах Апшеронского полуострова в 1955–1959 годах // Тр. Азерб. противочум. станции. 1962. Т. 3. С. 132–140.
- Підоплічка І. Г. Про погадки // Бюл. Київ. Стазро. 1926. № 3.
- Підоплічко І. Г. Очерки фауны вредных грызунов окрестностей Первомайской селекционно-опытной станции на основании анализа погадок сов // Итоги работ Первомайской станции. 1929. Вып. 2. С. 25–31.

- Плешек Т. В., Сафонов В. Т.* Сравнительная оценка данных абсолютного и относительного учетов рыжей полевки // Численность животных и ее прогнозирование. Киров: Центросоюз, 1976. С. 202–204.
- Покровский В. С.* К организации дела мечения в СССР // Миграции животных. М.: Изд-во АН СССР, 1959. Вып. 1. С. 149–160.
- Полежаев В. Г., Тоцигин Ю. В., Кирич Л. А.* Изучение миграции грызунов путем мечения их радиоактивным изотопом // Тр. Центр. н.-и. дезинфекц. ин-та. 1962. Т. 15. С. 295–299.
- Пономарев А. Л.* Бобры в Лапландском заповеднике // Науч.-метод. зап. Гл. упр. по заповедникам. 1939. Вып. 4.
- Попов В. А.* Методика и результаты учетов мелких лесных млекопитающих в Татарской АССР // Тр. о-ва естествоиспытателей Казан. ун-та. 1945. Т. 7. Вып. 1.
- Попов В. А.* Млекопитающие Волжско-Камского края (Насекомоядные, рукокрылые, грызуны). Казань, 1960. v 468 с.
- Попов В. А.* О стандартизации методики учета мышевидных грызунов и мелких млекопитающих // Материалы по грызунам: Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1967. Вып. 8. С. 197–202.
- Попов В. В., Веруцкий Д. Б.* Изменение миграционного потока при различном состоянии численности длиннохвостого суслика // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 192–193.
- Попов И. Ю.* Динамика населения мелких млекопитающих Ветлужского ботанико-географического района и некоторые влияющие на нее факторы // Структура и динамика экосистем южного Заволжья. М., 1989. С. 160–185.
- Попов С. В., Ильченко О. Г.* Специфика внутривидовых взаимодействий трех видов песчанок // Доклады МОИП. 1985. Зоология и ботаника. 1987. С. 38–42.
- Попов С. В., Чабовский А. В.* Поведение *Meriones tamariscinus* в природе по данным визуальных наблюдений // Зоол. журн. 1997. Т. 77. № 3. С. 346–354.
- Попов С. В., Чабовский А. В., Шилова С. А., Щипанов Н. А.* Механизмы формирования пространственно-этологической структуры поселений полуденной песчанки в норме и при искусственном понижении численности // Фауна и экология грызунов. Вып. 17. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 5–58.
- Постников Г. Б., Ротшильд Е. В.* Размещение и устойчивость поселений песчанок в юго-западной части Волго-Уральских песков по данным полевого картографирования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 3. С. 3–10.
- Поярков В. С.* Количественный учет речных бобров // Тр. Воронеж. гос. заповедника. 1953. Вып. 4.
- Поярков Д. В.* Некоторые данные по экологии и распределению в пределах г. Москвы несинантропных видов грызунов и насекомоядных // Тр. Рост. гос. н.-и. противочум. ин-та. 1956. Т. 2. С. 147–166.

- Пояркова Н. Н., Поярков Д. В.* Распространение, численность и эпидемиологическое значение несинантропных грызунов открытых биотопов Москвы // I Всесоюз. совещ. по млекопитающим: Тез. докл. М.: Изд-во МГУ, 1961. С. 74–77.
- Пояркова Н. Н., Степанова Н. В.* Грызуны открытых участков г. Москвы // Животное население Москвы и Подмосковья, его изучение, охрана и направленное преобразование. М., 1967. С. 96–98.
- Прокопьев Н. П.* Характер использования территории узкочерепной полевкой (*M. gregalis* Pall.) в долине средней Лены // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.; 1986. Т. 1. С. 323–324.
- Пузаненко А. Ю.* Популяционная экология обыкновенного слепыша (*Spalax microphthalmus* Guld.) (*Spalacidae*, *Rodentia*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1994. 18 с.
- Пузаченко Ю. А.* Определение возраста обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (*Rodentia*, *Spalacidae*) // Зоол. журн. 1991. Т. 70. Вып. 12. С. 113–124.
- Раевский В. В.* Количественный учет млекопитающих методом кольцевания // Зоол. журн. 1934. Т. 13. № 1. С. 90–96.
- Раков Н. В.* Материалы по экологии слепушонки в юго-восточном Казахстане и способы борьбы с ней // Тр. Респ. станции защиты растений. Алма-Ата, 1954. Вып. 2. С. 103–129.
- Раль Ю. М.* Методика полевого изучения грызунов и борьбы с ними / Под ред. И. С. Тинкера. Ростов н/Д: Обл. книгоиздат, 1947. 149 с.
- Раль Ю. М.* Некоторые методы экологического учета грызунов // Вопр. экологии и биоценологии. 1936. № 3.
- Раль Ю. М., Демяшев М.* Зимовочные норы *S. rugtaeus* и их использование для вторичной спячки // Вести микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. 1934. Т. 13. Вып. 2.
- Рандольф С. Е.* Изучение индивидуальных участков диких грызунов с применением мечения // I Междунар. териол. конгр. М., 1974. Т. 2. С. 174.
- Рахлин В. К.* К биологии летяги (*Pteromys volans* L.) // Зоол. журн. 1968. Т. 47. № 2. С. 312–313.
- Ревин Ю. В., Вольперт Я. Л., Хмелева А. С.* Ландшафтные группировки мелких млекопитающих долины средней Лены // Распространение и экология млекопитающих Якутии. Якутск, 1982. С. 5–18.
- Реймерс Н. Ф.* О некоторых особенностях количественного учета птиц и мелких млекопитающих в условиях горной тайги юга средней Сибири // Зоол. журн. 1958. Т. 37. № 8. С. 1214–1221.
- Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А.* Насекомоядные и грызуны Верхней Лены. Иркутск: Кн. изд-во, 1963. 190 с.
- Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учета / Под ред. Ю. А. Исакова, А. А. Насимович. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 209 с.

- Роговин К. А.* Особенности пространственно-этологической структуры популяций двух симпатрических видов тушканчиков // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 262–264.
- Романова Г. А.* Грызуны населенных пунктов Якутии // Биол. проблемы Севера. IV симпозиум. Якутск, 1974. Вып. 1. С. 93–98.
- Романова Г. А.* Грызуны населенных пунктов Якутии // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1989. Вып. 17. С. 198–215.
- Ротшильд Е. В.* Зимние передвижения мелких лесных зверьков // Зоол. журн. 1956. Т. 35. № 5. С. 758–769.
- Ротшильд Е. В., Постников Г. Б., Ласкина А. В.* Определение плотности населения гребенщиковой (*Meriones tamariscinus*) и полуденной (*M. mendianus*) песчанок при полевоом картографировании // Зоол. журн. 1975. Т. 54. № 10. С. 1540–1550.
- Рубина М. А., Кучерук В. В.* Некоторые особенности обитания грызунов в скирдах, ометах и стогах // Вопросы экологии. Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1957. Т. 2.
- Руденчик Ю. В.* Определение возраста полуденной, гребенчуковой и краснохвостой песчанок (род *Meriones*) по степени стертости коренных зубов // Узбекский биологич. журн. 1962. Т. 4. С. 58–62.
- Руденчик Ю. В., Солдаткин И. С., Северова Э. А. и др.* Возможности распространения эпизоотии чумы зараженными блохами в поселениях больших песчанок в Северных Кызылкумах // Материалы IV науч. конф. по природоочаговости и профилактике чумы. Алма-Ата, 1965. С. 220–222.
- Руковский Н. Н.* К систематизации следов жизнедеятельности животных // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 1. С. 337.
- Русанов Я. С.* Основы промысла белки. М., 1966. 66 с.
- Рыльников В. А., Карасева Е. В.* Особенности экологии серых крыс на рисовых полях Кубани и меры ограничения их численности // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: Наука, 1985. С. 71–112.
- Рыльников В. А., Карасева Е. В., Дубинина Н. В.* Применение гистологических красителей и тетрациклина для изучения подвижности серых крыс на рисовых полях Краснодарского края // Зоол. журн. 1981 а. Т. 60. № 6. С. 264–265.
- Рыльников В. А., Николаев Г. М., Ушакова Т. А.* Метод мечения костей серых крыс путем комбинирования четырех антибиотиков группы тетрациклина и его применение // Зоол. журн. 1981 б. Т. 60. № 9. С. 1411–1414.
- Рыхликова М. Е.* Внутри- и межвидовые отношения таежных полевок рода *Clethrionomys*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 1988. 17 с.
- Сабиллаев А. С.* Экология тушканчиков в Каракалпакии и их роль в эпизоотии чумы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1967. 18 с.
- Садыков О. Ф.* Дифференциация населения мелких млекопитающих высотных поясов (на примере Южного Урала): Автореф. дис.... канд. биол. наук. Свердловск, 1981. 23 с.

- Садыков О. Ф., Баженов А. В.* Пространственная структура популяций грызунов в горах Урала // Грызуны: Материалы IV Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 432–433.
- Салмин Ю. А.* К экологии маньчжурской или уссурийской белки // Тр. Сихотэ-Алин. заповедника. 1938. Вып. 2. С. 5–26.
- Самош В. С.* Экологические условия существования ондатры в водохранилищах Днепровского каскада // Численность животных и ее прогнозирование. Киров, 1976. С. 227–229.
- Сапаров А. З.* Суточная активность реликтового суслика (*Citellus relictus* Kasch.) в Центральном Тянь-Шане // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 1. С. 340–341.
- Сапогов А. В.* Зональные особенности населения мышевидных грызунов енисейской тайги // Животный мир енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М.: Наука, 1983. С. 204–215.
- Саулич М. И., Карлик Ф. А.* К проблеме дистанционного мониторинга распространения грызунов открытых ландшафтов // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 3. С. 249–250.
- Саулич М. И., Карлик Ф. А.* Принципы и методы дистанционного выделения границ популяций грызунов, обитающих на сельскохозяйственных угодьях // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 593–594.
- Сафонов В. Г.* Опыт и теория управления ресурсами охотничьих животных на примере речного и канадского бобра: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1995.
- Свириденко П. А.* Степной хорек и его сельскохозяйственное значение в борьбе с грызунами // Тр. по защите растений. Сер. 4. 1935. Вып. 4.
- Сдобников В. М.* Лемминги в условиях Северного Таймыра // Тр. Аркт. ин-та, 1957. С. 120–126.
- Сергеева О. С.* Экология рыжей полевки и лесной мыши в условиях совместного обитания в Камском Приуралье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1998. 20 с.
- Сергеева О. С., Демидов В. В.* Конкурентные отношения у двух видов грызунов: экспериментальная проверка // Состояние тернофауны в России и ближнем зарубежье. Тр. Междунар. сов. М., 1996. С. 304–308.
- Скалинов С. В., Васильев С. В.* Оптимизация методов учета малых сусликов // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 199.
- Скалон В. Н., Некипелов Н. В.* К познанию биологии маньчжурского цокора // Изв. Гос. противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока. 1936. С. 48–60.
- Скалон В. Н., Тарасов П. П.* О роли кедра в жизни таяжных зверей и птиц // Учен. зап. Монг. гос. ун-та им. Чойболсана. 1946. Т. 2. Вып. 3.
- Сластенина Е. С.* Экология и вредная деятельность слепушонки обыкновенной (*Ellobius talpinus* Pall.) на полях и пастбищах Киргизии // Учен. зап. каф. зоологии. Тюмень, 1963. Т. 24. Вып. 2.

- Слудский А. А. Ондатра и акклиматизация ее в Казахстане. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1948. 23 с.
- Смирин Ю. М., Щипанов Н. А., Шилова С. А. и др. Изучение пространственной структуры тундровых популяций сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr.) и полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) с помощью мечения зверьков // Биол. науки. 1987. № 12.
- Снегиревская Е. М. Новое в методике количественного учета мелких позвоночных // Природа. 1939. № 2.
- Соколов В. Е., Большаков В. Н., Шилов И. А., Чернова О. Ф. Современные тенденции экологии млекопитающих // Экология. 1986. № 1. С. 22–30.
- Соколов В. Е., Карасева Е. В. Серая крыса — жизненная форма грызуна-синантропа // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: Наука, 1985. С. 6–17.
- Соколов В. Е., Ляпунова К. Л. Особенности иерархической структуры сообществ серых крыс (*Rattus norvegicus* Berk.) в условиях вольерного содержания // Феромоны и поведение. М.: Наука, 1982. С. 162–179.
- Соколов В. Е., Родионов В. А., Сухов В. В. и др. Радиотелеметрическое изучение суточной активности речного бобра (*Castor fiber*) // Зоол. журн. 1977. Т. 61. № 9. С. 1372–1380.
- Соколов В. Е., Степанов Н. С. Радиотелеметрия в экологии животных. Радиопрослеживание животных. 2 // Зоол. журн. 1968 б. Т. 47. № 2. С. 173–186.
- Соколов В. Е., Степанов Н. С. Радиотелеметрия в экологии животных: Радиопрослеживание животных. 1 // Зоол. журн. 1968 а. Т. 47. № 1. С. 20–35.
- Соколов В. Е., Сухов В. П., Родионов В. А. Изучение суточного ритма ондатры (*Ondatra zibethica*) радиотелеметрическим методом // Зоол. журн. 1979. Т. 59. № 6. С. 896–902.
- Соколов В. Е., Телицына А. Ю., Сузов А. В. и др. Выявление пространственно-этологической структуры поселений забайкальского хомячка (*Cricetulus pseudogriseus*, Rodentia, Cricetidae) методами радиопрослеживания и повторных отловов // Зоол. журн. 1989. Т. 68. № 2. С. 253–268.
- Соколов В. Е., Тушикова Н. В., Карасева Е. В. Кадастры грызунов — подходы и приемы создания (в порядке обсуждения) // Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 12. С. 92–101.
- Соколов В. Е., Шилова С. А., Шутова М. И. Экономический ущерб, наносимый серой крысой // Серая крыса. М.: Наука, 1986. Т. 1. С. 5–16.
- Сокольский С. М. Опыт отлова плашкой-долбленкой в Печеро-Ильчском заповеднике // Зоол. журн. 1964. Т. 43. № 12. С. 1877–1878.
- Сокольский С. М., Кудрявцева Э. Н. Мечение белки в Печеро-Ильчском заповеднике // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 108–123.
- Солдаткин И. С., Новокрещенова Н. С., Руденник Ю. В. и др. Применение радиоактивного углерода для изучения интенсивности обмена блохами между полуденными и большими песчанками // Докл. АН СССР. 1962. Т. 146. № 6. С. 1462–1463.

- Солдатова А. Н.* Особенности использования территории малым сусликом в различные периоды его жизнедеятельности // Зоол. журн. 1962. Т. 41. № 11. С. 1706–1713.
- Солдатова А. Н.* Особенности использования территории малым сусликом: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 21 с.
- Солдатова А. Н.* Применение различных способов мечения грызунов в экологических исследованиях // Зоол. журн. 1965. Т. 44. № 2.
- Стариков В. П., Шмакова Е. В.* К методике учетов мелких млекопитающих // Исследование мелких млекопитающих на Урале (Проблемы териологии на Урале). Свердловск, 1985. С. 35–36.
- Старховский В., Лобачев С.* Показатели численности и их роль в охотничьем хозяйстве СССР // Тр. ЦЛЮС. 1930. Вып. 7.
- Страутман Е. И.* Оценка запасов ондатры в дельте р. Или // Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 191–195.
- Строганова А. С.* Фауна млекопитающих орошаемых земель и лесных насаждений Валульской опытной мелиоративной станции (Сталинградская обл.) // Тр. ЗИН АН СССР. 1952. Т. 11.
- Судейкин В. А.* Миграции серых крыс в условиях большого города // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. С. 41–85.
- Судейкин В. А.* Опыт оценки экономического ущерба, причиняемого серыми крысами в Москве // Экология и медицинское значение серой крысы (*Rattus norvegicus* Berk.). М., 1983. С. 87–89.
- Судейкин В. А., Мазин Л. Н.* Некоторые данные о заселенности и численности домовых мышей в постройках Москвы // Домовая мышь. М., 1989. С. 163–186.
- Суров А. В., Васильева Н. Ю., Телицына А. Ю.* Сравнительный анализ структуры популяций хомячков р. *Cricetulus* и *Phodopus* // Всесоюз. совещ. «Экология популяций». Новосибирск, 1988. Ч. 2. С. 113–114.
- Суров А. В., Телицына А. Ю.* К экологии джунгарского хомячка в зимний период // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 1. С. 354–355.
- Сухов В. П.* Суточная активность бобра, ондатры и выхухоли (Биотелеметрическое исследование) // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 1. С. 355–356.
- Тарасов П. П.* Новый метод учета численности тушканчиков // Зоол. журн. 1959. Т. 38. № 41. С. 636–638.
- Тарасов П. П., Хрусцелевский В. П.* Опыт учета сурков с автомобиля // Тр. Среднеаз. н.-и. противочум. ун-та. 1956. Вып. 3.
- Тарасов С. А.* Определение возраста полевок рентгенологическим методом // Зоол. журн. 1966. Т. 45. Вып. 8. С. 1247–1250.
- Тарасова Н. Е., Суязов М. Ф.* Материалы к изучению наземной активности сурков // Сурки: Экология, эктопаразиты, природная очаговость чумы. Алма-Ата; Фрунзе, 1961. (Тр. Среднеаз. н.-и. противочум. ин-та. Вып. 7.)

- Телегенов Т. Т., Павлов А. Н., Аржанникова А. С. и др. Многолетняя динамика численности малых песчанок и ее зависимость от внешних факторов // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по экологии и мед. значению песчанок — важнейших грызунов аридной зоны. М., 1981. С. 158–159.
- Телегин В. И. Бурундук Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. 110 с.
- Телицына А. Ю. Особенности пространственно-этологической структуры поселений и поведения двух близких видов хомячков (*Phodopus sungorus* Pall. и *Ph. campbelli* Thomas) в связи с адаптациями к условиям обитания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 29 с.
- Телицына А. Ю., Карасева Е. В., Степанова Н. В. и др. Обыкновенный хомяк в Москве // Синантропия грызунов. М., 1994. С. 92–99.
- Телицына А. Ю., Усанов Ю. А., Васильева Н. Ю. и др. Наблюдения за поведением хомячков Кэмпбелла в природе // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 2. С. 54–55.
- Телицына А. Ю., Феоктистова Н. Ю. Половозрастная и пространственная структура поселения барабинского хомячка в южной Туве // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 113–114.
- Телов В. П. Учет обыкновенной белки // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 133–139.
- Телова Е. Н. О миграции лесных леммингов (*Myopus schisticolor vinogradovi* Skalon et Raevsky) в районе среднего течения р. Уньи // Зоол. журн. 1952. Т. 31. № 4. С. 642–643.
- Терновская Ю. Г., Ворсин А. Н. Опыт использования радиоактивных индикаторов для мечения водяной крысы // Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск: Кн. изд-во, 1959. С. 310–317.
- Тимофеева В. И. Дистанционная оценка обилия обыкновенной полевки // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 3. С. 252–253.
- Тихонов И. А., Тихонова Г. Н., Карасева Е. В. Мелкие млекопитающие сельских населенных пунктов средней полосы России // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М., 1992. С. 333–354.
- Тихонов И. А. Мелкие млекопитающие сельских населенных пунктов средней полосы СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 30 с.
- Тихонова Г. Н., Карасева Е. В., Богомолов П. Л. Основные изменения ареала полевой мыши в Советском Союзе за последние 30–40 лет // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М., 1992. С. 301–322.
- Тихонова Г. Н., Карасева Е. В., Тихонов И. А. и др. Особенности обитания полевой мыши в условиях крупнейшего города (на примере Москвы) // Синантропия грызунов. М., 1994. С. 39–50.
- Товпинец Н. Н., Алексеев А. Ф. Распространение и особенности экологии обыкновенного хомяка в Крыму // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М., 1992. С. 393–408.

- Токарский В. П., Брандлер О. В., Завгородько А. В. Методика и результаты учета численности степного сурка на Украине // Экология степного сурка на Украине. Киев, 1990.
- Тоцигин Ю. В. Определение численности серой крысы с помощью пылевых площадок // Экология и медицинское значение серой крысы (*Rattus norvegicus* Berk.). М., 1983. С. 92–93.
- Травина И. В. Динамика численности и структура населения леммингов острова Врангеля в бесснежный период (по результатам мечения зверьков на площадке) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 5. С. 44–48.
- Траут И. И. Борьба с сусликами в эндемичных по чуме районах // Тр. I Всесоюз. противочум. совещ. Саратов, 1929.
- Траханов Д. Ф. Пути повышения эффективности дератизации в животноводстве // Экология и медицинское значение серой крысы (*Rattus norvegicus* Berk.). М., 1983. С. 98–99.
- Тушикова И. В., Шведов А. П. К вопросу о систематическом положении, распространении и экологии алтайской высокогорной полевки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66. Вып. 6. С. 5–14.
- Тушикова Н. В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина, 1964. С. 154–191.
- Тушикова Н. В. Опыт картирования густоты заселенности территории водяной крысой по данным районных заготовок пушнины // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 148–158.
- Тушикова Н. В. Соотношение абсолютной и относительной численности рыжей полевки // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 461–462.
- Тушикова Н. В. Структура ареалов грызунов и зайцеобразных Алтая // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1989. Вып. 17. С. 59–114.
- Тушикова Н. В. Экология домовый мыши средней полосы СССР // Материалы по грызунам: Фауна и экология грызунов. М., 1947. Вып. 2. С. 5–67.
- Тушикова Н. В., Емельянова Л. Е. К методике учета леммингов на неогороженных площадках // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 1. С. 65–71.
- Тушикова Н. В., Заклинская В. П., Евсеева В. С. Учет численности и массовый отлов мелких млекопитающих при помощи заборчиков // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 231–231.
- Тушикова Н. В., Каледя Л. В. Определение возраста грызунов // Фауна и экология грызунов. 1957. Вып. 5.
- Тушикова Н. В., Кучерук В. В., Лаврова М. Я. Опыт мечения мышевидных грызунов в лесополосах и байрачном лесу // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1956. Т. 61. Вып. 2. С. 21–33.

- Тушикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. Ф. Определение возраста лесных полевков // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1970. Вып. 9. С. 160–167.
- Туров И. С. Материалы к сравнительной характеристике некоторых дератизационных препаратов при изучении их в вольере // Тр. Центр. н.-и. дезинфекц. ин-та. 1970. Вып. 19. С. 411–417.
- Тюлин А. Н. Промысловая фауна острова Белого. М.; Л.: Изд-во Главсевморпути, 1938. (Тр. НИИ ин-та поляр. земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва.)
- Тюлин А. Н. Экология размножения обского (*Lemmus obensis*) и ошейникового (*Dicrostonyx torquatus*) леммингов // Экол. конф. о пробл. массового размножения животных и их прогнозы. Киев, 1940.
- Фалькенштейн Б. Ю. К зимней экологии полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) // Вести защиты растений. 1941. № 1.
- Фенюк Б. К. Количественный учет мышей и полевков и проблема прогноза их численности на юго-востоке // Грызуны и борьба с ними. Алма-Ата, 1950. Вып. 1.
- Фенюк Б. К. Переселения степных грызунов // Природа. 1941. № 10.
- Фенюк Б. К., Демьяшев М. П. Изучение миграций песчанок (*Mammalia*, *Glires*) методом кольцевания // Вестн. микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. 1936. Т. 15. Вып. 1. С. 89–108.
- Фенюк Б. К., Пастухов Б. Н., Семенов Н. М. Организация и методические принципы учета численности грызунов противочумными учреждениями // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов: М.: Изд-во АН СССР, 1963.
- Фенюк Б. К., Попова А. А. Заметки о миграциях мышевидных грызунов под влиянием инстинкта дома // Вестн. микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. 1940. Т. 19. Вып. 1. С. 104–120.
- Фенюк Б. К., Шейкина М. В. Изучение передвижений полевков *Microtus arvalis* Pall. методом кольцевания // Учен. зап. Саратов. ун-та. Биол. сер. Б. 1938. Т. 1 (14). Вып. 2. С. 85–102.
- Ферстер Э., Ренц Б. Методы корреляционного и регрессионного анализа. М.: Финансы и статистика, 1983. 302 с.
- Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 169 с.
- Фокин И. М. Тушканчики. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. Вып. 2. 181 с.
- Фолитарек С. С., Максимов А. А., Владимирская М. Г. Метод плуговых борозд: Биологические основы и техника его применения при защите урожая и промысле водяной крысы // Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск, 1959. С. 283–338.
- Фомичева Н. И. Организационные мероприятия при расселении пушных зверей // Руководство по расселению пушных зверей. М.: Изд-во Центрсоюза, 1958. С. 129–140.

- Формозов А. Н.* Колебания численности промысловых животных. М.: КОИЗ, 1935.
- Формозов А. Н.* Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. // *Материалы по грызунам: Фауна и экология грызунов.* М.: Изд-во МГУ, 1948. Вып. 3.
- Формозов А. Н.* Спутник следопыта. М., 1989.
- Формозов А. Н.* Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М: Академия наук, 1952. 341 с.
- Формозов А. Н.* Миграции обыкновенной белки в СССР // *Тр. ЗИН АН СССР.* 1936. Т. 3. С. 97–164.
- Формозов А. Н.* Основные вопросы экологии белки и программа работ в этой области // *Экология белки.* М.; Л., 1934 б. С. 3–24.
- Формозов А. Н.* Программа и методика работы наблюдательных пунктов по учету мышевидных грызунов в целях прогноза их массового появления // *Учен. зап. МГУ.* 1937. Т. 11.
- Формозов А. Н.* Хищные птицы и грызуны // *Зоол. журн.* 1934 а. Т. 13. № 4. С. 664–700.
- Формозов А. Н., Осоловская В. И.* Численность некоторых ландшафтных животных Центрального Казахстана по данным анализа добычи, выловленной хищными птицами // *Тр. Ин-та географии АН СССР.* 1953. Вып. 54. № 1. *Материалы по биогеографии СССР.* С. 329–350.
- Хлебович В. К.* Итоги экспедиции по обследованию и количественному учету бобров в бассейне р. Воронеж в 1934 г. // *Тр. Воронеж. гос. заповедника.* 1938. Вып. 1.
- Хляп Л. А.* К классификации методик мечения млекопитающих // *V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990.* Т. 2. С. 204–205.
- Хляп Л. А.* Основные методы учета синантропных грызунов // *Синантропия грызунов.* М., 1994. С. 211–217.
- Хляп Л. А., Карулин Б. Е., Альбов С. А. и др.* Слепыши и слепушонки // *Вопросы териологии: Итоги мечения млекопитающих.* М.: Наука, 1980. С. 154–156.
- Хляп Л. А., Карулин Б. Е., Литвин В. Ю. и др.* Суточная активность мелких млекопитающих по данным мечения *Co* // *Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. М.: Наука, 1977.* С. 197–199.
- Хляп Л. А., Маликова А. Ш.* Оценка численности и распределение домовых мыши в помещениях методом следовых площадок // *Синантропия грызунов и ограничение их численности.* М., 1992. С. 256–265.
- Ходашова К. С.* Жизненные формы грызунов равнинного Казахстана и некоторые закономерности их географического распространения // *Тр. Ин-та географии АН СССР.* 1953. Т. 54. Вып. 1.
- Ходашова К. С., Гибет Л. А.* Материалы к экологии водяной полевки Северного Казахстана // *Тр. Ин-та географии АН СССР.* 1953. Т. 54. Вып. 1.

- Хохлова И. С.* Механизм поддержания популяционного гомеостаза в группировках домовых мыши // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 1. С. 368–370.
- Хохлова И. С.* О некоторых особенностях использования территории домовых мышью // III съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1982. Т. 1. С. 320–321.
- Хрусталева С. И.* Динамика численности акклиматизированной на Кавказе алтайской белки // Биологические основы и опыт прогнозирования изменений численности охотничьих животных. Киров, 1976. С. 270–272.
- Цыбулин С. М., Богомолова И. Н.* Особенности распределения бурундука в Северном Алтае // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 468–469.
- Цыганков Д. С.* Методика определения возраста и продолжительности жизни ондатры // Зоол. журн. 1955. Т. 34. Вып. 3. С. 640–651.
- Чабовский А. В.* Роль знакомства с территорией в пространственной организации поселений полуденных песчанок // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 1. С. 272–273.
- Чабовский А. В., Лалин В. А., Попов С. В.* Сезонная динамика социальной организации краснохвостой песчанки // Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 8. С. 111–126.
- Чабовский А. В., Попов С. В.* Межвидовые отношения в сообществе трех видов песчанок в Юго-Восточной Туркмении // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1994. Т. 99. № 6. С. 30–37.
- Чельцов-Бебутов А. М., Осадчая Н. П.* Учеты — отловы и мечение тушканчиков // Материалы по грызунам: Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1960. Вып. 6. С. 155–163.
- Червякова В. Б., Червяков В. Д.* Возрастные изменения в черепе серого сурка (*Marmota baibacina*) // Зоол. журн. 1973. Т. 52. Вып. 7. С. 1055–1062.
- Черненко И. И., Оганян Е. Ф., Юндин Е. В. и др.* Серологические исследования погадок пернатых хищников в природных очагах чумы Кавказа // Проблемы особо опасных инфекций. М., 1972. Вып. 5 (27). С. 469.
- Чернышев Н. В., Попов И. Ю., Шварц Е. А.* Динамика численности, стадийное распределение мелких млекопитающих на Валдае и факторы, их определяющие // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 100–125.
- Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н.* Циклы леммингов и полевков на Севере. Магадан, 2004. 150 с.
- Чистова Т. Ю.* Постоянные пути передвижения рыжих полевков // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 206–208.
- Чистова Т. Ю.* Влияние места расположения ловушек на попадаемость рыжих полевков // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 1. С. 377–378.
- Чистова Т. Ю.* Динамика размеров суточных участков обитания самок рыжей полевки в период размножения // Докл. РАН. 1995. Т. 345. № 5. С. 716–718.

- Шадрина В. И.* Экспериментальное сопоставление индексов сходства, используемых в экологии и зоогеографии // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск: Наука, 1987. С. 128–141.
- Шварц Е. А., Берендяева Э. Л.* Изучение активности питания блох сурка в природе // Материалы V науч. конф. противочум. учреждений Сред. Азии. Алма-Ата, 1967. С. 191–193.
- Шефтель Б. И.* Зональные особенности населения насекомоядных млекопитающих енисейской тайги и лесотундры // Животный мир енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М., 1983. С. 184–204.
- Шилов А. И.* Игровое и агрессивное поведение длиннохвостого суслика // III съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1982. Т. 2. С. 190.
- Шилов И. А.* Экология. М.: Высш. школа, 1997. 512 с.
- Шилов И. Л.* Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 261 с.
- Шилов И. Л.* Физиологическая экология животных. М.: Высш. школа, 1985. 327 с.
- Шилова С. Л.* Популяционная характеристика массовых видов мелких млекопитающих Черных земель // Биота и природная среда Калмыкии. М.; Элиста, 1995. С. 158–195.
- Шилова С. Л.* Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука, 1993. 200 с.
- Шкилев В. В.* Материалы по размножению восточных полевок в Приморском крае // Изв. Иркут. н.-и. противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока. 1962. Т. 24. С. 316–327.
- Шкилев В. В.* Материалы по размножению полевых мышей в Приморском крае (Дальний Восток) // Изв. Иркут. н.-и. противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока. 1959. Т. 21.
- Шкилев В. В.* Особенности изменений численности полевой мыши в Приморском крае // Изв. Иркут. н.-и. противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока. 1960. Т. 23.
- Шнитников В. Н.* Постановка работ по изучению экологии млекопитающих // Краеведение. 1929. Т. 6. Вып. 4. С. 193–220.
- Штильмарк Ф. Ф.* Изучение динамики населения и подвижности бурундука (*Eutamias sibiricus* Laxm.) путем длительных наблюдений за мечеными зверьками // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967. С. 39–49.
- Шубин В. Н.* Территориальные взаимоотношения у байбака // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1986. Т. 3. С. 225–228.
- Шубин И. Г.* Экология полевки Стрельцова в Казахском нагорье // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. 1959. Т. 10. С. 87–113.
- Шубин И. Г., Исмагилов М. И.* Экология карликового тушканчика *Salpingotus grassicauda* в Забайкальской котловине // Зоол. журн. 1969. Т. 48. № 11. С. 1722–1726.

- Шубин Н. Г. К методике определения возраста бурундука // Учен. зап. Томского ун-та. 1965. Вып. 51. С. 89–91.
- Шура-Бура Б. Л., Тарарин В. Л., Крючник Н. С. Опыт изучения миграций серых крыс методом меченых атомов // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 1962. № 12. С. 76–81.
- Шура-Бура Б. Л., Харламов В. П. Радиоавтография как метод выявления меченых грызунов и их эктопаразитов при изучении вопросов миграции // Зоол. журн. 1966. Т. 40. № 2. С. 15–17.
- Щепотьев Н. В. О методах учета численности мохноногого тушканчика // Зоол. журн. 1967. Т. 46. № 5. С. 787–788.
- Щипанов Н. А. Универсальная живоловка для мелких млекопитающих // Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 5. С. 759–761.
- Щипанов Н. Л., Касаткин М. В., Олейниченко В. П. Пространственное распределение сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus*) на участке Чаунской тундры при низкой численности // Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 3. С. 156–159.
- Элтон Ч. Экология животных. М.: Биомедгиз, 1934.
- Эндов В. Соловецкое звероводное хозяйство // Охотник и рыбак Сибири. 1930. № 7.
- Юдин Б. С. Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. 1962. Вып. 8. С. 33–134.
- Юдин Б. С., Галкина Л. И., Потапкина А. Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука, 1979. 294 с.
- Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1979. 267 с.
- Юшкайтис Р. Л. Методика исследования структуры популяций орешниковой сони // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 3. С. 92–93.
- Юшкайтис Р. Л. Территориальные связи орешниковых сонь // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 212–213.
- Яковлев М. Г. Об учете численности водяных крыс // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 209–214.
- Яковлев М. Г. Об учете численности водяных крыс // Совещ. по вопр. организации и методам учета ресурсов фауны наземных позвоночных: Тез. докл. М., 1961. С. 75–77.
- Adamczewska-Andrzejewska K., Mackin-Rogalska R., Nabaglo L. The effect of urbanization on density and population structure of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) // Pol. Ecol. Stud. 1988. Vol. 14. № 1/2. P. 197–211.
- Adamczyk K., Chelkowska H., Walkowa W. The community of rodents in environments of suburban zone // Pol. Ecol. Stud. 1988. Vol. 14. № 1/2. P. 171–195.
- Andersen D. C., Armitage K. B., Hoffmann R. S. Socioecology of marmots: Female reproductive strategies // Ecology. 1976. Vol. 57. № 3. P. 552–560.

- Anderson S., Jones J. K.* Recent mammals of the world: A synopsis of families. N. Y.: Ronald press, 1967. 453 p.
- Askaner T., Hansson L.* The eye lens as an age indicator in small rodents // *Oikos*. 1967. Vol. 18. № 1. P. 151–153.
- Barnett S. A.* The rat: A study of behaviour. Chicago; L.: Univ. Chicago press, 1975. 318 p.
- Bernard J., Colin G. A.* A propos de degats de surmulots (*Rattus norvegicus* Berk) et grande culture // *Parasitica*. 1966. Vol. 16. P. 140–148.
- Bernstein A., Zhigalsky O., Panina T.* Multi-annual fluctuations in the size of population of the bank vole in European part of the Soviet Union // *Acta theriol*. 1989. Vol. 34. № 30. P. 409–438.
- Birney E. C., Jenness R. B., Baird D. D.* Eye lens proteins as criteria of age in cotton rats // *J. Wildlife Manag.* 1975. Vol. 39. № 4. P. 718–728.
- Blair W. Fr.* A study of prairie deer-mouse populations in Southern Michigan // *Amer. Midland Natur.* 1940. Vol. 24. № 2.
- Blair W. Fr.* Populations structure, social behaviour and environmental relations in a natural population of the beach mouse (*Peromyscus palionotus leucocephalus*) // *Contrib. Lab. Vertebr. Biol. Univ. Mich.* 1951. Vol. 48.
- Bovet J.* Orientation strategies for long distance travel in terrestrial mammals including humans // *Ecol. and Evol.* 1990. Vol. 2. № 1.
- Bradt G. W.* A study of beaver colonies in Michigan // *J. Mammal.* 1938. Vol. 19. № 2. P. 139–162.
- Brown L.* Home range and movement of small mammals // *Symp. Zool. Soc. L.*, 1966. № 18. P. 111–142.
- Brown L.* Movements of some British small mammals // *J. Anim. Ecol.* 1956. Vol. 25. № 1. P. 54–71.
- Brown L. E., Conaway C. H.* Dye excretion as a method for determination of small mammal home range // *Amer. Midland Natur.* 1961. Vol. 60. № 1.
- Bujalska G.* Social system of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* // *Social systems and population cycles in voles*. Basel: Birkhauser, 1990. P. 155–167.
- Bun W. H.* Territorial behaviour and populations of some small mammals in Southern Michigan // *Miscell. Publ. Mus. Univ. Mich.* 1940. Vol. 45.
- Calhoun J. B.* The ecology and sociology of Norway rat. Bethesda: US Dep. Health. 1962. 288 p.
- Chitty D.* A relative census method for brown rats (*Rattus norvegicus*) // *Nature*. 1942. Vol. 150. P. 59–60.
- Chitty D.* A ringing technique for small mammals // *J. Anim. Ecol.* 1937. Vol. 6. № 1. P. 36–53.
- Chitty D.* Canadian Arctic wild life enquiry, 1938–1939 // *Ibid.* 1940. Vol. 9. № 2. P. 227–242.

- Chitty D., Chitty H.* Canadian Arctic wild life enquiry, 1939–1940 // *J. Anim. Ecol.* 1941. Vol. 10. № 2. P. 184–203.
- Christian J. J.* Fighting, maturity and population density in *Microtus pennsylvanicus* // *J. Mammal.* 1971. Vol. 52. № 3. P. 556–567.
- Christian J. J.* The adreno-petuitary system and population cycles in mammals // *J. Mammal.* 1950. Vol. 31, № 3. P. 247–259.
- Colhoun J. B., Casby J. B.* Calculation of home range and density of small mammals // *U.S. Public Health Monogr.* 1958. Vol. 55. 24 p.
- Crier J. K.* Tetracyclines as a fluorescent marker in bones and teeth of rodents // *J. Wildlife Manag.* 1970. Vol. 34. № 4. P. 829–834.
- Delany M. J.* The ecology of small mammals. L.: Arnold, 1974. 60 p.
- Dixon K. R., Chapman J. A.* Harmonic mean measure of animal activity areas // *Ecology.* 1980. Vol. 61. № 5. P. 1040–1044.
- Elton C. S.* Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects // *Brit. J. Exp. Biol.* 1924. Vol. 2. P. 119–163.
- Elton Ch.* Voles, mice and lemmings: Problem in population dynamics. Oxford: Clarendon press, 1942. 496 p.
- Elton Ch., Ford E. B., Baker J. R. et al.* The health and parasites of a wild mouse population // *Proc. Zool. Soc. L.*, 1931. Pt. 3.
- Frantz S. C.* Fluorescent pigments for studying movements and home ranges of small mammals // *J. Mammal.* 1972. Vol. 53. P. 218–223.
- Friend M.* A review of research concerning eye-lens weight as a criterion of age in animals // *N. Y. Fish and Game J.* 1967. Vol. 14. № 2. P. 152–165.
- Friend M.* Some observations regarding eye-lens weight as a criterion of age in animals // *N. Y. Fish and Game J.* 1967. Vol. 14. № 2. P. 91–121.
- Friley C. E.* Preparation and preservation of the baculum of mammals // *J. Mammal.* 1947. Vol. 28. № 4. P. 395–397.
- Fuller W. A.* Aerial surveys for beaver in the Mackenzie district, Northwest Territories // *Trans. XVIII North Amer. Wildlife Conf. Wash. (D. C.)*, 1953.
- Gentry J. B., Golley F. B., Smith M. H.* An evaluation of the proposed international biological program census method for estimating small mammal populations // *Acta theriol.* 1968. Vol. 13. № 18. P. 313–327.
- Godfrey G. K.* A technique for finding *Microtus* nests // *J. Mammal.* 1953. Vol. 34. P. 503–505.
- Grulich I.* The reproduction of *Cricetus cricetus* (Rodentia) in Czechoslovakia // *Acta Sc. Nat. Brno*, 1986. 20 (5–6). P. 1–56.
- Hagen A., Stenseth N. Chr., Ostbye E., Skar H. J.* The eye lens as an age indicator in the root vole // *Acta Theriol.* 1980. Vol. 25. № 4. P. 39–50.
- Hamar M., Suteu Gh., Sutova M.* “Home range” studies in rodents by marking with P³² // *Rev. biol. (Romin). Ser. zool.* 1963. T. 8. № 4. P. 431–446.

- Hamar M., Suteu Gh., Sutova M. et al.* Determination of the underground track and the effectiveness of some gassing methods against labeling *Spalax leucodon* Nordm. by means of Co⁶⁰ // *Publs. OEPP*. 1970. Vol. A 58. P. 165–170.
- Hamar M., Suteu Gh., Sutova M.* Home range and activity study of the mole rat (*Spalax leucodon* Nordm.) by Co⁶⁰ marking // *Rev. biol. (Romin)*. Ser. zool. 1964. T. 9. № 6. P. 421–433.
- Hansson L.* Composition in cyclic and non-cyclic vole populations: on the causes of variation in individual quality among *Clethrionomys glareolus* in Sweden // *Oecologia*. 1984. Vol. 63. № 2. P. 199–206.
- Hartenberger J.-L.* Summary of Paleogene rodents in Europe // *Papers on fossil rodents*. Los Angeles, 1989. P. 119–127. (Sci. Ser. Natur. Hist. Mus. Los Angeles County.)
- Hartenberger J.-L.* The order Rodentia: Major questions of their evolutionary origin, relationship and suprafamilial systematics // *Evolution relationships among rodents*. N. Y., 1985. P. 1–33. (Proc. NATO Adv. Res. Workshop. Vol. 92.)
- Hassett C. C., Jenkins D. W.* Production of radioactive mosquitoes // *Science*. 1949. Vol. 110. № 2848. P. 109–110.
- Hayes St.* Daily activity and body temperature of the southern woodchuck in north-western Arkansas // *Science*. 1976. Vol. 57. № 2. P. 291–299.
- Holisova V.* Results of experimental baiting of small mammals with marking bait // *Zool. listy*. 1968. Vol. 17. № 4. P. 311–325.
- Hoogland J. L.* The black-tailed prairie dog: Social life of a burrowing mammal. Chicago; L.: Univ. Chicago press, 1994. 530 p.
- Izom'ia V. P.* До вивчення взаємин міне совою-сипохої та дрібними грызунами // *Матер. до пор. вив дріб звір*. Київ, 1932. Вип. 1. С. 93–100.
- Jorgensen E. E., Demarais S., Whitworth W. R.* The effect of box-trap design of rodent captures // *Southwest Natur*. 1994. Vol. 39. № 3. P. 291–294.
- Kami H.* Metodica sistevania pocethoho stavu svista vrchoskeheo (MML) // *Zb. pr. Tatrnsk. nar. parku*. 1984. T. 25. S. 61–66.
- Krebs C. J.* Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus* // *Ecol. Monogr*. 1966. Vol. 36. P. 239–273.
- Lack D.* The natural regulation of animal numbers. Oxford: Clarendon press, 1954.
- Lemen C. A., Freeman P. W.* Tracking mammals with fluorescent pigments: A new technique // *J. Mammal*. 1985. Vol. 66. P. 134–136.
- Lidicker W. Z. J.* Impacts of non-domesticated vertebrates on California grasslands / Eds. H. A. Mooney, L. F. Huenneke // *California grasslands: structure and productivity* Junk W. Publ. The Hague, 1987. P. 273–278.
- Lidicker W. Z. J.* Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem in community dynamics // *Ecol. Monogr*. 1973. Vol. 43. № 3. P. 271–302.

- Lidicker W. Z. J.* Regulation of numbers in small mammal populations-historical reflections and a synthesis // Populations of small mammals under natural conditions: Spec. Publ. Ser. Pymatuning Lab. Ecol. Univ.-Pittsburgh. 1978. Vol. 5. P. 122–141.
- Madison D. M.* Movements and habitat use among interacting *Peromyscus leucopus* as revealed by radiotelemetry // *Canad. Field Natur.* 1977. Vol. 91. P. 273–281.
- Mateva M. H., Janeva V. A., Georgiev G. V.* Study of the migration activity of rodents by labelling leptospirosis // *Ecologia.* 1979. Vol. 5. P. 87–90.
- Mazurkiewicz M.* Elliptical modification of the home range pattern // *Bull. Pol. Acad. Sci.* 1969. Vol. 17. № 7. P. 427–431.
- McKenna M. C.* A note on the origin of rodents // *Novitates.* 1961. № 2037. P. 1–5.
- Mikesic D. G., Drickamer L. C.* Effect of radiotransmitters and fluorescent powders of the activity of wild house mice (*Mus musculus*) // *J. Mammal.* 1992. Vol. 73. № 3. P. 663–667.
- Mineau P., Madison D.* Radiotracking of *Peromyscus leucopus* // *Canad. J. Zool.* 1977. Vol. 55. № 2.
- Morris F. F.* Population studies of some small forest mammals in Eastern Canada // *J. Mammal.* 1955. Vol. 36. № 1. P. 21–35.
- Murie O., Murie A.* Travels of *Peromyscus* // *J. Mammal.* 1931. Vol. 12.
- New J. G.* Dyes for studying the movements of small mammals // *J. Mammal.* 1958. Vol. 39. № 3. P. 416–429.
- Novacek M. J.* Cranial evidence for rodent affinities // Evolution relationships among rodents. N. Y., 1985. P. 59–81. (Proc. NATO Adv. Res. Workshop. Vol. 92.)
- O'Farrell M. J., Clark W. A., Emmerson F. H. et al.* Use of a mesh live trap for small mammals: Are results from Sherman live traps deceptive? // *J. Mammal.* 1994. Vol. 75. № 3. P. 692–699.
- Olsen W. R.* Length of trapping period in population studies // *J. Mammal.* 1975. Vol. 56. № 3. P. 696–697.
- Pankakoski E.* Suppilouloukku — kajttokelpoinen pikkunisakaspöydys // *Lmonnon Tutkija.* 1978. № 82. P. 29–34.
- Pearson O. P.* Habits of *Microtus californicus* revealed by automatic photographic recorders // *Ecol. Monogr.* 1960. Vol. 30. № 3. P. 231–249.
- Pearson O. P.* The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance // *J. Anim Ecol.* 1966. Vol. 35. № 1.
- Pelican J., Zejda J., Homolka M.* Mammals in the urban agglomeration of Brno // *Acta Sci. natur. Bmo.* 1983. T. 17. Fasc. 9. P. 3–49.
- Piechocki R.* Osteologische Kriterien zur Altersbestimmung des Elbelibers, *Castor fiber albus* // *Zool. Abh. Staatl. Tierk.* 1986. Dresden. Vol. 41. № 2. P. 177–183.
- Quay W. B.* A technique for the automatic color marking of shrews // *J. Mammal.* 1948. Vol. 29. № 3. P. 225–234.

- Reichstein H.* Untersuchungen zum Actionosraum und zum Reviever halten der Feldmaus *Microtus arvals* (Pall.). Markierungsversuche // *Ztschr. Säugetierk.* 1960. Bd. 25. № 3/4.
- Richards C. G. J.* The population dynamics of *Microtus agrestis* in Wytham, 1949 to 1978 // *Acta zool. Fenn.* 1985. Vol. 173. P. 35–38.
- Robetson R. A., Shadle A. R.* Osteologic criteria of age in beaver // *J. Mamm.* 1954. Vol. 35. № 2. P. 197–203.
- Salomon M., Klettenheimer B.* A new technique for marking and later recognizing small mammals in the field // *J. Zool.* 1994. Vol. 233. Pt. 2. P. 314–317.
- Scott M. R., Tan T. N.* A radiotracer technique for the determination of male mating in natural populations // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 1985. Vol. 17. № 1. P. 29–33.
- Simpson G. G.* The principles of classification and a classification of mammals // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1945. Vol. 85.
- Sowls L. K., Minnamon P. S.* Glass bead for marking home ranges of mammals // *J. Wildlife Manag.* 1963. Vol. 27. № 2. P. 299–302.
- Stenseth N. C., Ims R. A.* The biology of lemmings. Academic Press, 1993. 543 p.
- Stickel L. F.* A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals // *J. Mammal.* 1954. Vol. 35. № 1.
- Stump W. Q., Anthony R. G.* Use of eye lens protein for estimating age of *Microtus pennsylvanicus* // *J. Mammal.* 1983. Vol. 64. № 4. P. 697–700.
- Swank W. G., Glover F. A.* Beaver censusing by airplane // *J. Wildlife Manag.* 1948. Vol. 12. № 2.
- Szalay F. S.* Rodent and Lagomorph morphotype adaptations, origins, and relationships: Some postcranial attributes analyzed // *Evolution relationships among rodents.* N. Y., 1985. P. 83–132. (Proc. NATO Adv. Res. Workshop. Vol. 92.)
- Taitt M. J.* Cycles and annual fluctuations: *Microtus townsendii* and *Peromyscus maniculatus* // *Acta zool. Fenn.* 1985. № 173. P. 41–42.
- Tamarin R. H., Sheridan M., Levy C. K.* Determining matrilineal kinship in natural populations of rodents using radionuclides // *Canad. J. Zool.* 1983. Vol. 61. № 1.
- Tanaka R.* Investigation into the edge effect by use of capture-recapture data in a vole population // *Res. Popul.* 1972. Vol. 13. P.127–151.
- Taylor K. D., Quay R. J.* Long distance movements of a common rat (*Rattus norvegicus*) revealed by radiotracking // *Mammals.* 1978. Vol. 42. № 1. P. 63–71.
- Tew T. E., Todd J. A., Macdonald D. W.* The effects of trap spacing of population estimation of small mammals // *J. Zool.* 1994. Vol. 233. № 2. P. 340–344.
- Thomas R. E., Bellis E. D.* An eye-lens weight curve for determining age in *Microtus pennsylvanicus* // *J. Mammal.* 1980. Vol. 61. № 3. P. 561–563.

- Tomes G. A.R., Brian M. V.* An electronic method of tracing the movements of beetles in the field // *Nature*. 1946. Vol. 158. P. 551.
- Trojan P., Wojciechowska B.* New method of estimation of rodent residence in investigations performed by the CMR technique // *Bull. Acad. pol. sci. Ser. sci. biol.* 1963. Vol. 11. № 5. P. 375–378.
- Tupicova N. V., Sidorova G. A., Konovalova E. A.* A method of age determination in *Clethrionomys* // *Acta Theriol.* 1968. Vol. 13. № 8. P. 99–115.
- Twigg G. I., Miller H.* The use of Calcium⁴⁵ as an agent for labeling rat populations // *J. Mammal.* 1963. Vol. 44. № 3. P. 335–337.
- Vianey-Liaud M.* Possible evolutionary relationships among Eocene and Lower Oligocene rodents of Asia, Europe and North America // *Evolution relationships among rodents*. N. Y., 1985. P. 277–309. (Proc. NATO Adv. Res. Workshop. Vol. 92.)
- White G. C., Garrott R. A.* Analysis of wildlife radio-tracking data. L.: Acad. press, 1990. 383 p.
- Whitford P. B.* Distribution of woodland plants in relation to succession and clonal growth // *Ecology*. 1949. № 30. P. 199–208.
- Wilson R. W.* Rodent origin // *Papers on fossil rodents*. Los Angeles, 1989. P. 3–6. (Sci. Ser. Natur. Hist. Mus. Los Angeles Country.)
- Winer J. G., Smith M. H.* Relative efficiencies of four small mammal traps // *J. Mammal.* 1972. Vol. 53. № 4. P. 869–872.
- Wolff J. O.* Population regulation in mammals: An evolutionary perspective // *J. Anim. Ecol.* 1997. 66. № 1. P. 1–13.
- Wood A. E.* Early Tertiary vertebrate faunas Vieja Group Trans-Pecos Texas: Rodentia // *Bull. Tex. Mem. Mus.* 1974. № 21. P. 1–112.
- Wood A. E.* The evolution of the rodent family Ctenodactilidae // *J. Palaeontol. Soc. India*. 1975. Vol. 20. P. 120–137.
- Worton B. J.* Kernel method for estimation the utilization distribution in home-range studies // *Ecology*. 1989. Vol. 70. № 1. P. 164–168.
- Wynne-Edwards K. E., Surov A. V., Telitsina A. Yu.* Field studies of chemical signaling direct observations of dwarf hamsters (*Phodopus*) in Soviet Asia // *Chemical signals in vertebrates*. L.: Plenum press, 1992. P. 485–491.
- Wynne-Edwards K. E., Surov A. V., Telitsina A. Yu.* Telemetry assisted behavioral observations of wild dwarf hamsters (*Phodopus campbelli* and *Ph. sungorus*) in Soviet Central Asia. Wash. (D. C.), 1990. (Amer. Biol. Soc. Spec. Publ.)
- Zhigalsky O. A.* Factorial analysis of population dynamics in rodents // *Polish ecological studies*. 1992. Vol. 18. № 1–2. Quarterly. P. 3–158.
- Zukal J.* Estimation of ecological parameters of small mammal communities by a new method of sampling // *Folia zool.* 1993. Vol. 42. № 1. P. 1–12.
- Zukal J., Gaisler J.* Testing of a new method of sampling small mammal communities // *Folia zool.* 1992. Vol. 41. № 4. P. 299–310.



Евгения Васильевна КАРАСЕВА (1919–2001)

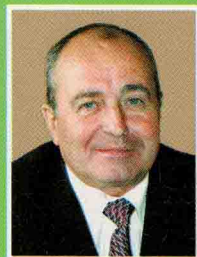
Доктор биологических наук, опытный полевой эколог. Много лет исследовала биологию грызунов разных систематических групп во всех природных зонах России и многих прилегающих стран; автор более 200 публикаций. Ею апробированы и уточнены различные приемы изучения грызунов в естественных условиях, и, в частности, синантропов. Е. В. Карасева много сделала в области медицинской зоологии, выясняя роль грызунов в природных очагах некоторых инфекций, опасных для человека.

Александра Юрьевна ТЕЛИЦЫНА



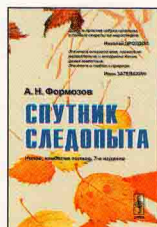
Кандидат биологических наук, этолог школы академика В. Е. Соколова, автор более 60 публикаций. Кроме полевых исследований, она ведет этологические наблюдения и эксперименты по физиологии поведения и в лабораторных условиях. А. Ю. Телицына немало сделала для изучения химических сигналов грызунов, их социального поведения. Объекты ее изучения — хомячки разных видов.

Олег Антонович ЖИГАЛЬСКИЙ



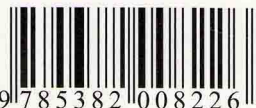
Доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией экологической экспертизы и прогнозирования Института экологии растений и животных УрО РАН. Опубликовал 170 работ, из них три монографии. Основные направления научных исследований посвящены разработке математического моделирования популяционных процессов, системы биологических индикаторов и экологических нормативов для оценки состояния наземных экосистем, подверженных техногенным воздействиям, комплексной системы оценки качества природной среды.

Наше издательство предлагает следующие книги:



3909 ID 72903

НАУЧНАЯ И УЧЕБНАЯ ЛИТЕРАТУРА



9 785382 008226 >

Тел./факс: 7 (499) 135-42-16
Тел./факс: 7 (499) 135-42-46



URSS

Е-mail: URSS@URSS.ru
Каталог изданий в Интернете: <http://URSS.ru>

Любые отзывы о настоящем издании, а также обнаруженные опечатки присылайте по адресу URSS@URSS.ru. Ваши замечания и предложения будут учтены и отражены на web-странице этой книги в нашем интернет-магазине <http://URSS.ru>