

Н.М. ОКУЛОВА, А.К. ГРАЖДАНОВ, В.В. НЕРОНОВ

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЗАПАДНОГО КАЗАХСТАНА



Москва
2016

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской академия наук
Уральская противочумная станция, Республика Казахстан

Н.М. Окулова, А.К. Гражданов, В.В. Неронов

**СТРУКТУРА И ДИНАМИКА
СООБЩЕСТВ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ
ЗАПАДНОГО КАЗАХСТАНА**

Товарищество научных изданий КМК
Москва, 2016

Подготовлено при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Биоресурсы» (2003–2005 и «Динамика биоразнообразия и механизмы обеспечения устойчивости биосистем», раздел «Изменения климата и биоразнообразие» (2009–2011).

Ответственный редактор член-корр. РАН, д.б.н. В.В. Рожнов

Рецензенты: д.б.н. А.Н. Матросов

д.б.н. А.В. Чабовский

Структура и динамика сообществ млекопитающих Западного Казахстана / Окулова Н.М., Гражданов А.К., Неронов В.В.; [отв.ред. В.В. Рожнов]; Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М.: 2016. С. 920. ISBN 978-5-9908416-2-8.

В полупустынях и пустынях Западно-Казахстанской области и её окрестностей (Республика Казахстан) изучена пространственная структура сообществ млекопитающих: видовой состав, видовое богатство, соотношение видов, структура доминирования, закономерности пространственного размещения сообществ разного ранга. Рассмотрена динамика сообществ во времени на материале более чем 70-летних сборов зоологов Уральской противочумной станции. Изучена структура и динамика сообществ млекопитающих и других животных типа «паразит–хозяин», «хищник–жертва», «консорция».

Для зоологов, экологов, зоогеографов, специалистов по медицинской зоологии и охране природы, преподавателей, аспирантов и студентов биологических специальностей.

ISBN 978-5-9908416-2-8

© Окулова Н.М., Гражданов А.К., Неронов В.В., 2016

© Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2016

© Товарищество научных изданий КМК, 2016

”Школа Лайеля учит нас, что все изменения происходят медленно, почти незаметно для глаза в течение многих веков, тысячелетий... Песчинку за песчинкой наносит вода, и капля по капле долбит камень. Если же мы не замечаем этого, то потому только, что жизнь наша коротка, знания ничтожны и равнодушие велико. Под влиянием воды и атмосферных агентов лик Земли претерпевает большие изменения. Через 20-30 лет туземцы не узнают мест, посещённых ими ранее. С исчезновением лесов разрушения на земной поверхности могут происходить гораздо быстрее. Геологические часы Лайеля не имеют ровного хода; они идут скачками и временами требуют поправок на катаклизмы Кювье” (Арсеньев, 2008, с.341)

ОГЛАВЛЕНИЕ

ЧАСТЬ 1. ПРОСТРАНСТВЕННЫЙ АСПЕКТ	5
1. ВВОДНАЯ ЧАСТЬ	6
2. ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ	58
3. СТРУКТУРА И ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ОБЛАСТИ В ЦЕЛОМ И ОТДЕЛЬНЫХ ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ВЫДЕЛОВ	168
4. ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ.....	227
5. СООБЩЕСТВА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В АНТРОПОГЕННЫХ УСЛОВИЯХ.....	275
6. РАЗНООБРАЗИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ РАЗНЫХ РАНГОВ.....	299
7. ТЕРРИТОРИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ГИЛЬДИЙ.....	305
8. ТЕРРИТОРИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ВИДОВ	331
9. КЛИМАТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФАУНЫ	367
10. ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА ФАУН, ДИНАМИКИ АРЕАЛОВ; РОЛЬ РЕК В РАСПРОСТРАНЕНИИ И ФОРМООБРАЗОВАНИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ.....	377
11. ЗАКЛЮЧЕНИЕ О СТРУКТУРЕ И ДИНАМИКЕ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ.....	388
ЧАСТЬ 2. ФУНКЦИОНАЛЬНО-ВРЕМЕННОЙ АСПЕКТ	391
1. ЭКОЛОГИЯ И ДИНАМИКА ОДНОВИДОВЫХ СООБЩЕСТВ – ПОПУЛЯЦИЙ И ГРУПП ПОПУЛЯЦИЙ	393
2. ЭКОЛОГИЯ И ДИНАМИКА ГИЛЬДИЙ	650
3. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ПЯТИ ОТРЯДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОЛУПУСТЫНЬ И СЕВЕРНЫХ ПУСТЫНЬ ЗАПАДНОГО КАЗАХСТАНА.....	668
4. ЗАВИСИМЫЕ СООБЩЕСТВА, ОСНОВАННЫЕ НА ПИЩЕВЫХ И ТЕРРИТОРИАЛЬНО-ПИЩЕВЫХ СВЯЗЯХ.....	674
5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ О СТРУКТУРЕ И ДИНАМИКЕ СООБЩЕСТВ	852
6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ К МОНОГРАФИИ	862
7. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	863
8. ПРИЛОЖЕНИЯ.....	906

Часть I

Пространственный аспект

1. ВВОДНАЯ ЧАСТЬ

1.1. ВВЕДЕНИЕ

Проблема структуры и динамики сообществ животных в составе биогеоценозов – одна из основных в современной экологии. Она объединяет в себе вопросы зоогеографии, синэкологии, экологии факторных воздействий, проблемы многолетней динамики численности, демографии и многие другие, до сих пор ещё недостаточно разработанные. До сих пор для экосистем региона нет удовлетворительной схемы структуры сообществ, недостаточно выявлены основные закономерности их организации. Ещё менее разработаны проблемы динамики сообществ полупустыни. Если динамика популяций в течение сезона или нескольких сезонов изучена подробно, то закономерности динамики популяций в течение десятков, сотен или более лет почти неизвестны. Тем более, почти нет данных о многолетней динамике разновидовых сообществ в биоценозах. Необходимо дальнейшее изучение и оценка воздействия многолетних колебаний климатических условий, в том числе, глобального потепления, на динамику популяций и сообществ. Крайне интересным и важным оказался недавно поднятый вопрос о влиянии многолетних колебаний земной коры, в частности Арало-Каспийского щита, на животное население этого региона. Важнейшим для биогеографии остаётся вопрос о статусе и специфике полупустыни как природной зоны. Весьма интересен и вопрос о динамике границ ареалов животных и их причинах.

Зоологические исследования – важный компонент знаний о природе Земли, без них невозможно слежение за динамикой биоценозов, природой целых регионов. В ряде случаев благополучие или изменения, отмечаемые в животном мире, сигнализируют о благополучии или неблагополучии ландшафта или региона в целом, возникающем из-за воздействия человека или вследствие природных сдвигов. Зоологические данные как компонент системы входят в материалы долгосрочных прогнозов состояния природы регионов.

Помимо сказанного, зоологические исследования сами по себе имеют большую научную ценность для биологии и экологии, т.к. позволяют выявить общие закономерности и региональные особенности многолетней динамики численности, морфологии и физиологии, размножения и смертности, питания, расселения или исчезновения видов, выявить закономерности формирования и жизнедеятельности сообществ живых организмов разного ранга, взаимоотношений животных друг с другом, оценить состав, исследовать структуру и динамику, вплоть до эволюционных изменений, многовидовых и одновидовых сообществ животных.

Эти вопросы имеют не только теоретическое значение. В условиях полупустыни они тесно связаны с проблемами эпидемической опасности территорий, т.к. в состав биоценозов здесь нередко входят возбудители опасных для человека болезней.

Уникальное географическое расположение Западно-Казахстанской области определило наличие целого «букета» природноочаговых инфекционных болезней, общих для человека и животных. Прежде всего, это чума. Эпидемические и эпизоотические проявления этой инфекции известны здесь уже более ста лет. Частые вспышки чумы на западе Казахстана, как и в соседнем Российском Поволжье, в первой половине двадцатого века способствовали тому, что именно здесь формировался мировой опыт борьбы с чумой в новейшей истории. Каждый второй умерший от чумы за последние сто лет в Казахстане зарегистрирован в Западно-Казахстанской области. В настоящее время чумные эпидемии уже не имеют места, но эпизоотии чумы среди грызунов в природе регистрируются почти ежегодно и требуют постоянного надзора (Гражданов, 2006). Все эти обстоятельства послужили основанием для создания сети противочумных учреждений во главе с Уральской противочумной станцией, которая функционирует с 1914 года по сей день (Гражданов, 2008).

На территории области установлены также природные очаги туляремии (Мерлин, 1964; Кондрашкин с соавт., 1970; Гражданов, 1991; Мезенцев с соавт., 1994), лептоспироза (Гражданов с соавт., 2002a), геморрагической лихорадки с почечным синдромом (Гражда-

нов с соавт., 2001; 2002б), Астраханской риккетсиозной пятнистой лихорадки (Гражданов с соавт., 2005), бруцеллёза (Гражданов, 1994; Бирюков, 2001), сибирской язвы (Гражданов с соавт., 1990), пастереллёза (Гражданов с соавт., 1994, 2011а), трихинеллёза (Захаров с соавт., 2001), возможно существование природных очагов токсоплазмоза, лихорадки Западного Нила, (Гражданов с соавт., 2011б), иксодового клещевого борелиоза (Гражданов с соавт. 2012). В области выявлены природные очаги Крымской-Конго геморрагической лихорадки (Смирнова с соавт., 2006; Гражданов с соавт., 2009, 2011), клещевого энцефалита (Гражданов с соавт., 2012).

Существование этих инфекций обеспечивается циркуляцией возбудителей в популяциях носителей – главным образом млекопитающих животных и их эктопаразитами – переносчиками возбудителей болезней. Необходимость изучения природных очагов инфекций и, в первую очередь, чумы вызвала к жизни пристальное и многолетнее изучение природных сообществ и их динамики. Изучение фауны, экологии и динамики населения позвоночных животных – необходимая часть работы противочумных учреждений, т.к. подобные исследования дают научную основу знаний о структуре и динамике природных очагов болезней, основания для территориальных и временных прогнозов активности очагов.

Подобные исследования также имеют ценность как научная основа разработки природоохранных мероприятий, т.к. позволяют получить картину видового состава животных, их численности и размещения, судить о необходимости спасения и охраны видов.

Стремление обобщить накопленные Уральской противочумной станцией зоологические наблюдения за последние более чем полвека и попытаться внести вклад в решение названных выше проблем и является основанием для создания данной книги.

Ввиду обилия материала он был разделён на две части: 1) пространственный аспект и 2) функционально-временной аспект. Тем не менее, обе части представляют собой единое целое.

Некоторые территориальные аспекты характеристик видов мы сочли за лучшее сохранить при описаниях популяций, чтобы не нарушить их целостности.

В книге большей частью используются старые географические названия, которые использовались во время сбора материала. Список старых и новых названий находится в Приложении.

Авторы благодарны коллективу Уральской противочумной станции, на протяжении десятков лет обеспечивавшему получение качественной научной информации. Мы благодарны также руководству Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, особенно чл.-корр. РАН В.В. Рожнову, а также сотрудникам А.В. Чабовскому, А.Б. Савинецкому, Б.Д. Абатурову и всем тем, с кем обсуждалась разделы книги, а также А.Н. Матросову (Институт «Микроб», Саратов). Мы благодарны научному сотруднику географического факультета МГУ О.В. Черницыной за помощь в оформлении картографических данных, а также Т.А. Мироновой (ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН) – за изготовление ряда иллюстраций и фотографий, Ф.Г. Бидашко – за предоставление фотографий.

1.2. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Сведения о фауне территорий, относящихся сейчас к Западно-Казахстанской области Казахстана, содержатся в трудах Н.П. Рычкова (1762, 1771), П.С. Палласа (1786), А.М. Левшина (1832), Э.А. Эверсманна (1850), Н.А. Северцова (1861), Г.С. Карелина (1875), М.А. Богданова (1881), Н.А. Зарудного (1897). Особенно большую роль в дальнейшем исследовании фауны края сыграли путешествия и работы П.С. Палласа, Э.А. Эверсманна, Г.С. Карелина. В начале XX века эту территорию изучали зоологи А.Н. Седельников, Н. Бородин (1903), Б.А. Кузнецов (1928), братья В.Э. и Е.Э. Мартино (1925), В.Н. Бостанжогло, С.И. Оболенский (цит. по: Огнёв, 1925) и другие исследователи. Ими были добыты данные о составе фауны, распространении и численности животных, составлены коллекции, легшие в основу дальнейших работ.

В 1908 г., в связи с возникновением чумных эпидемий и необходимостью принятия экстренных мер по их диагностике и локализации в местных условиях была создана Урдинская противочумная лаборатория, а в 1914 г. – Уральская противочумная станция, которая возглавила работы по изучению природы чумных эпидемий в крае. В начале века в составе экспедиций по изучению чумы в Волго-Уральском междуречье работал академик Д. К. Заболотный. Продолжая свою работу в области из года в год, зоологи-противочумники создали мощный пласт зоологической информации, до сих пор ещё полностью не освоенный и обработанный. В 30-х гг. XX в. в системе Уральской противочумной станции работали Ю. М. Ралль, впоследствии сотрудник Ростовского НИ противочумного Института, известный чумолог, автор ряда всемирно известных монографий о чуме; М. П. Демяшев, всю жизнь посвятивший изучению животных области и ставший их замечательным знатоком; в 40-е гг. тут работал молодой С. С. Шварц, будущий действительный член АН СССР; в посёлке Сасык-Тау под руководством Ю. М. Ралля проходил студенческую практику В. В. Кучерук, известный советский зоолог и чумолог, а также зоологи отделений Г. Гамов, В. Г. Попов, М. М. Скарзов и другие.

В 50-х гг. из России и Украины на станцию приехали молодые зоологи, среди которых В. Л. Шевченко, впоследствии кандидат наук, заведующий зоологической лабораторией, В. И. Маштаков, также всю жизнь проработавшие в области, зоологи Э. И. Гаврилов (в дальнейшем член-корреспондент АН Казахстана), Б. В. Трошенко, А. К. Федосенко (кандидаты наук), Н. М. Окулова (впоследствии доктор наук) и другие. Самоотверженно трудились местные зоологи П. В. Чесноков, М. М. Козин, В. И. Каймашников и другие. В более поздние сроки на станции и в её отделениях работали Г. А. Медзыховский (к. б. н., заведующий зоологической лабораторией), К. А. Ершов, Ф. Г. Бидашко (к. б. н., заведующий лабораторией эпизоотологии особо опасных инфекций). Сейчас на станции и в её отделениях растёт новая смена молодых специалистов.

В тесном контакте с зоологами на базе Уральской противочумной станции в разные годы работали известные врачи-микробиологи и эпидемиологи, составившие славу российской и советской науки, такие как первый заведующий Уральской противочумной лабораторией Г. И. Кольдов, выявивший эпизоотии чумы среди сусликов и домовых мышей в 1913 г., врачи Д. А. Голов, А. Н. Князевский, профессор Н. А. Гайский, М. М. Чумбалов, профессор И. С. Тинкер. Работой Уральской ПЧС ряд лет руководил известный врач-эпидемиолог, выдающийся специалист по чуме В. Н. Фёдоров. Уральская противочумная станция всегда была научной базой, а Западно-Казахстанская область – полигоном для научных исследований природной очаговости чумы для сотрудников Всесоюзного (Российского) научно-исследовательского противочумного института «Микроб» (г. Саратов). Здесь работали известные зоологи доктора биологических наук Б. К. Фенюк, И. М. Мамонтов, А. Г. Иофф, Б. С. Кубанцев, В. П. Козакевич, Е. Н. Нельзина, И. С. Солдаткин, Н. В. Попов, кандидаты биологических наук – Г. А. Кондрашкин, А. С. Бурделов, В. С. Агеев, и многие другие.

С 30-х гг. XX в. по настоящее время зоологи станции постоянно ведут мониторинговые исследования колебаний численности и фенологии массовых видов грызунов области – малого суслика, песчанок, мышевидных грызунов. Будучи необходимыми для слежения за эпизоотической активностью природных очагов и, следовательно, для охраны здоровья людей, эти работы имеют самостоятельную научную ценность. К настоящему времени собраны материалы по динамике численности ряда видов и сообществ животных в разных ландшафтных условиях области за сроки в 40–70, а иногда и более лет. Этот уникальный материал никогда и нигде в мире не мог бы быть собран без существования противочумной системы.

Значительные средства и усилия больших коллективов учёных, направленные на изучение чумы, в частности, и в Западно-Казахстанской области, позволили уже в 30–40-х годах выявить целый комплекс закономерностей существования чумного микроба в природных очагах. Кроме того, полученные зоологические данные позволили более детально изучить животный мир края, собрать материалы по биологии и распространению животных

в местах и для видов, ранее практически не изученных. Представление о масштабе работ и охвате территории области работами чумологов может дать карта пунктов обследования за 2002 год (рис.1). Помимо плановых работ противочумная станция периодически предпринимала совместные исследования отдельных научных вопросов силами всех зоологов станции, что позволяло получить одновременно массовый сравнимый материал. Так, в 1942 г. было предпринято одновременное для нескольких десятков пунктов области изучение соотношения видов млекопитающих, в 1962 г.–одновременное для ряда пунктов изучение процессов размножения (размер выводка) у всех видов млекопитающих. В последующие годы таким способом исследовали возрастной состав, упитанность малых сусликов и песчанок, численность тушканчиков, хищных птиц, роль каменок, гнездящихся на курганчиках сусликов, в эпизоотологии чумы и т.д. В 50-х гг. и позже зоологи внимательно изучали особенности популяций в условиях пиков численности (степные пеструшки, обыкновенные, общественные полёвки, мыши). В этот период сотрудники саратовского противочумного института «Микроб» совместно со специалистами станции проводят экспедиционные исследования природных очагов туляремии на территории области; детально изучается пространственная структура поселений животных и очагов инфекций в целом.

Время выдвигает новые проблемы. С 1963 г. по настоящее время, т.е. уже более полувека, детально отслеживается процесс колонизации и состояние популяций большой и краснохвостой песчанок на территории области. Специалисты станции также активно изучали изменение эпизоотической обстановки в связи с расселением этих песчанок с юго-восточного Прикаспия. Были выявлены также природные очаги нового для Казахстана вирусного заболевания человека – геморрагической лихорадки с почечным синдромом на севере области. В настоящее время, уже в конце XX-го и начале XXI вв. возникли эпидемиологические, эпизоотологические и зоологические проблемы, связанные с экспансией серой крысы и блохи *Pulex irritans*, с восстановлением численности волка, вселением или увеличением численности ряда видов хищников (степная кошка, шакал). Возникает новый комплекс проблем, связанный с изменением не только климатических условий, но и с антропогенным воздействием на природные комплексы, изменением социально-эконо-

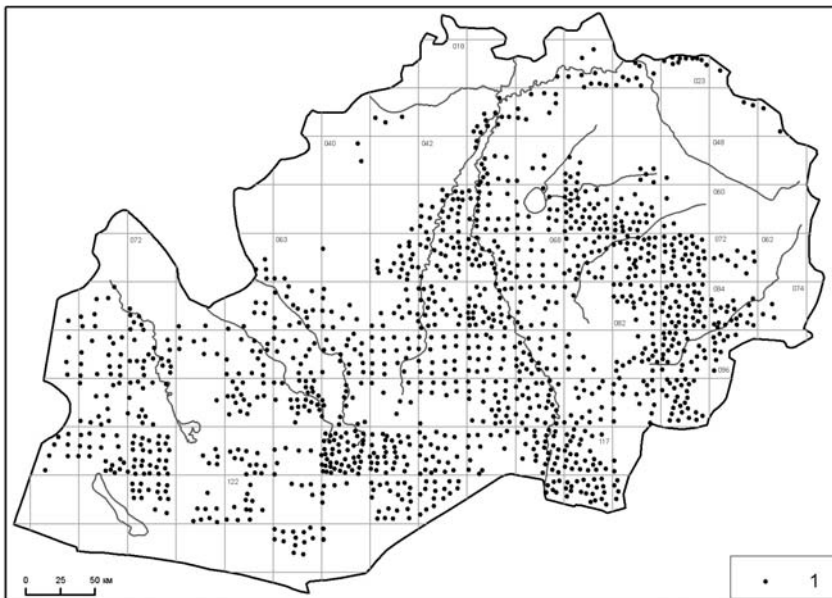


Рис. 1. Точки обследования (1) территории Западно-Казахстанской области зоологами УПЧС в 2002 г.

мического устройства общества. Новейшие достижения науки ведут к разработке молекулярно-генетической структуры видов в очагах.

Крупные исследования фауны области проводили также сотрудники системы АН СССР, а впоследствии – РАН. В конце 40-х гг. XX в. в связи с развитием полезащитного лесоразведения был создан Джаныбекский стационар комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР (Экологические процессы в аридных экосистемах, 2001), работающий с августа 1949 г. до сих пор. Джаныбекский стационар (ныне принадлежащий Институту лесоведения РАН) организовал и осуществлял научное руководство его работой известный лесовед и создатель биоценологии как науки академик В. Н. Сукачёв. В дальнейшем стационаром руководил профессор А. А. Роде. На стационаре не только активно разрабатывались проблемы степного лесоразведения, но были созданы условия для действительно комплексного, биоценологического изучения природы края. Немалый вклад внесли в эту работу зоологи, много лет жизни отдавшие работе на стационаре: д.б.н. Л. Г. Динесман, к.б.н. Г. В. Линдеман; более 40 лет посвятил стационару профессор, д.б.н. Б. Д. Абатуров, впервые детально изучивший роль малого суслика в создании ландшафта полупустынь, давший оценку энергетических процессов в популяциях позвоночных животных полупустыни. Там же ряд лет работал его ученик, впоследствии член-корреспондент РАН М.–Р. Д. Магомедов, к.б.н. В. В. Груздев, д.б.н. А. В. Быков и другие зоологи.

Большой вклад в изучение животного мира области внесли исследования ряда научных экспедиций, организованных также для изучения районов полезащитного лесоразведения. Из них особенно большое значение имели экспедиции Института географии АН СССР (Москва) и ЗИН АН СССР (Ленинград) в 50-х гг. XX в. Среди зоологов Института географии, проводивших в течение ряда лет свои исследования в области, следует упомянуть С. В. Кирикова, К. С. Ходашову, а среди участников экспедиций ЗИН – крупнейших зоологов, профессоров Б. С. Виноградова, И. М. Громова, Н. К. Верещагина, Исследование млекопитающих в области и её окрестностях проводили также зоологи А. С. Строганова, В. А. Фоканов, палеонтологи Р. Д. Масловец, А. Г. Малеева. Работы зоологов академической системы позволили уточнить фаунистический состав млекопитающих области, внести вклад в решение проблемы зоологического районирования, изучить воздействие вновь созданных лесных массивов на состояние популяций животных, разработать проблему биологической продуктивности, влияния млекопитающих на состояние ландшафта, изучить доисторические и исторические сдвиги в структуре фауны, получить ценные сведения о древних доисторических животных и современных движениях границ ареалов.

Свой вклад в изучение фауны области вносят и местные зоологи (П. В. Дебело и др.). В последние десятилетия в области успешно проводили и продолжают вести свои палеонтологические исследования А. И. Дмитриев (2001, 2004), Ф. Г. Бидашко.

1.3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы архивные данные Уральской противочумной станции (УПЧС) Казахстана, её отделений и противочумных пунктов на территории Западно-Казахстанской области и частично за её пределами, в Гурьевской области, за период 1937–2002 гг. В сборе материала принимали участие специалисты-зоологи Уральской противочумной станции и её отделений. По техническим причинам данные за ряд лет не вошли в книгу. В связи с тем, что территория области включает как эндемичные, так и неэндемичные по чуме участки, изученность её нельзя считать достаточно равномерной. Так, противочумниками слабо изучены Казталовский, Джаныбекский районы, а также группа северных районов области – Зеленовский, Чингирлауский, Бурлинский, бывший Приуральный, пригороды г. Уральска.

Расчёты по соотношению видов получены на территориях отрядов следующих подразделений станции: 1) Калмыковский противочумный пункт (ПЧП) или отделение

(ПЧО)–1942–1943, 1950–1971, 1974–1975, 1979–1981, 1999–2002 гг.; 2) Урдинский ПЧП или ПЧО–1940, 1942, 1961, 1963–1964, 1968–1970 гг.; 3) Джангалинский ПЧП или ПЧО–1937, 1940–1943, 1961, 1963–1969, 1980–1981, 1999–2002 гг.; 4) Джамбейтинский ПЧП или ПЧО–1942, 1961–1968, 1980–1982, 1999–2002 гг.; 5) Фурмановский ПЧП или ПЧО–1942, 1961–1968, 1980–1982 гг.; 6) Северные районы (Зеленовский, Чингирлауский, Бурлинский, бывший Приуральный, пригороды г. Уральска): 1942, 1961, 1966 гг.; 7) Чапаевский ПЧП или ПЧО–1942–1943, 1961–1969, 1981–1982, 1999–2002 гг. Материалы по учётам численности малого суслика, домовый мыши, малых песчанок представляют собой сплошные ряды обычно от 1950 до 1996 г., подробности приведены в каждом конкретном случае. Расположение основных стационаров см. рис. 22; ландшафты области представлены на фото 1–20.

Для характеристики территории нами рассмотрены результаты работы в 53 выделах на территориях работ эпидотрядов станции в течение одного или нескольких сезонов, иногда ряда лет. Фактическое число обследованных точек значительно больше, т.к. эпидотряд в каждом случае обследовал за сезон несколько десятков точек. Масштаб охвата территории и места сбора материала на примере одного года показаны на рис. 1. Данные по конкретным точкам использованы главным образом для составления **кадастра фауны**. В данной книге мы не ставили себе задачи составления полного кадастра фауны, т.к. это – отдельная большая работа. Наша цель – привести материалы по отдельным видам и районам, чтобы показать, насколько полным может быть кадастр распространения животных, составленный по архивам противочумной станции, а также для уточнения распространения некоторых видов в области. Для составления кадастра использованы материалы, упомянутые выше для расчёта соотношения видов, а также данные по эпидотрядам: Новая Казанка (1984, 1999), Чапаево (1983, 1987, 1995, 1999), Есенсай (1980–1983, 1989, 1994), Урда (1983, 1993), Кара-Тюбе (1994), Байгазы (1994), Калмыково (1987–1989), северные районы (1992, 1995, 1999), Фурманово (1984, 1989–1991), Джамбейта (1980, 1982, 1984, 1986, 1999), Кзыл-Капкан (1979–1981, 1983, 1984), Айбас (1983, 1990, 1991), Терень-Кудук (1980, 1982–1985, 1994), Кисык-Камыш (1994), Новый Уштаган (1937–1950), ряд точек на севере Гурьевской обл.

Ландшафтное деление территории дано в соответствии с географическими взглядами авторов и в связи со сложившейся в противочумной системе схемой ландшафтно-эпизоотологических районов (рис. 2), и характеристикой районов в главе 2. В 1976 г. в работу противочумной системы была введена формальная сетка деления территории (Методические рекомендации...1976). Детали и принципы использования такой сетки освещены в монографии «Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири» (2004). В основу сетки заложены принципы создания государственных топографических карт на основе международной карты масштаба 1:1.000.000 (в 1 см: 10 км), в которую входят 144 карты масштаба в 1 см: 1 км. Каждый лист «километровой» карты содержит 4 листа карт масштаба в 1 см: 500 м, получившие условное наименование «первичные районы», которые, в свою очередь, содержат по 4 листа карт 250-метрового масштаба, названные «секторами» первичных районов, рамки которых имеют строго регламентированные географические координаты. В итоге, лист карты масштаба в 1 см: 10 км содержит 2304 сектора. Система нумерации секторов аналогична правилам формирования номенклатур отечественных топографических карт и оперирует восьмизначными цифрами, состоящими из трехзначных номеров 10-километровой и километровой карт. Буквенные обозначения 500-метровых (А, Б, В, Г) и 250-метровых (а, б, в, г) карт заменены на цифры 1, 2, 3 и 4. Форма листов топографических карт (и соответствующих секторов) близка к трапеции, а их проективная площадь плавно увеличивается при движении к экватору. В пределах Западно-Казакстанской области площади секторов варьируют от 81 до 87 кв. км.

Современная система GPS-навигации даёт результаты гораздо более точные, чем формальная сетка, что устраняет необходимость использования сетки, но для обобщения ранее накопленных данных формальная сетка необходима и даёт более точные данные о размещении объектов, чем другие методы.

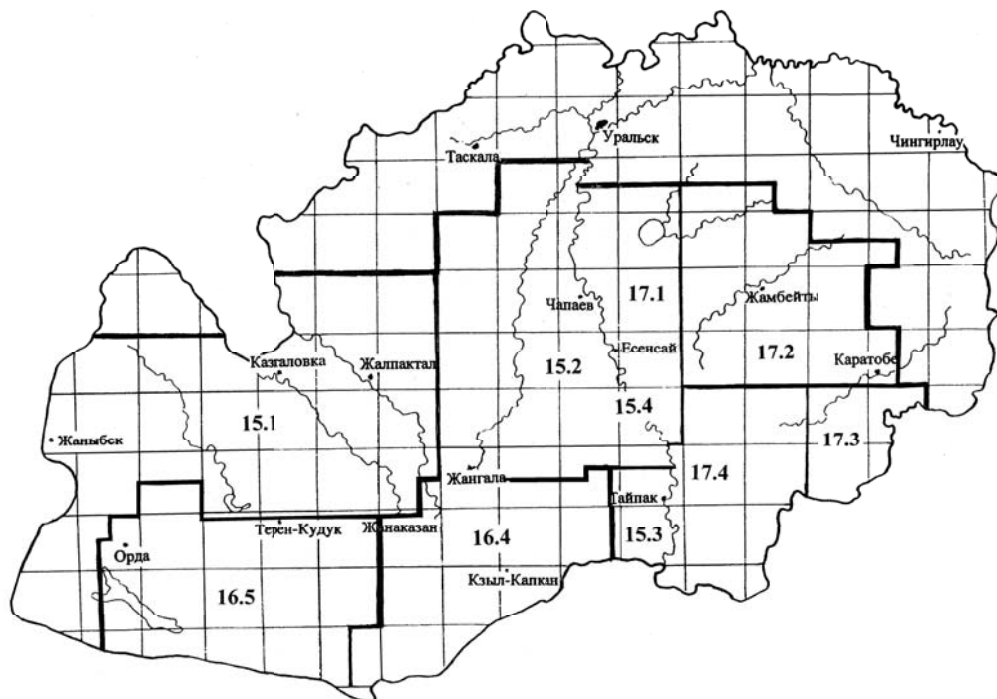


Рис. 2. Картограмма ландшафтного районирования в зоне деятельности УПЧС. Ландшафтно-эпизоотологические районы (ЛЭР): 15.1 – Центральный полупустынный; 15.2 – Приуральный полупустынный; 15.3 – Приуральный пустынный; 15.4 – пойма р. Урал; 16.4 – Северо-Восточный песчаный; 16.5 – Урдинский песчаный; 17.1 – Зауральный полупустынный; 17.2 – Джембейтинский степной; 17.3 – Бийрук-Карагобинский; 17.4 – Зауральный пустынный

Применение сетки, в сочетании с точной географической привязкой на местности, позволило с необходимой точностью локализовать места сбора полевого материала и легко наносить на карты места с быстро меняющимися географическими названиями, что характерно для условий Западно-Казахстанской области с развитым кочевым и отгонным животноводством (за период с 1976 г. географические названия мест менялись до трех раз). При картировании ареалов в каждый сектор вносился только один факт наличия здесь грызуна без учета повторностей. Подобные регистрации поимок, с точностью, близкой к 25 кв. км, ведутся с 1976 по настоящее время (в книге до 2002 г.). По ним составляли карты ареалов и вели расчёты коэффициента ассоциации r_a (тетракорический показатель связи, Лакин, 1973) видов в гильдиях. При составлении карт ареалов были использованы также литературные, архивные, опросные и музейные сведения о точках находок зверьков. Квадраты сетки показаны на рис. 3.

Картографические иллюстрации составлены на основе данных по численности с использованием методов зоологической картографии (Тушикова, Комарова, 1979). В некоторых случаях использовали картограммы, приведённые зоологами в отчётах. Конкретные особенности составления карт приводятся в соответствующих разделах.

Диагностика видов. Ввиду того, что в качестве зоологов на станции, особенно в начальный период, иногда работали недостаточно квалифицированные специалисты, возможны ошибки в дифференциации домовый и лесной мышей (до 1950 г.), общественной и обыкновенной полёвок, бурозубок рода *Sorex* и белозубок рода *Crocidura* (*C. suaveolens* *C. leucodon*). В последние годы установлено, что в районе работ обитает скорее всего не обыкновенный европейский ёж, а белогрудый (*Erinaceus concolor* Martin, 1838, Пав-

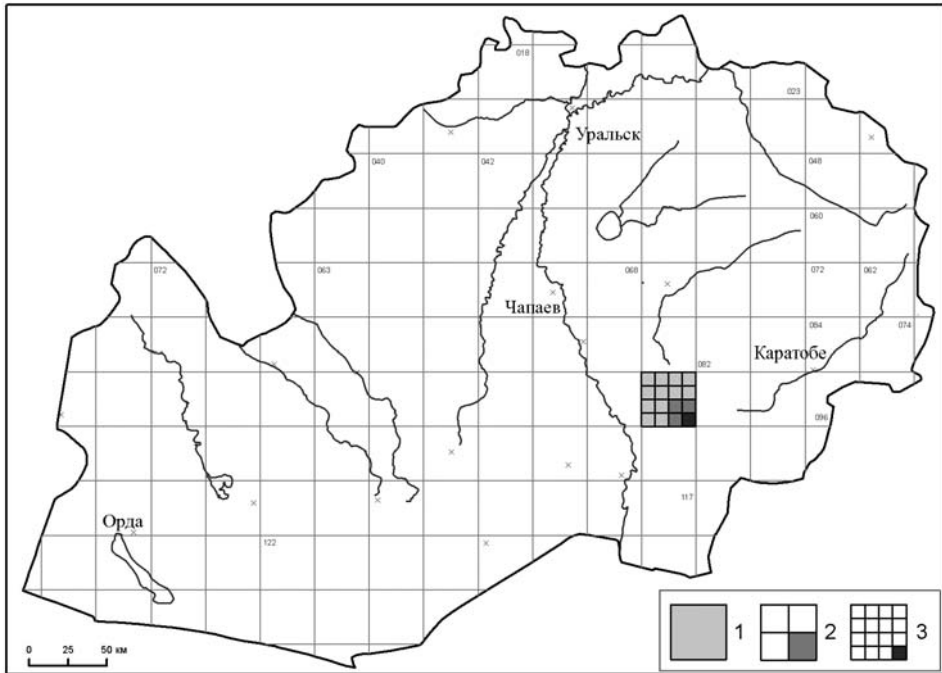


Рис.3. Схема деления территории на квадраты формальной сетки; 1 – лист карты; 2 – первичный район; 3 – сектор.

линов, 2003). В предыдущие периоды эти формы не различали, равным образом и как виды-двойники серых полёвок группы *Microtus arvalis*. Поэтому в дальнейшем мы, говоря «*E. concolor*», имеем в виду ежей, отнесённых ранее к виду «европейский ёж», а говоря об обыкновенной полёвке, имеем в виду всю группу *M. arvalis sensu lato* (в данном случае *M. arvalis obscurus* и *M. rossiaemeridionalis* вместе).

В работе использовали различные **индексы**. Так, для характеристики фауны использовали следующие показатели:

$D_s = 1/\sum p_i^2$, показатель разнообразия по Симпсону, где p_i – доля вида в сравниваемых выделах

ИВ – индекс встречаемости – доля особей данного вида в общем числе животных.

ВД = Sc/\bar{s} – индекс разнообразия видового состава (Уиттекер, 1980), где Sc – общее число видов во всех выделах, \bar{s} – среднее число видов в одном выделе

Ics = $2c/a+b$ – индекс сходства фаун Чекановского-Съёренсена, где c – число общих видов, a и b – число видов на сравниваемых участках

p_i – доля особей данного вида в общем числе особей, отловленных в выделе каким-либо методом. Будучи выраженным в процентах, этот показатель характеризует соотношение видов (ИВ).

IA = $P/(10+T)$ – индекс аридности Мартонна, где P – годовая сумма осадков, мм, а T – среднемесячная температура воздуха, °C (цит. по Дрё, 1976)

I = $1-1/2\sum |p_{ih}-p_{jh}|$ – мера перекрывания экологических ниш (Шенброт, 1986), где p_{ih} и p_{jh} – доли видов в сравниваемых выделах.

I_к = $(2a+b-2c)/2$ – индекс синантропии Б. Клауснитцера (1990), где a – доля вида в населении зверьков в населённых пунктах, b – то же в агроценозах и скирдах, c – то же в природных биотопах.

Константность видов оценена по Ю.Н. Нешатаеву (1987) – доля лет, когда вид был обнаружен, от общего числа лет наблюдений.

При изучении **размножения** животных использовали следующие показатели: процент беременных от всех самок в популяции (**ИР**), среднее число эмбрионов на 1 беременную самку (**СЧЭ**), показатель интенсивности размножения (**ПИР**) условный показатель размножения (**УПР**).

ПИР – число эмбрионов, обнаруженное у всех вскрытых самок, делённое на число половозрелых самок. Выражается в числе эмбрионов, приходящемся на 100 половозрелых самок.

УПП – произведение среднего числа эмбрионов, приходящегося на одну самку, на процент размножающихся самок в месяц максимального размножения (для сусликов и песчанок) и на весеннюю (исходную) численность в числе зверьков на га в апреле.

Учёты численности. При анализе фаунистического состава, при картографировании животного населения и в других случаях важно иметь сравнимые показатели численности для всех видов, что не всегда возможно из-за разнокачественности способов учёта животных. Наиболее убедительным мог бы быть показатель числа особей на гектар территории, но такие данные не всегда доступны при задачах работы противочумных учреждений, когда для мониторинга эпидемической опасности территории необходимы массивные ежесезонные учёты некоторых видов, а ряд видов не представляется необходимым или возможным учитывать. Поэтому при оценке обилия млекопитающих в целом (глава 3, табл. 10) мы использовали комплексную балльную оценку, основанную на многолетнем зоологическом опыте, литературных данных, материалах многолетних учётов различными методами. Метод балльных оценок сам по себе, уже в силу своей грубости и простоты оказывается, хотя и не детальным, но достаточно надёжным.

Для учёта численности мелких млекопитающих использовали стандартные, принятые в противочумной системе методы (Кучерук, 1952). Так, учёты малого суслика и малых песчанок вели главным образом капканно-площадочным методом. В последние годы для учёта весенней численности сусликов часто применяли метод учёта нор-веснянок. Б. Д. Абагуровым (1984) была показана высокая степень корреляции результатов учётов этими методами. Кроме того, при учёте малых песчанок в начале (30–40-е гг. XX в.) и в последние годы иногда использовали ловушки Геро. Для учёта численности мелких мышевидных млекопитающих использовали метод ловушко-ночей с ловушками Геро; результаты этих учётов даются в числе зверьков на 100 ловушко-суток (лс). Учёт степной пеструшки, иногда общественной полёвки вели с помощью учёта нор, колоний, реже – раскопок колоний. Результаты выражали в числе зверьков на гектар. Учёты тушканчиков вели в ночное время с движущегося автомобиля. Отлавливали и определяли тушканчиков, попадающих в свет фар автомобиля. Результаты выражали в числе тушканчиков на 10 км маршрута. С автомобиля проводили также учёт дневных хищных птиц (результаты – также в числе экз. птиц на 10 км маршрута).

Метеорологические данные получены в местных гидрометеостанциях г. Уральска, пп. Фурманово, Джамбейта, Чапаево, Урда, Новая Казанка (1950 по 1989 гг.), Новый Уштаган (1940, 1941, 1952–1965, 1977–1981 гг.), на ГМС Калмыково – с 1932 по 1999 гг.

Анализ факторных воздействий. В своей работе мы исходили из концепции целостности биосферы в целом и её животной компоненты. Основными внешними факторами, определяющими численность вида, следует считать местные метеорологические воздействия, такие, прежде всего, как температура воздуха и количество осадков, поскольку эти факторы влияют и на самих зверьков, и на состояние кормовой базы животных – фитофагов. Однако и другие внешние абиотические факторы биосферы, более отдалённые (солнечная и геомагнитная активности, скорость замедления вращения Земли, колебания факторов гравитации, колебания уровня Каспийского моря и др.), оказывают своё заметное, иногда прямое, а чаще опосредованное воздействие на животное население. В ряде случаев существенны и биотические факторы, связанные с пищевыми, территориальными или другими взаимоотношениями видов в биоценозах.

Поиски воздействующих факторов вели путём статистического сопоставления численности зверьков с показателями внешних факторов или предшествующей численности

зверьков. В качестве показателей погоды использовали среднемесячные данные по температуре воздуха (в °С) и количеству осадков (мм) за все месяцы года, а также по сезонам: зима (с декабря предыдущего года по февраль года учёта), весна (март-май), лето (июнь-август), осень (сентябрь-ноябрь), а также со среднегодовыми показателями температуры воздуха и количества осадков. Данные по солнечной (СА, числа Вольфа) и геомагнитной (ГМА, в индексах Бартельса A_p) активностям взяты по В. Ф. Логинову с соавт. (1991), колебания уровня Каспия (УК)—по Н. И. Аловой с соавт. (1993). Использовали также показатели изменений уровня гравитации — «потенциал долгопериодной части приливообразующей силы Луны и Солнца» (G_p в $\%_{00}$) по А. П. Дуброву (1990) и показатель скорости замедления вращения Земли (СЗВЗ); эти данные взяты у Н. С. Сидоренкова (2002) и Ю. А. Колесника (2002).

Метод климатических полей в применении к многолетним данным по численности животных разработан Н. М. Окуловой (2001). Он состоит в том, что данные многолетних учётов разделяют на три градации — мало, средние и много, и в виде значков разной величины или формы наносят на систему координат, где ось абсцисс — среднемесячная температура воздуха, а ось ординат — годовая сумма осадков. Обводят контуры всего поля обитания вида, средних и оптимальных условий. Координаты срединной точки с оптимальными условиями обозначают как «центроид оптимума». Метод позволяет выделить наиболее общие климатические предпочтения видов, сравнивать географические популяции в пределах вида и в разных ландшафтах, разные виды и т. д.

Для видов, не поддающихся стандартным методам учёта или редко встречающихся (общественная полёвка, степная пеструшка, пutorак, хомячки и др.) при составлении климатических полей можно использовать такой показатель как **доля вида** среди животных, попавших на бактериологическое исследование в течение сезона или года, или же прочие показатели численности. Метод этот, безусловно, далёк от совершенства, но достаточно корректен для сравнения лет и районов области в случае однородной группы видов, в пределах которой исчисляется соотношение. Так, мы вычисляли доли видов в группе мелких мышевидных млекопитающих (для землероек, полёвок, мышей), в группе малых песчанок (тамарисковая и полуденная), тушканчиков, хомяков и хомячков.

При **статистической обработке** материала проводили подсчёты в соответствии с методами *описательной статистики* (средняя арифметическая M , ошибка среднего арифметического m , коэффициент вариации CV). В случае необходимости использовали оценку близости эмпирических распределений к нормальному типу с помощью критериев Колмогорова-Смирнова KS и χ^2 . Далее, в соответствии с результатом, использовали параметрические (для нормальных распределений) или непараметрические (для распределений, отклоняющихся от нормальных) методы анализа. При статистической обработке данных использовали ПЭВМ и ППП Stadia и Statistica. Коэффициент корреляции Пирсона r или коэффициент ранговой корреляции Спирмена r_{sp} использовали как показатели тесноты связи. Коэффициент детерминации $R = r^2$ обозначает долю объяснённой дисперсии. *Тренд* многолетнего ряда численности (направленное изменение ряда численности той или иной формы в течение периода наблюдений) определяли с помощью расчёта корреляции численности с порядковым номером года тем или иным корреляционным методом в зависимости от нормальности распределения.

В случае анализа *факторных воздействий* обработка велась непараметрическими или параметрическими методами корреляционного, регрессионного и спектрального анализов, а также методом анализа временных рядов. Численность зверьков методами линейной и нелинейной регрессии сопоставляли с показателями года учёта и предшествующего года, для более отдалённых воздействий использовали анализ временных рядов. При регрессионном анализе производили сравнение эмпирических взаимосвязей со статистическими моделями более 20 видов (линейная, полиномы до 6-й степени, степенная функция (степени от 0.5 до 2), логарифмическая, экспоненты 6 видов, гиперболы 6 видов), выбирая те, которые при достоверности $p < 0.05$ имеют максимальный коэффициент детерминации R . Оценку уравнений вели по F-критерию. Анализ *временных рядов* вели с целью выявления ретроспективных автокорреляционных (с предшествующей численностью вида)

и кросс-корреляционных (с предшествующими факторами среды) связей численности животных. Использовали удаление трендов методом первых разностей, а затем вели расчёт по методам, разработанным для анализа временных рядов (Чистяков, 1989; Боровиков, Боровиков, 1997). Таким образом удавалось выявить связь численности с факторами, действовавшими до 16–20 и более лет тому назад. Хотя подобные связи практически не поддаются биологической интерпретации, они могут быть использованы для прогноза.

Для целей прогноза численности в ряде случаев использовали уравнения *множественной регрессии*. Факторы для их составления выбирали из числа выявленных достоверных связей. При построении уравнений множественной регрессии использовали полиномы, отражающие линейный или нелинейный характер связи численности с факторами. При этом также выбирали модели, наиболее соответствующие реальным данным по R . Проверку достоверности уравнений вели по критерию Фишера F при $p \leq 0.05$. Проверка достоверности коэффициентов при аргументах проводилась по критерию Стьюдента. Использовали модели только с достоверными коэффициентами.

Анализ циклов динамики численности вели методами спектрального анализа Фурье (Дженкинс, Ватс, 1971). Кроме того, использовали предложенный Henttonen et al. (1985) индекс цикличности S_{cycl} , равный среднему квадратическому отклонению от десятичного логарифма численности зверьков: при $S_{cycl} \leq 0.5$ популяция считается ациклической, а при $S_{cycl} > 0.5$ – циклической.

В ряде случаев использовали методы *многомерного анализа* (кластерный, факторный анализы), подробности применения которых приведены в соответствующих разделах. В качестве критериев достоверности использовали t - критерий Стьюдента или F - критерий, что также оговорено в соответствующих разделах.

Основная масса фотографий сделана старшим зоологом УПЧС Ф. Г. Бидашко (фотоаппараты Cannon 450 D и Cannon 5 D mark III), в меньшей мере – н. с. ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН Т. А. Мироновой (фотоаппарат Nikon D 5000). Фото пугачей предоставлены лаб. мелких млекопитающих Московского Зоопарка. Чёрно-белые фото сделаны Н. М. Окуловой оптическим фотоаппаратом Zenit-C. Все фотографии (за исключением снимков горностая) сделаны на территории работ – в Западно-Казахстанской области или её окрестностях. Для ориентировки места фотографирования ландшафтов и животных отмечены на картосхеме области (рис. 4).

Общий объём работ составлял ежегодно в каждом из 2–5 эпидотрядов от каждого отделения или противочумного пункта: около 20 га весенних учётов численности малого суслика, ежесезонно 10–15 га учётов малых песчанок (там, где они есть), 2000–7000 ловушко-суток методом ловушко-линий давилками Геро. Ежегодно один эпидотряд отлавливал 1000–10 000 зверьков, в среднем около 10 000 экз. на отделение, или около 50 тыс. экз. на всю станцию ежегодно. Конкретные объёмы проделанной работы приводятся в соответствующих разделах.

В тексте приняты следующие сокращения: ЗКО – Западно-Казахстанская обл.; ЗММУ – Зоологический музей Московского университета; УПЧС – Уральская противочумная станция; ПЧО – противочумное отделение; ПП – полуденная песчанка; ТП – тамарисковая песчанка.

1.4. ПРИРОДА И РАЙОНИРОВАНИЕ

1.4.1. Общая характеристика природы

Природные условия Западно-Казахстанской области, отличаясь значительной степенью аридности, тем не менее, довольно разнообразны. Территория области простирается по обе стороны среднего течения р. Урала, охватывая северную часть Прикаспийской низменности, северо-западную часть Подуральяского плато и южные отроги Общего Сырта. Наибольшая площадь приходится на Прикаспийскую низменность, которая в физико-географическом отношении на большей части представляет собой суббореальную полупу-

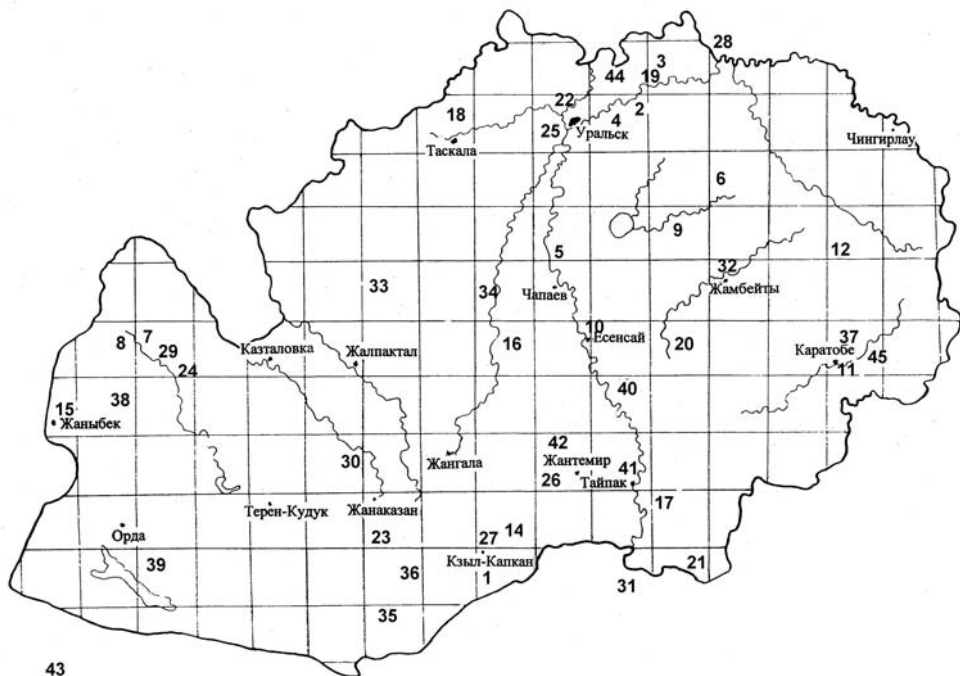


Рис. 4. Места фотографирования ландшафтов и животных. Обозначения пунктов: 1 – Балсалтан; 2 – Красная школа; 3 – Ембулатовка; 4 – Фёдоровка; 5 – Чагатай; 6 – Талдыбулак; 7 – Ащиузек; 8 – Талдыпан; 9 – Есен-Анкаты; 10 – Есенсай; 11 – Каратобе; 12 – Караагаш; 13 – Ескиенды; 14 – Коктау; 15 – Джаныбек; 16 – Кордон-1; 17 – Бекет; 18 – Большая Ичка; 19 – Быковка; 20 – Оленты; 21 – Каскасуат; 22 – Кабылтобе; 23 – Зинулла; 24 – Богет; 25 – Кресты; 26 – Байгазы; 27 – Кзыл-Капкан; 28 – Кирсановка; 29 – Шмидт; 30 – Токсоба; 31 – Индер; 32 – Джамбейты; 33 – Талдыкудук; 34 – Грачи-1; 35 – 12-й аулсовет; 36 – Екпинды; 37 – Едыгетогай; 38 – Таралган; 39 – Урдинские пески; 40 – Караул-Тюбе; 41 – Калмыково; 42 – Тайпакский район; 43 – Тау-Тюбе Астраханской обл.; 44 – Дарьинское, 45 – Мамбетер.

стыню, сформировавшуюся на супесчаной морской равнине раннехвалынского возраста высотой от 0 до 50 м над уровнем моря (Доскач, 1979). Согласно природному районированию, эта территория принадлежит к Волго-Уральской ландшафтной провинции (Физико-географическое..., 1968). Только южная окраина области заходит в пустынную зону и относится к Прикаспийской провинции. Для этих территорий характерно наличие обширных песчаных массивов и впадин, нередко занятых солеными озерами и сорами.

К северу и северо-востоку от Прикаспийской низменности лежат северо-западная часть Подуральского плато и южные отроги возвышенности Общий Сырт. В северной части области отроги Общего Сырта имеют характер плоских возвышенностей с крутыми южными склонами, а в восточной – пологих склонов Подуральского плато высотой до 150–200 м. над уровнем моря. По зональному положению эта территория относится к Илекской провинции степной зоны (Физико-географическое..., 1968) и характеризуется господством полынно-злаковых сухих степей.

В свете современных концепций господствующих по площади полупустыни Западного Казахстана, учитывая характер их географической среды, целесообразно относить к особой категории геоекотон, т.е. переходных геосистем, занимающих пограничные пространства между природными зонами (Залетаев, 1989; Неронов, 2000; Николаев, 2003). В настоящее время «екотон» в широком смысле может быть определен как переходный

природно-территориальный комплекс (ПТК) различной степени целостности и полноты, возникающий при взаимодействии геопотоков соседствующих эколого-географических систем (как естественных, так и антропогенных). Такое взаимодействие порождает в экотоне особые функциональные механизмы, не свойственные ни одной из взаимодействующих систем, а также его специфические свойства и структуру (Ecotones..., 1991; Залетаев, 1997; Неронов, 2001).

Специфические черты непосредственно Прикаспийского полупустынного геоэкотона помимо буферного характера географического положения этой территории определяются еще и пограничной колебательной эволюцией (Берг, 1952; Николаев с соавт., 1997), проявившейся в неоднократных зональных сменах природы и глубоких морских вторжениях на протяжении четвертичной истории этого региона. Все эти факторы обусловили формирование в Прикаспии совершенно особого типа географической среды и физико-географического процесса, резко отличных как от настоящих степных, так и от типичных пустынных. Внешним их выражением является дробно дифференцированный ландшафт со специфическим микро- и мезорельефом, гидроклиматическим режимом и почвенным покровом, что, в свою очередь, создает особую среду обитания для растений и животных.

1.4.2. Геологическое строение, рельеф и история становления ландшафтов

Территория Северного Прикаспия по основным чертам тектонического строения рассматривается геологами как единая Прикаспийская впадина (синеклиза), располагающаяся в пределах юго-восточного выступа древней Русской платформы. Последний охватывает резко различающиеся по рельефу Прикаспийскую низменность и Подуральское плато, образующие геоструктурную единицу первого порядка – Прикаспийскую синеклизу (Шлыгин, 1969). Основу ее древнего фундамента составляют осадки палеозоя, преимущественно карбона, которые погребены под платформенным чехлом меловых и палеогеновых отложений Подуральского плато и более молодыми комплексами мезозоя и кайнозоя в самой Прикаспийской низменности. Мощность осадочного чехла в области наибольшего погружения фундамента достигает 6–10 км. Для Прикаспийской синеклизы характерно также большое количество брахиантиклинальных структур – куполов, почти всегда содержащих соляное ядро.

Заходящий в пределы Западного Казахстана своими южными отрогами Общий Сырт сложен преимущественно юрскими и меловыми породами и вместе с другими структурами Высокого Заволжья соответствует восточной части Волго-Камской антеклизы. Это район широкого распространения коротких брахиантиклинальных складок северо-западного простирания, осложненных сбросами. В кайнозое эта территория вместе с соседним Уралом испытала значительное поднятие, превратившись в возвышенное и сильно расчлененное плато. Окончательное формирование морфоструктуры южной части Общего Сырта произошло в новейшее время, когда вдоль моноклинали, разделяющей Волго-Камскую антеклизу и Прикаспийскую синеклизу, происходили дифференцированные тектонические движения, включая разломы. В настоящее время эта территория отличается увалисто-волнистым рельефом с широкими плоскими водоразделами увалов (сыртов), пологими слабоволнистыми склонами и широкими долинами рек, расчленяющими отдельные сырты. Абсолютные высоты возрастают от 50–65 м на юге до 150–200 м на севере (фото 4).

Большое влияние на формирование современных ландшафтов Северного Прикаспия оказали крупномасштабные плейстоценовые колебания уровня Каспийского моря в диапазоне около 200 м – от –140 до +50 м абсолютной высоты (Доскач, 1979; Рычагов, 1996; Свиточ, Янина, 1997; Михайлов с соавт., 1998). На протяжении трансгрессивных периодов воды внутреннего моря неоднократно соединялись с Азово-Черноморским бассейном посредством Маньчского пролива, который затем в фазы морских регрессий вновь деградировал. В целом трансгрессии Каспия соответствовали, как правило, влажным и

прохладным климатическим эпохам, а регрессии – аридным, что подтверждается многочисленными палеонтологическими, геохимическими и палеогеографическими данными (Федоров, 1980, Вронский, 1980 и др.).

Самой обширной была раннехвалынская трансгрессия Каспия, которая произошла в начале позднего плейстоцена, охватила всю Прикаспийскую низменность и развивалась в обстановке заметного похолодания и увлажнения климата, соответствующей периоду валдайского оледенения на Русской равнине (рис. 5). Береговая линия этого бассейна прослеживается до отметок 45–50 м абсолютной высоты от западных границ области до склонов Подуральского плато на востоке (Леонтьев, Фатеева, 1965). Наибольшей высоты (50 м) она достигает у подножия Общего Сырта. На юге ее граница отмечается у северного края Рын-песков около нулевой абсолютной отметки. Временем отступления раннехвалынского моря (15–16 тыс. лет) датирован возраст континентального развития большей части территории Западного Казахстана в пределах Прикаспийской низменности (Варушенко с соавт., 1987). В позднехвалынское время расширение Каспийского бассейна охватило лишь внутренние части Прикаспийской низменности. Береговая линия этой трансгрессии проходила примерно по нулевой горизонтали, а ее отложения распространены в Северном Прикаспии в виде широкого пояса между абсолютными отметками 0 и –21 м (Доскач, 1979). Возраст ландшафтов, сформировавшихся на верхнехвалынских отложениях, оценивается исследователями в 9–10 тыс. лет.

Позднейшие голоценовые (за последние 10 тыс. лет) изменения уровня Каспия имели уже много меньший масштаб (от –34 до –20 м абсолютной высоты) и не затронули территорию Западно-Казахстанской области, хотя, несомненно, воздействовали на ее ландшафты посредством изменения увлажненности региона и уровня грунтовых вод (Геннадиев с соавт., 1994). Например, новокаспийская трансгрессия в эпоху своего максимального развития (около 8 тыс. лет назад) достигала отметки –20 м (Рычагов, 1996), захватив, таким образом, полосу современной приморской равнины. Данные радиоуглеродного анализа свидетельствуют о наличии трансгрессий примерно 5,4–6,4 и 3,0–3,4 тыс. лет назад (Леонтьев с соавт., 1977). За историческое время (2000–2500 лет) после перехода от суббореальной эпохи к субатлантической диапазон изменений среднего уровня Каспия составил 7–9 м от –32...–34 до –25 м абсолютной высоты (Рычагов, 1993; Михайлов с соавт., 1998). Минимальный уровень бассейна (–32 м абсолютной высоты) зафиксирован во время дербентской регрессии (VI–VII века н.э.), которая запечатлена в исторических памятниках (знаменитые дербентские стены и затопленная набережная) и литературных источниках. Последний максимум уровня моря пришелся на самое начало XIX века (Леонтьев с соавт., 1977), сменившись затем долгосрочной тенденцией снижения. Особен-

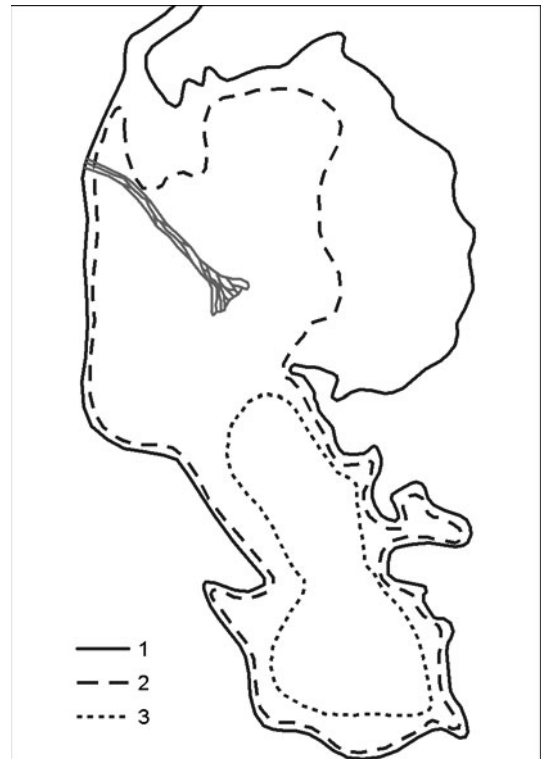


Рис. 5. Контурсы Каспийского моря в разные исторические периоды (Лисицын, 1964)
 1 – Хвалынское море;
 2 – Хазарское море;
 3 – самое низкое стояние вод Хвалынского моря

но резкое падение уровня моря было характерно для 30-х гг. XX столетия, а позже – с 1978 г. – он снова начал повышаться.

Первичный морской рельеф Прикаспийской низменности, несмотря на хорошую «сохранность», все-таки претерпел некоторые изменения под воздействием различных экзогенных процессов. На первых этапах континентального развития территории в позднем плейстоцене важнейшие черты местных ландшафтов сформировались под воздействием господствующих перигляциальных условий с высокой степенью аридности. Среди рельефообразующих процессов ведущая роль на выровненных поверхностях принадлежала аридному выветриванию с локальной активизацией суффозионных, дефляционных, озерных, эрозионных и, возможно, мерзлотных процессов. Вероятно, именно к этому времени приурочено формирование характерного микрозападного рельефа, имеющего, скорее всего, палеокриогенный генезис (Николаев с соавт., 1997; Гаель, Смирнова, 1999), а не суффозионно-просадочное происхождение вследствие радиально-латерального перераспределения легкорастворимых солей, как считалось ранее.

В пределах Волго-Уральского междуречья Прикаспийская низменность представляет собой пологую морскую равнину с наивысшими абсолютными отметками на севере в 40–50 м и постепенным уклоном к югу, в направлении моря (Якубов, 1955). Поверхность нижнехвалынской части Северного Прикаспия сложена в основном глинами и суглинками, нередко переслаивающимися с песками. В связи с молодостью континентального развития территории многие формы рельефа морского дна сохранили здесь свои первоначальные черты вплоть до настоящего времени и еще относительно слабо затронуты процессами денудации. Общая монотонность рельефа нарушается лишь многочисленными бессточными впадинами разнообразных очертаний и разной величины, занятыми, как правило, лиманами, полупересохшими озерцами, солеными топями (грязями) или гольми солончаками (так называемыми сорами), а также отдельными массивами бугристых, бугристо-котловинных и грядовых песков, представляющих собой результат вторичного перевевания хвалынских песчаных отложений.

Позднихвалынская трансгрессия Каспия оставила после себя аккумулятивную равнину, сложенную преимущественно песками, которые подверглись интенсивному перевеванию с формированием барханного, а позже полого-грядового рельефа. В настоящее время для северо-западной части обширного песчаного массива Волго-Уральских песков (Рын-пески, Урдинские пески) характерны гряды бугристых песков шириной до 3–6 км (нарыны), длина которых достигает 15–25 км (Гаель, Смирнова, 1999).

В современном рельефе Прикаспийской низменности находят отражение не менее 80% известных здесь соляных куполов, что свидетельствует о продолжающемся их росте в послехвалынское время. Во многих случаях они поднимаются над плоской поверхностью равнины и образуют наиболее заметные неровности ее поверхности. Наиболее заметные изолированные куполообразные возвышенности представлены холмами-«горами» Бешоки (ок. 50 м), Чапчаги (14,9 м) и Малое Богдо (34 м). Эти возвышенности сопровождаются значительными впадинами, занятыми крупными солеными озерами. Благодаря относительному поднятию поверхности над погребенными куполами расположенные здесь формы микрорельефа (различные ложбины, западины, бугры) приобретают специфические очертания. Карстовые образования имеют ограниченное и строго локальное распространение (Якубов, 1955) (фото 14). В окрестностях массива Бешоки на днищах и стенках воронок глубиной от 6–7 до 20 м обнажаются гипсы, прикрытые плитами известняка, щебенкой и глинистыми осыпями.

Область Подуральского плато представляет собой возвышенную холмисто-увалистую равнину с повсеместным проявлением соляной тектоники, расчлененную многочисленными реками и саями на небольшие по площади водораздельные массивы. Западная часть плато, расположенная в пределах рассматриваемой территории, отличается общей выровненностью и широким распространением не только денудационных, но и аккумулятивных поверхностей. Здесь также представлены нижнехазарские аллювиальные равнины, слабо возвышающиеся над морской нижнехвалынской равниной Прикаспийской низменности.

Из факторов, определяющих особенности формирования мезо- и макроформ рельефа Северного Прикаспия, в настоящее время существенную роль играет ветер, а среди процессов, связанных с его деятельностью, особо широкое распространение получила дефляция, проявляющаяся в перевевании песков (Спиридонов, 1978). Ее заметное воздействие наблюдается, как правило, локально – в виде природно – (древние очаги периодической дезертификации) и антропогенно-обусловленных (очаги и массивы современного опустынивания) очагов. Наибольшее распространение получили очаги дефляции второго типа, приуроченные к участкам песчаных равнин с интенсивным хозяйственным использованием либо в настоящее время (кошары, скотопрогонные тропы, дороги и т.п.), либо в недалеком прошлом (перевыпасаемые пастбища, заброшенные пахотные угодья – залежи, оросительные каналы и т.п.). В результате эоловой аккумуляции образовались крупные песчаные массивы и шлейфы навеванных песков, занимающие в настоящее время значительные площади на юге рассматриваемой территории. Из группы процессов, связанных с выветриванием, необходимо упомянуть суффозионные, которые характерны для выветренных, слабо дренируемых поверхностей, сложенных легкими и средними суглинками. В целом, интенсивность и характер большинства геоморфологических процессов в условиях полупустыни находятся в тесной зависимости от литологии поверхностных отложений и характера первичных неровностей осушившегося морского дна.

В условиях исключительной равнинности и слабого развития процессов денудации в пределах рассматриваемой территории особое значение приобретает микрорельеф, едва ли не целиком определяющий облик ландшафтов Прикаспийской низменности. Он складывается из микрозападин, ложбинообразных понижений, образующих межзападинную ортогональную сеть, межзападинных повышений и плоских участков. На плотных почвах широко представлены зоогенные комплексы микрорельефа, связанные с жизнедеятельностью еще недавно многочисленного здесь малого суслика (*Spermophilus pygmaeus* Pall.). Жилые сусликовины представляют собой холмики диаметром 2–3,5 м и сложены выбросами грунта с глубины 1–2 м, где располагаются гнездовые камеры. Даже с учетом крайне неравномерного пространственного распределения их средняя относительная площадь на благоприятных для грызуна участках может достигать 8–10% (Виноградов, 1985). Все это придает солонцовым микроповышениям сусликовин статус одного из важнейших элементов классического трехчленного комплекса полупустынь (фото 50).

Резюмируя приведенные выше сведения по геоморфологии Северного Прикаспия, можно сделать вывод о большом значении блочно-западного и зоогенного микрорельефа в формировании пространственной дифференциации и функциональной организации полупустынных комплексов. Не меньшая роль отводится и массивам песков, характеризующимся особыми водным режимом, растительностью и почвенными условиями, в частности подвижностью и бедностью субстрата (Кулик, 1979; Гаель, Смирнова, 1999). Именно геоморфологический фактор является решающим в формировании типичных для этой территории микрокатен, состоящих из нескольких высотных ярусов (Николаев с соавт., 1997).

1.4.3. Климатический режим

1.4.3.1. Общая характеристика климата и других абиотических условий

Специфика гидроклиматических условий Западного Казахстана заключается, прежде всего, в высокой континентальности климата и резкой засушливости региона. Первая проявляется в значительных суточных и годовых колебаниях метеорологических элементов, а вторая – в малом количестве атмосферных осадков (180–300 мм) при высокой испаряемости (до 1000–1300 мм), значительной сухости воздуха и относительно малой облачности. Следствием этого является слабое развитие естественной гидрографической сети, т.е. фактическая бессточность большей части района. По ряду комплексных показателей юг Северного Прикаспия является самым засушливым районом Европы, а в пределах

бывшего СССР уступает лишь пустыням Средней Азии (Агроклиматический..., 1960). Проведенные расчеты гидротермического коэффициента (ГТК) для ряда метеостанций Западного Казахстана, позволяют отнести эту территорию к средне- и умеренно аридной зоне (ГТК составляет порядка 0,4–0,8 при нормализованном индексе аридности 0,4–0,7), а согласно агроклиматическому районированию – к сухому району с безморозным периодом 140–180 дней.

К числу основных климатообразующих факторов в исследуемом регионе относятся, прежде всего, радиационный режим и атмосферная циркуляция, которые в свою очередь, определяются географическим положением территории – сравнительно низкой широтой и удаленностью от водных бассейнов (влияние Каспийского моря сказывается лишь в пределах узкой прибрежной полосы) и характером подстилающей поверхности, т.е. равнинностью территории. Положение территории во внутреннем секторе Евразии, обуславливает преобладание здесь на протяжении всего года антициклональных процессов над циклональными.

Зимние условия циркуляции атмосферы полностью устанавливаются обычно в первой половине ноября и с этого времени основные атмосферные процессы зависят от положения отрога мощного Азиатского антициклона и деятельности умеренного и арктического фронтов. Циклонические прорывы с юга Каспия и Средиземного моря, достигающие наибольшего развития в феврале-марте, обуславливают неустойчивый характер зимней погоды и преобладание пасмурных дней с отдельными оттепелями. Средняя температура января на большей части рассматриваемой территории составляет -11 – -14°C , однако в отдельные дни возможны суровые морозы, достигающие -40 – -44°C . Зимние месяцы характеризуются повышенными скоростями ветра (4,5–5 м/с). Особенно сильные ветры наблюдаются в феврале и марте, что вызывает развитие метелей и поземок, приводящих к сдуванию снега.

В силу целого ряда причин зимний период Западного Казахстана характеризуется малоснежностью (мощность снежного покрова редко достигает здесь 15–25 см к первой половине марта), а на крайнем юге и неустойчивостью снежного покрова (т.е. отсутствием его сплошного залегания в течение 30 и более дней) (Агроклиматический..., 1960). Продолжительность зимы с устойчивым снежным покровом составляет в среднем 3–4 месяца. Достаточно суровая зима при невысоком снежном покрове обуславливает глубокое промерзание почвы (до 1,5 м и более), а резкие перемены в дневном ходе метеорологических элементов могут повлечь за собой образование гололедицы – знаменитого «джута» полупустынь и северных пустынь, становящегося причиной массовой гибели домашнего скота и диких животных (Слудский, 1963).

Весна в полупустыне проходит довольно быстро, поэтому мерзлая почва не способна поглотить большую часть талой и атмосферной воды, которая либо испаряется, либо стекает по кратковременным водотокам в обширные ложбинообразные понижения (соры). Уже в третьей декаде апреля отмечается устойчивый переход среднесуточной температуры воздуха через $+10^{\circ}\text{C}$, соответствующий началу безморозного периода. Однако крайне неустойчивая погода, также как и зимой обязанная усиленной циклонической деятельности, часто обуславливает возврат холодов, приводящих к заморозкам в воздухе и на почве. Весенний максимум осадков практически не выражен, поэтому этот сезон довольно засушлив, и первые дни с относительной влажностью воздуха менее 30% начинают отмечаться уже в апреле. Вообще для рассматриваемой территории чрезвычайно характерна неустойчивость весенних осадков. В отдельные влажные весны их выпадает в 3–4 раза больше нормы, тогда как в сухие – они совершенно отсутствуют или выпадают в незначительных количествах.

Типичное летнее состояние атмосферы с размытым барическим полем и слабой местной циркуляцией сильно прогретых сухих воздушных масс устанавливается в первой-второй декаде мая. Для него характерна малооблачная, очень сухая, жаркая и мглистая погода. При средней температуре воздуха в июле $+23$ – 25°C средняя дневная температура обычно превышает в июле $+30^{\circ}\text{C}$, а абсолютные максимумы достигают $+41$ – $+44^{\circ}\text{C}$, а на поверхно-

сти почвы $+60$ – $+70^{\circ}\text{C}$. Суточные амплитуды температуры характеризуются в этот период наибольшими величинами -14 – -15°C . Нижняя облачность часто не превышает $0,1$ – $0,3$ балла, а продолжительность солнечного сияния в июле, соответственно, возрастает. Все эти обстоятельства способствуют высокой инсоляции территории. Установление в отдельные периоды интенсивного выноса сухого сильно прогретого воздуха с территории закаспийских пустынь приводит к еще большему повышению среднесуточных температур воздуха до $+37$ – 42°C при относительной влажности всего 15 – 20% . В это время дуют суховеи – сильные, буквально иссушающие всю растительность ветры юго-восточных и южных румбов. Редкие в это время года прорывы циклонов и внутримассовая конвекция только в отдельных случаях вызывают кратковременные осадки ливневого характера и приводят к установлению более влажных западных ветров. Запасы влаги в почве летом уменьшаются до предела, и практически прекращается развитие даже приспособленных к таким условиям многих полупустынных и пустынных растений.

Осенний сезон, равно как и весенний, довольно короткий и сухой. Он наступает на изучаемой территории при переходе среднесуточной температуры воздуха через $+15^{\circ}\text{C}$ в сторону понижения примерно во второй декаде сентября. Первые заморозки после вторжений холодного воздуха с севера наблюдаются примерно в конце сентября, а иногда и значительно раньше. К концу осени периоды похолоданий учащаются и становятся более продолжительными, увеличивается облачность, чаще выпадают осадки в виде дождя и снега. Также как и в весенние сезоны, осенью в отдельные годы могут наблюдаться существенные изменения в количестве осадков: от их полного отсутствия до обильных дождей -60 – 80 мм в сентябре и до 100 мм в октябре. В целом благодаря ним увеличивается влажность почвы, а, следовательно, вновь создаются благоприятные условия для активизации вторичной вегетации естественной растительности. В среднем осеннее падение температуры происходит медленнее, чем соответствующее ее нарастание весной, продолжительность вегетации растений несколько удлиняется и может достигать 160 – 180 дней, а для отдельных наиболее приспособленных видов (полыни, прутняка) – даже до 240 – 250 дней.

Таким образом, климат Прикаспийской полупустыни и сопредельных районов в целом характеризуется большой инсоляцией, резкими годовыми и суточными амплитудами конкретных метеорологических элементов, жарким летом, холодной зимой, короткими переходными сезонами, малой влажностью воздуха и в среднем незначительными, но весьма колеблющимися по величине в отдельные годы осадками. Проявлениями местного климата являются также большая устойчивость ветров, зимние оттепели, гололед и метели. Ярко выраженные многолетние флуктуации метеорологических условий в диапазоне от степного до пустынного режима приводят к существенным изменениям флористического состава и урожайности фитоценозов, вегетативного и семенного развития растений (Гордеева, 1959 и др.), а также к сменам аспектов населения мелких млекопитающих (Ходашова, 1960). Все эти характерные черты полупустынного климата свидетельствуют о его отличии как от типичного степного, так и настоящего пустынного (Берг, 1952) и подчеркивают, с одной стороны, его переходный характер, а с другой – качественное своеобразие, служащее еще одним доводом в пользу отнесения полосы полупустынь к категории особых географических объектов – геоэкотонов.

1.4.3.2. Характеристика космических, глобальных и региональных абиотических факторов

Ландшафты Земли и, в частности, изучаемые территории, как и живые компоненты этих ландшафтов (микроорганизмы, растения и животные), испытывают не только воздействие местных погодно-климатических условий, но и космических, глобальных, региональных. Космические, глобальные, региональные факторы, как правило, имеют многолетнюю цикличность, воздействие которой на популяции обычно (кроме, может быть, некоторых работ по солнечной активности) не было заметным для учёных при краткосрочных наблю-

дениях численности, которые практиковались в XX веке. Только сопоставление наблюдений за несколько десятков лет, накопленных к XXI веку, позволяет частично выявить воздействие этих факторов.

К космическим воздействиям относится множество факторов, из которых наиболее известны и существенны **солнечная активность (СА)** и **геомагнитная активность Солнца (ГМА)**. Как видно из данных за годы работы (Логинов с соавт., 1991; Солнечные данные, 1976–1986), эти показатели меняются волнообразно. За период работ прошло не менее пяти 11-летних циклов солнечной активности (рис. 6) – 1944–1954 (максимум в 1948–1949 г.), 1955–1964 (1957), 1965–1975 гг. (1968), 1976–1985 (1980–81), 1986–1996 (1989). В среднем интенсивность образования солнечных пятен за период от 40-х гг. XX столетия до начала XXI в. была максимальной в середине XX в. (1957). Геомагнитная активность, как то следует из рис. 6, имеет не столь ярко выраженную цикличность и меньшую амплитуду, чем СА. Биологическое значение этих факторов показал ещё А. Л. Чижевский (1976), который обращал особое внимание на биофизические воздействия на уровне клетки живых организмов и показал, что СА (как и связанная с ней ГМА) влияют на целый комплекс земных процессов, не только таких, как морские течения, погода, но и на такие, как численность животных, состояние микроорганизмов, иммунные процессы у человека, распространение болезней, их исходы и течение. Впоследствии эти положения были подтверждены множеством других исследований (например, Колесник, 2002), обозреть которые в рамках данной работы нет возможности.

Важным глобально-космическим фактором, связанным с динамикой взаимодействия планет солнечной системы и Солнца является «**Скорость замедления вращения Земли**» (СЗВЗ). За годы, рассмотренные в нашей работе, отмечено возрастание этого показателя от 1955 г. до 1970–1980 гг. с началом снижения в последующие годы (рис.7). Положительный тренд показателя имеет вид параболы.

Геофизик Н. С. Сидоренков (2002; 2004) показал, что изменения скорости замедления вращения Земли значимо воздействуют на земные процессы – морские течения, атмосферные процессы и т. д. Он обратил внимание на тесную зависимость смены типов атмосферной циркуляции и изменений температуры воздуха от скорости вращения Земли. Имеет место цепочка воздействий, связанных со СЗВЗ: рост замедления – опускание уровня Каспийского моря – рост гравитации и рост среднегодовых температур – уменьшение количества осадков в пустынной зоне – иссушение озёр – снижение уровня грунтовых вод.

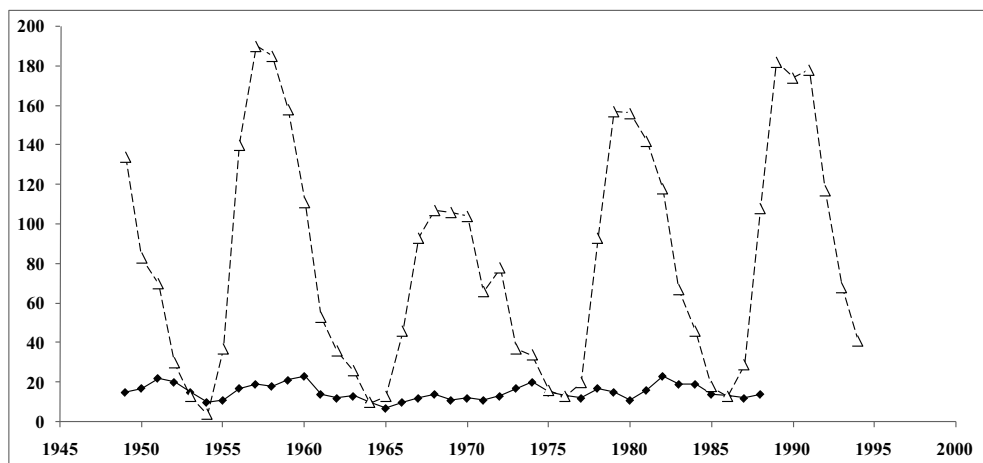


Рис.6. Циклы солнечной (СА) и геомагнитной (ГМА) активности (1949–1994 гг.). Пунктир – солнечная активность (числа Вольфа); сплошная линия – геомагнитная активность (Индексы Бартельса, Ap)

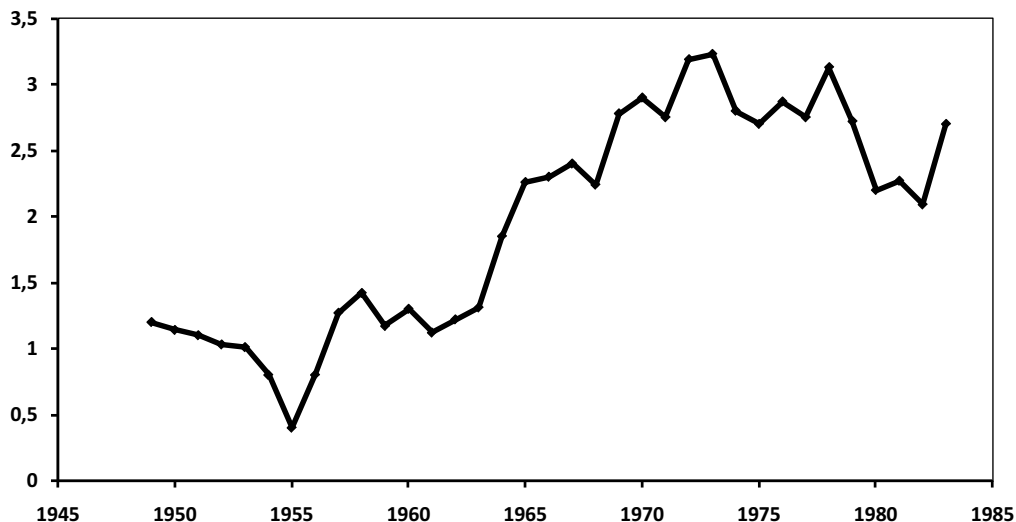


Рис. 7. Изменение скорости замедления вращения Земли (1949–1983 гг., по Колеснику, 2002)

Глобально-космическим фактором, влияющим на состояние популяций животных, является также «**приливообразующая сила Луны и Солнца**» (ПСЛС), которая, по А. П. Дуброву (1990), является важным фактором, влияющим не только на морские приливы, но и на гравитационные процессы в живых клетках и организмах, т.е. влияет на скорость и направление биохимических реакций, мембранные свойства клеточных оболочек со всеми вытекающими отсюда изменениями в обмене веществ, скорости роста, процессах размножения и смертности. Этот показатель (рис.8) изменялся за годы работ также волнообразно, но без заметной в течение 40 лет правильности в смене подъёмов и спадов

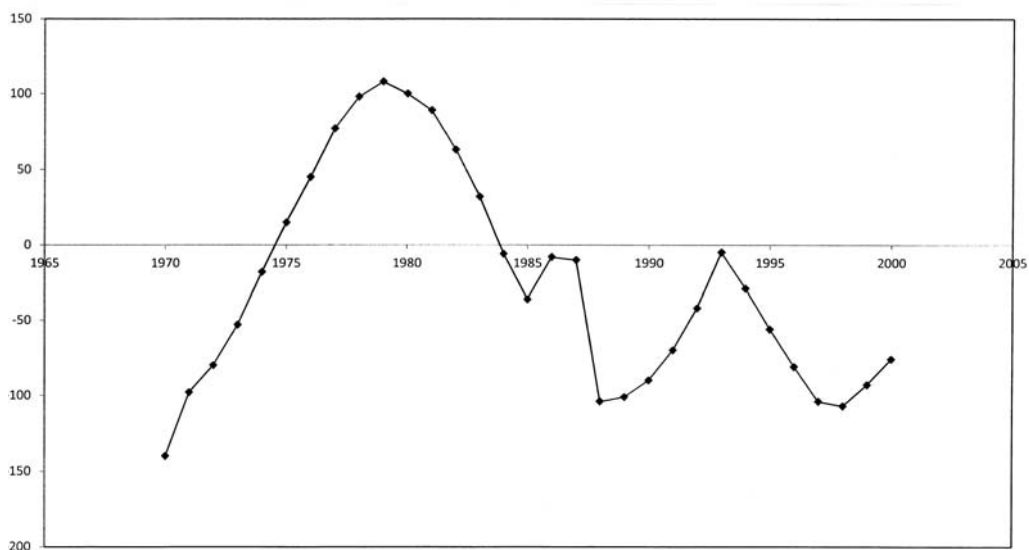


Рис. 8. Колебания приливообразующей силы Луны и Солнца, 1970–2000 гг. (по Дуброву, 1990)

приливообразующей силы. Начиная от минимальных значений показателя в 1970 г. имел место подъём до максимальных значений в 1978–1980 гг., после чего наступил постепенный спад, длящийся до 2000 г.

Важным глобальным фактором, во многом связанным с выше названными процессами и влияющим на климат региона, а также на множество других процессов в изучаемых биоценозах, является **глобальное потепление** (Будыко, 1977; Переведенцев с соавт., 2000). Глобальное потепление сказывается в основном в изменениях климата, которые будут рассмотрены в последующих разделах, а также в изменениях состава атмосферы.

Среди региональных факторов для изучаемой местности существует такой геофизический феномен как колебания Арало-Каспийского щита, и, прежде всего, **колебания уровня Каспийского моря** (Алова с соавт., 1993 и др.). С 40-х гг. XX в. до 1976 г. наблюдалось постепенное поднятие дна Каспийского моря и падение уровня моря (рис. 9, на оси абсцисс знак минус при показателях уровня моря для простоты опущен). С 1976 г. началось относительно быстрое поднятие уровня, которое достигло минимума в 1985 г. (срок наблюдений). Описание кривой этого процесса дано Н.И. Аловой с соавт. (1993). Снижение уровня Каспия до 1976 г. привело к изменениям гидрографической обстановки в регионе, особенно – в Волго-Уральских песках, о чём будет сказано ниже. Менялась и обстановка в районах Западно-Казахстанской области, удалённых от реки Урал – главной водной артерии, существенно влияющей на климат и микроклимат прилегающей местности. Уровень Каспия положительно связан со скоростью замедления ВЗ, и отрицательно – с гравитацией со знаком; в годы повышенной СА обычно повышается среднегодовое количество осадков. Колебания уровня Каспия связаны положительно с годовой суммой осадков (в % от многолетней средней): $r = 0.67$, (Динесман, 1960), т.е. в годы высокого стояния вод Каспия осадков выпадает больше. Так, в годы с высоким уровнем вод (1764–1815 гг.) доля засушливых лет (с годовой суммой осадков менее 80% от многолетней средней) была ниже: 21.1%, чем в годы со средним уровнем (1816–1837 гг.) – 27.2%, и тем более ниже, чем в годы низкого стояния вод (1914–1951 гг.) – 29%.

«Глобальное потепление», отмечаемое с середины XX в., выражается не только в росте среднегодовых температур, что соответствует выявленной цепочке связей, но и в росте годовой суммы осадков в полупустынной и степной зонах (Переведенцев с соавт., 2002); только в пустынных ландшафтах с ростом температур происходит иссушение климата.

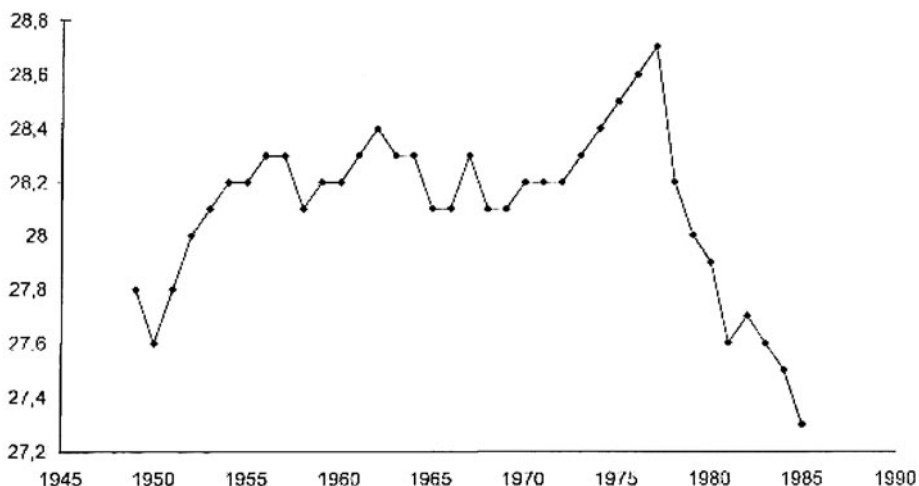


Рис. 9. Колебания по годам уровня Каспийского моря, отрицательные значения (по Аловой с соавт., 1993)

В полупустынной зоне, наряду с ростом количества осадков условия увлажнения характеризуются также опусканием уровня Каспия и связанным с этим снижением уровня грунтовых вод (Соколова с соавт., 2001).

Необходимо подчеркнуть, что космические, глобальные, региональные комплексные абиотические воздействия не ограничиваются уже названными, хотя упомянутые и являются наиболее изученными и, по-видимому, наиболее существенными. Возможно, не менее важными окажутся, при дальнейшем детальном исследовании, такие факторы как динамика световой части спектра Солнца, нутация земной оси, многолетний лунный прилив, расположение планет, смена типов атмосферной циркуляции и др. (Колесник, 2002 и др.).

Необходимо также учитывать, что все эти факторы воздействуют на живые организмы одновременно, что создаёт дополнительные, эмерджентные ситуации и свойства в системе воздействий. Это также – новая область, почти не затронутая исследованиями. Дальнейший прогресс в изучении космических связей Земли, геофизических процессов на нашей планете, динамики климата дают новую пищу для изучения факторов воздействия на динамику численности животных.

Взаимосвязи абиотических факторов друг с другом. Нами выявлен ряд достоверных связей между абиотическими факторами (рис. 10, 11). Такова связь между уровнями солнечной и геомагнитной активности ($r = 0.44$), СА и ГМА с гравитацией без знака ($r = 0.6$ для СА и 0.52 – для ГМА); УК – со СЗВЗ ($r = 0.77$), УК и гравитация со знаком ($r = -0.45$). При этом воздействие всех этих космических, глобальных и региональных факторов на местные базовые погодные характеристики (24 по среднегодовым температурам воздуха и 23 – по годовой сумме осадков в 8 ГМС области) не дали достоверных зависимостей, и лишь в одном случае – для годовой суммы осадков по Джембейтинской ГМС получена достоверная положительная связь со СЗВЗ ($r = 0.43$).

Таким образом, для СА достоверная и положительная связь выявлена с ГМА и с уровнем гравитации без знака. Выявленные для ГМА достоверные связи подтверждают тесную связь этих трёх факторов. Гравитация со знаком достоверно связана только с колебаниями уровня Каспия: чем выше значения гравитации со знаком, тем ниже показатели УК. СЗВЗ достоверно влияет только на показатели УК: чем сильнее замедление скорости вращения Земли, тем больше отрицательные значения уровня Каспия.

Воспользовавшись методом частной корреляции (Ивантер, Коросов, 2003), можем исключить влияние гравитации со знаком в случае двухфакторного комплекса факторов, воздействующих на УК (гравитация со знаком и СЗВЗ). После таких расчётов получаем, что СЗВЗ после исключения второго фактора влияет на УК значительно: $r = 0.932$. По

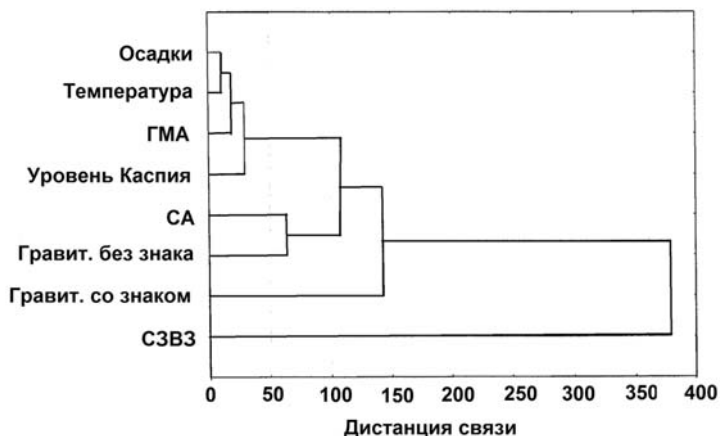


Рис.10. Взаимосвязи годовых значений абиотических факторов.

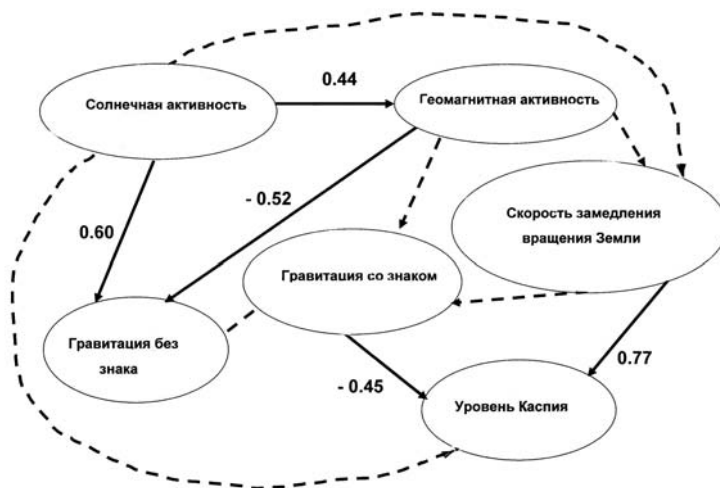


Рис. 11. Схема взаимосвязей абiotических факторов (1950–1989 гг.). Цифры обозначают достоверные коэффициенты связи. Достоверные связи, $r \geq 0.4$ – сплошные линии; недостоверные связи, $r \leq 0.39$ – пунктир

исключении влияния СЗВЗ гравитация со знаком влияет на УК отрицательно и несколько сильнее, чем при двухфакторной оценке: $r = -0.588$ против -0.45 .

Таким образом, солнечная и геомагнитная активности положительно связаны с размахом показателей гравитации, усиливая их по мере роста показателей активности Солнца, а в годы, когда колебания гравитации бывают выше и особенно в годы, когда этот высокий показатель сочетается с высокими показателями СЗВЗ, происходит особенно активное понижение уровня Каспийского моря. Работами Н. С. Сидоренкова (1999, 2002, 2004) показана тесная связь СЗВЗ с морскими течениями и погодными условиями, особенно с температурами по всей Земле. Тем же автором (2004) было показано, что колебания интенсивности солнечной активности и показателей СЗВЗ влияют на частоту и характер проявления различных синоптических процессов в атмосфере (типов атмосферной циркуляции, приводящих к преобладанию тех или иных погод, температуры воздуха и количества осадков). Длительные – 30–50 и более летние циклы космических и планетарных факторов ведут к возникновению общих тенденций (трендов) в местных климатах и отсюда – в динамике биоценозов и их отдельных компонентов – фито- и зоо-ценозов. В связи с различным положением частей земного шара по отношению к Солнцу, Луне и центру Земли эти воздействия в различных участках земной поверхности различны по направлению и силе. Так, известно, что примерно по границе между Европой и Азией (по линии Волги) происходит смена меридиональных типов атмосферной циркуляции, что приводит к различному протеканию погод в северной половине Европы и Азии; по-видимому, имеют место также различия в синоптических процессах и в широтном направлении, что ведёт к различиям в изменениях погод в песчаной пустыне и глинистой полупустыне в пределах изучаемой территории.

1.4.3.3. Характеристика погод

Согласно данным климатического районирования Б. П. Алисова (1956), климат Западно-Казахстанской области на севере и в центральной части относится к восточной подобласти Атлантико-континентальной степной области, а на юге, где располагаются песчаные ландшафты, – к континентальной пустынной среднеазиатской области. А. А. Лисицын,

И.И. Худяков с соавт. (1964) при обосновании районирования Волго-Уральского междуречья, приводят материалы по климату различных частей области. Так, наиболее сухим и жарким является климат на юге области – в Южном песчаном, Приуральном пустынном и Северо-Восточном песчаном экологических районах. Число дней со снежным покровом падает от 110–112 дней на севере и в центре области до 75–80 дней на юге, а высота снежного покрова падает от 20 до 10 см, длина безморозного периода возрастает от 153–156 до 165 дней соответственно. Температуры января возрастают от –12–14° С на севере и в центре до –9–10° С на юге, а температуры июля – от +22+ 24° С до +25+26° С, среднегодовые – от +4.5 +6.6 до +7+8° С соответственно. Годовая сумма осадков уменьшается от 227–248 мм на севере и в центре области до 160–177 мм на юге. Исключение для юга области составляют окрестности Урды, где осадков выпадает относительно много – 220 мм. Около двух третей осадков выпадает в тёплое время года – с апреля по октябрь включительно. Переход температур через 0° С происходит от 30 марта – 3 апреля на севере до 22 марта на юге, а осенью – от 3–7 ноября на севере и в центре и 13 ноября на юге. Период со среднесуточными температурами выше 0° С колеблется от 213 на севере до 221 и более дней на юге. Первые заморозки наступают 11–12 сентября – 24 октября, последние – 25 марта – 16 мая.

Эти характеристики относятся к периоду до 1964 г. С тех пор климат области значительно изменился. Из табл. 1 видно, что от первого ко второму периоду произошёл рост среднегодовых температур во всех точках измерений на 9.8% (Урда) – 18.1% (Уральск), а годовая сумма осадков возросла на 6.2 (Джамбейта) – 30.6% (Уральск). В окрестностях пос. Калмыково изменений в количестве осадков не произошло, а в Джангале во 2-м периоде по сравнению с 1-м выпало на 12.3% меньше осадков. Эти изменения мы связываем с комплексным воздействием глобального потепления и опускания уровня Каспия, что привело на севере к росту количества осадков, характерному для глобального потепления в более северных районах (Переведенцев с соавт., 2003), где влияние Каспия снижено по

Таблица 1. Сравнительная характеристика основных климатических показателей в различных районах Западно-Казахстанской области за два периода измерений

Период	Годы	Показатель	Гидрометеостанции							
			Уральск	Чапаево	Фурманово	Джамбейта	Урда	Калмыково	Джангала	Новый Уштаган
1	1881–1960	Среднегодовая температура	4.4	5.4	5.9	5	7.2	6.4	6.8	8.52
		Годовая сумма осадков	229	263	233	239	229	190	227	241
		ГТК	52.05	48.70	39.49	47.8	31.81	29.69	33.38	28.29
		ИА	20.27	17.65	15.13	15.73	13.86	13.52	9.90	13.00
2	1961–2004	Среднегодовая температура	5.2	6.4	6.64	7.15	7.9	7.17	7.51	8.47
		Годовая сумма осадков	299	290.9	252.8	253.8	268.4	196.2	202	167
		ГТК	57.5	45.7	38.3	35.2	36.6	27.2	26.59	19.74
		ИА	19.66	17.74	15.25	14.17	14.9	11.41	11.9	9.11
Рост, %%		Среднегодовая температура	118.2	118.5	112.5	143	109.7	112.0	105.4	99.4
		Годовая сумма осадков	130.6	110.6	108.5	106.2	117.2	103.3	89	69.3

сравнению с южными. На юге, в районе ГМС Новый Уштаган влияние снижения уровня Каспия сказалось в полной мере и привело к иссушению климата, а в районе ГМС Тайпак оно было смягчено воздействием близости р. Урал и осталось без изменений.

Из табл. 1 видно, что на севере области наблюдался наиболее интенсивный прирост температур, особенно в окр. ГМС Джамбейты, и количества осадков (особенно в районе ГМС Уральск). В районе Джангалы и Нового Уштагана изменения температурных условий не произошло, также практически не изменилась годовая сумма осадков в окр. ГМС Калмыково. По данным ГМС Джангала и, особенно, Новый Уштаган, произошло уменьшение годового количества осадков. Так, если в окр. г. Уральска за названный период отмечено увеличение годовой суммы осадков на 70 мм, то в окр. Нового Уштагана – уменьшение таковой на 74 мм.

Более детальная характеристика основных климатических показателей за период работ дана в табл. 2.

Из табл. 3 видно, что в период работ максимальные среднегодовые температуры наблюдались на юге области (Урда и, особенно, Новый Уштаган), наиболее прохладные – в окр. г. Уральска при максимальных колебаниях на севере. Годовая сумма осадков была максимальной на севере (Уральск) и минимальной – на юге (Н. Уштаган) при максимальном размахе колебаний в окр. ГМС Калмыково. Число лет с засухой возрастало от севера к югу, а индекс аридности уменьшался. Вариабельность последнего показателя была максимальной в окр. ГМС Калмыково.

Климатические поля северной и центральной, а также южной частей области показаны на рис. 12–14, а сдвиг во времени климатического поля области – на рис. 15. Из них видно, что центральные и северные районы занимают более прохладную и увлажнённую часть климатического поля области (расположены на рисунке левее и немного выше), чем южные районы, которые располагаются правее и ниже. При этом район Уральска в большей мере занимает более холодную (левую часть поля, Джамбейта и Чапаево – более влажную (верхнюю) части. На юге области более других выдаётся вниз и вправо (более аридный) Новый Уштаган, более увлажнены – Урда и Калмыково, более прохладные и сухие годы чаще выдаются в тех же двух последних районах. Климатическое поле области

Таблица 2. Характеристика климатических условий за период работ (1950–1989)

ГМС	Среднегодовая температура			Годовая сумма осадков			Индекс аридности Мартонна			% лет с засухой*
	n	M±m	CV	n	M±m	CV	n	M±m	CV	
Уральск	35	5.215±0.193	21.8	40	298.7±9.91	21.0	40	21.3±0.9	27.0	25
Джамбейты	33	5.897±0.167	16.3	32	248.9±10.5	23.9	32	15.7±0.7	24.0	50
Чапаево	37	6.28±0.19	18.6	40	282.7±10.6	23.7	37	16.3±0.2	7.2	45
Фурманово	36	6.6±0.19	17.2	39	248.9±9.8	24.6	36	15.7±1.0	38.4	48.7
Урда	26	7.815±0.223	14.6	29	245.7±11.9	26.2	40	14.7±0.7	30.0	57.5
Калмыково	39	7.135±0.173	15.2	40	212.7±21.4	63.7	40	13.5±1.4	67	87.1
Новая Казанка	32	7.455±0.183	13.9	31	204.8±49.4	24.1	31	11.8±0.6	27.5	84.8
Новый Уштаган	16	8.469±0.246	11.6	16	167.2±11.6	27.7	16	9.1±0.7	30.0	93.7

* – к годам с засухой отнесены таковые с годовой суммой осадков ниже 250 мм



Рис. 12. Климатическое поле северной части области в 1950–1989 гг. Данные ГМС. Сплошная черта – контур северной части области (районы: Фурмановский, Джамбейтинский, окр. г. Уральска, Чапаевский), пунктир – область в целом.

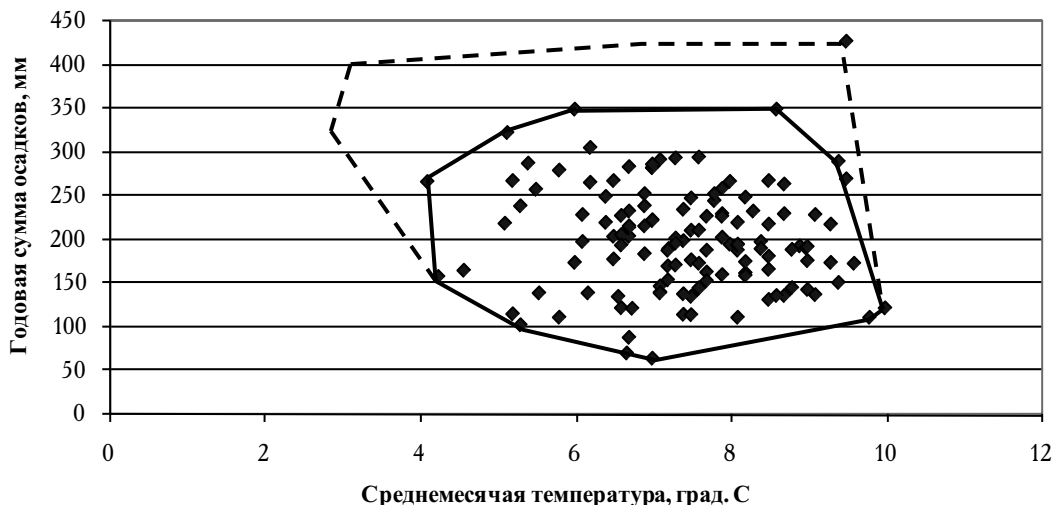


Рис. 13. Климатическое поле южной части области; данные ГМС. Сплошная черта – контур южной части области (станции: Новый Уштаган за 1940–1941 гг., 1952–1965, 1977–1981; прочие станции – за 1950–1989 гг.: Новая Казанка; Калмыково; Урда); пунктир – область в целом.

сдвинулось от первого ко второму периоду в сторону более жарких и влажных условий (рис. 15).

Таким образом, изменения, произошедшие в климатических характеристиках в пределах периода 1950–2004 гг., аналогичны таковым в 1961–2004 по сравнению с 1881–1960 гг.

Сходство районов по базовым климатическим характеристикам представлено на рис. 16–18.

Графики сходства для температуры и осадков различаются. В обоих случаях от других отделяется засушливым и более жарким климатом район Нового Уштагана, по температурам к нему близка Урда. Среди оставшихся точек от других отличается по температуре и осадкам ГМС Уральск (здесь наиболее прохладно и влажно); по осадкам к этой точке близко

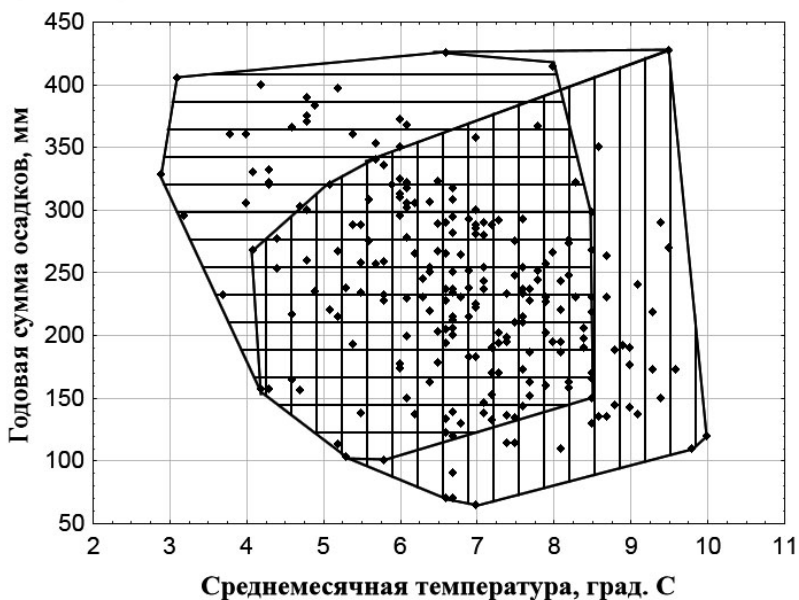


Рис. 14. Климатическое поле глинистой полупустыни (горизонтальная штриховка) и северной половины Волго-Уральских песков (вертикальная штриховка)

Чапаево. По температуре от оставшихся отделяются, как более жаркие, окрестности посёлка Новая Казанка. Оставшиеся точки делятся на два кластера. По температуре это пары Чапаево-Джамбейта (с более низкими температурами) и Калмыково-Фурманово (с более высокими температурами). По осадкам в один кластер входят три пункта с большим количеством осадков (Фурманово, Урда, Джамбейта), а в другой – пара точек с более засушливым климатом (Калмыково и Новая Казанка). Коэффициенты корреляции Пирсона для среднегодовых показателей температуры между пунктами области обычно составляют 0.68–0.98, в среднем около 0.9, а для осадков корреляция ниже –0.07––0.9, в среднем около 0.5.

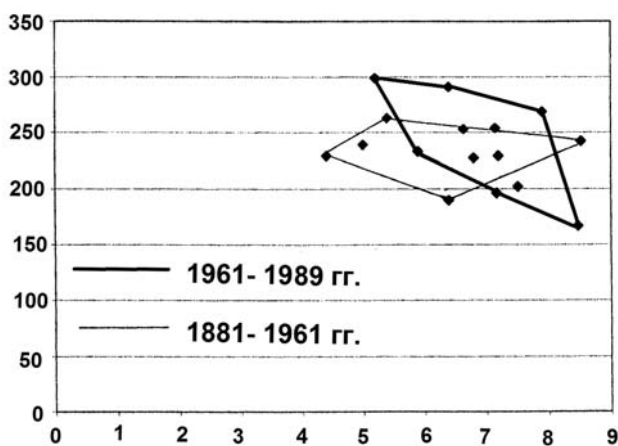


Рис.15. Временной сдвиг метеорологических показателей в Западно-Казахстанской области. Ось абсцисс – среднегодовая температура воздуха; ось ординат – годовая сумма осадков.

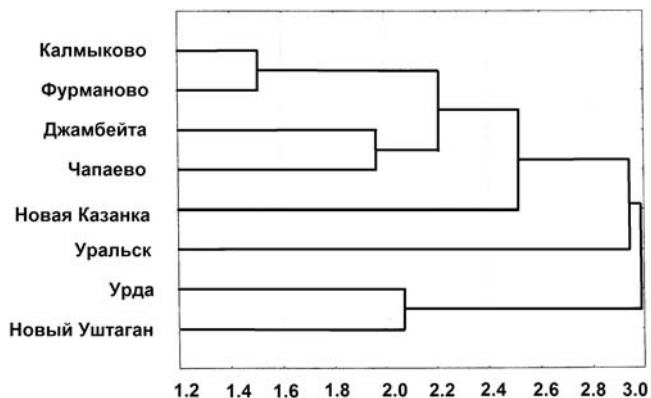


Рис.16. Сходство районов Западно-Казахстанской области по среднегодовым температурам (1950–1989 гг.)

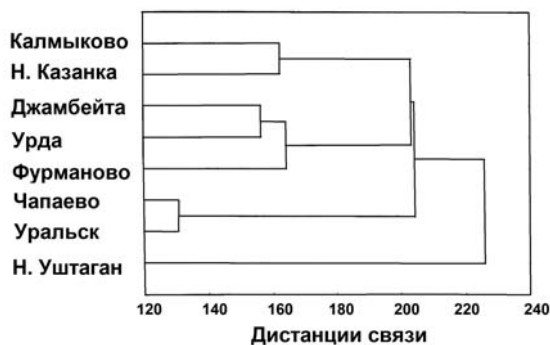


Рис. 17. Сходство районов Западно-Казахстанской области по годовой сумме осадков (1950-1989 гг.)

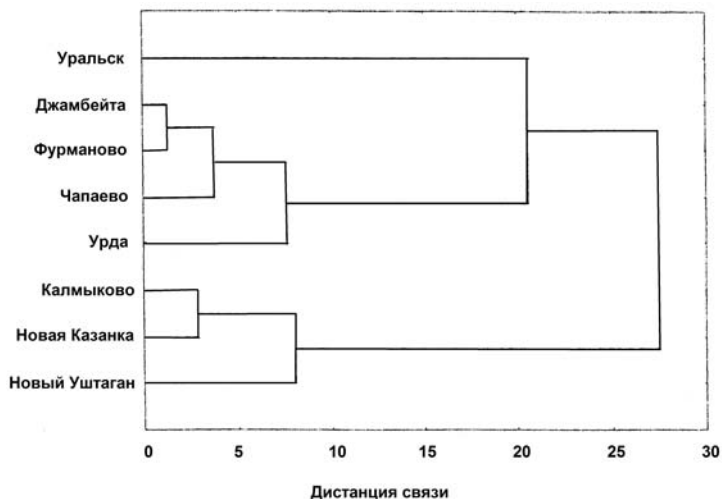


Рис.18. Сходство районов Западно-Казахстанской области по индексу аридности Мартона (1950–1989 гг.)

Индекс засушливости Маргонна и процент лет с засухой были использованы нами для характеристики точек (районов) по засушливости (рис. 18). Из него выделяются, в общем соответствующие ландшафтному делению: 1) Уральск, наименее засушливая часть области; 2) районы со средними по засушливости условиями (Джамбейта, Фурманово, Чапаево, Урда) и 3) наиболее засушливая часть (Калмыково, Новая Казанка и особенно – Н. Уштаган).

1.4.3.4. Многолетние изменения климата

Подобные изменения лучше всего прослеживаются при расчёте трендов основных показателей погоды. Анализ трендов годового количества осадков и среднегодовых температур за период работ на отдельных метеостанциях показал (рис. 19), что на севере области (ГМС Уральск) за период работ происходило постепенное, хотя и не очень резкое (и недостоверное), снижение уровня среднегодовых температур и значительное (достоверное) увеличение количества осадков, тогда как на юге области (ГМС Новый Уштаган), напротив, шло недостоверное нарастание среднегодовых температур и значимое уменьшение количества осадков.

Количественные показатели трендов годовых показателей температуры и осадков в течение периода наблюдений в участках работ даны в табл. 3. Ввиду того, что ряды не всегда соответствовали нормальному распределению, воспользуемся непараметрическими методами расчёта корреляций.

Из табл. 3 видно, что тренды **температур** положительные, но наблюдаются не везде, отмечены только в окрестностях ГМС Джамбейты, Чапаево и Калмыково. Тренды осадков в течение периода наблюдений отмечались чаще, в 5 точках из восьми, при этом в северных районах и Урде они были положительными, а на юге, в Новом Уштагане – отрицательными, что наблюдалось и при сравнении крупных временных промежутков (табл. 2), но при этом наблюдавшийся при сравнении 1881–1960 гг. с более поздним периодом рост количества осадков в Фурманово, Новой Казанке в пределах временного интервала 1950–1989 гг. не наблюдался, т.е. в последние годы процесс приостановки роста увлажнения распространился от Нового Уштагана (где продолжалось иссушение) и Калмыково (где тренда не было и ранее) на смежные районы Фурманово и Новая Казанка. Индекс аридности имел положительный тренд (т.е. относительная увлажнённость росла) в окр. Чапаева и Урды, но падал в Новом Уштагане, в остальных точках тренд аридности не выявлен.

На Джаныбекском стационаре **количество осадков** с 1950 г. возросло на 50 мм, а **среднегодовая температура** – на 1.5°C (Сотнева, 2004; Линдемман с соавт., 2005). Потепление шло исключительно за счёт холодного периода (октябрь – март) – по этому периоду возрастание температуры достигло 2.5 °C. Следствием этих изменений стало учащение оттепелей, таяния

Таблица 3. Тренды годовых показателей температуры и осадков в различных районах области (1950–1989 гг.)

ГМС	Среднегодовая температура		Годовая сумма осадков		Индекс засушливости Маргонна	
	r_{sp}	p	r_{sp}	p	r_{sp}	p
Уральск	Нет тренда		0.344	0.015	Нет тренда	
Джамбейты	0.362	0.002	0.332	0.032	Нет тренда	
Чапаево	0.313	0.03	0.389	0.007	0.313	0.030
Фурманово	Нет тренда		Нет тренда		Нет тренда	
Калмыково	0.329	0.021	Нет тренда		Нет тренда	
Новая Казанка	Нет тренда		Нет тренда		Нет тренда	
Урда	Нет тренда		0.332	0.040	0.4	0.019
Новый Уштаган	Нет тренда		-0.503	0.024	-0.491	0.027

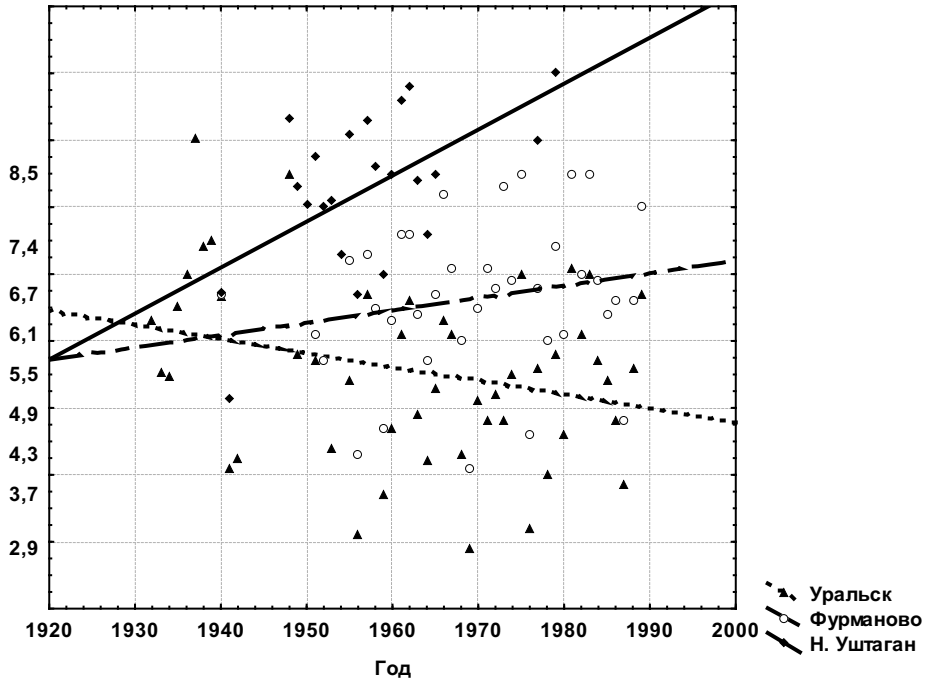


Рис. 19а. Тренд среднегодовых значений суточных температур на трёх стационарах

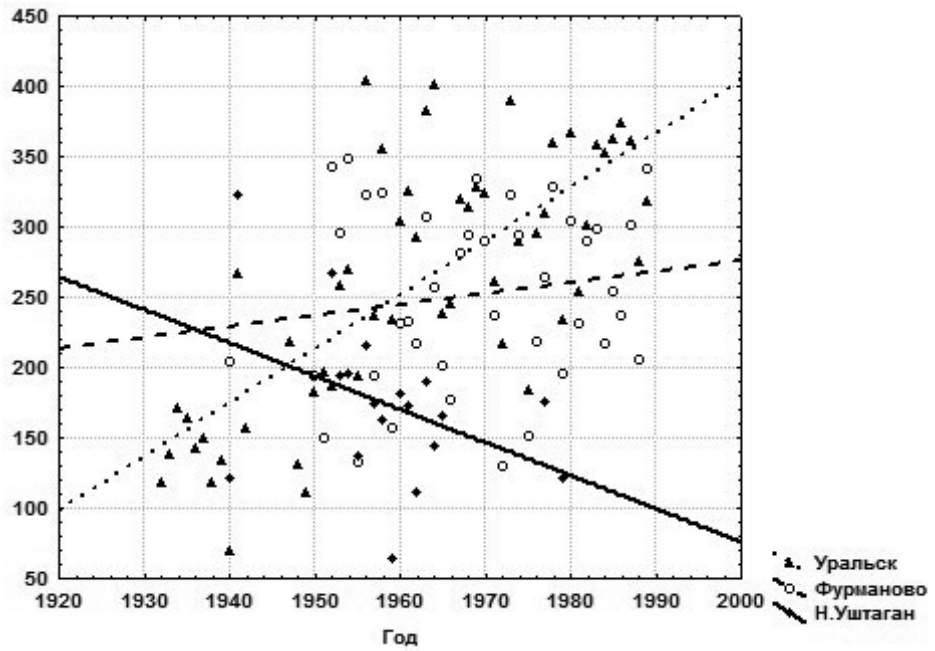


Рис. 19б. Тренд годовых сумм осадков на трёх стационарах

снега, образование ледяных корок; весенний сток талых вод отсутствовал, что сильно меняло режим увлажнения почвы и обеспечение влагой растений. Это привело к подъёму уровня грунтовых вод и отсюда – к значительному возрастанию фитомассы растений (Линдеман с соавт., 2005).

Таким образом, в течение периода наблюдений в северной части области и далее к северо-западу от неё чаще наблюдается рост температур и осадков, в центральной части области трендов нет. На юге, в Урде, нарастают только осадки или, как в Калмыково, растут только температуры. В центре Волго-Уральских песков растут температуры и засушливость климата. Согласно показателям увлажнения, индекс аридности сильнее всего возрастает в Уральске (на 133.7%), слабее всего – в Джангале (85.4%), а гидротермический коэффициент сильнее всего возрастает в Урде (115.1%) и слабее всего – в окр. ГМС Калмыково (91.6%). Таким образом, и этот показатель говорит о снижении увлажнённости на юге области.

Для Юго-Востока России М. Л. Опарин, О. С. Опарина (2003), цитируя Т. Б. Титкову (2003), отмечают, что период 30-х – 50-х гг. XX в. характеризовался относительно сухим и холодным климатом, в основном за счёт холодных зим, а лето было более жаркое и засушливое. В 60–90-х гг. XX в. в Саратовской области эти авторы отмечают потепление зим и весен, снижение жары летом, уменьшение засушливости климата, увеличение фитомассы растений. Изолинии вегетационного индекса NDVI сдвинулись в этот период на 150 км к югу, а сумма осадков по ГМС Александров Гай за 1965–1995 гг., по сравнению с предыдущим периодом (1935–1965 гг.) увеличилась на 70 мм; произошло также уменьшение испаряемости за счёт более низких летних температур (Титкова, 2003).

В настоящее время в Саратовской области наблюдают климатические сдвиги в сторону увлажнения (Опарин, Опарина, 2003). Мезофитизация растительного покрова сопровождается расширением к югу ареалов видов растений и животных мезофильного и отступанием северных границ ареалов к юго-востоку у видов ксерофильного экологического облика. Внутривековой гумидный цикл конца XX в. совпал с многовековым гумидным циклом (Зонн с соавт., 1994). Говоря о Западно-Казахстанской области, можно отметить, что сходные процессы наблюдаются в северной ее части, в ландшафтах глинистой полупустыни, но на юге, в песках и переходной к ним зоне наблюдается стабилизация основных климатических характеристик, а в более южных частях – аридизация климата, с ростом засушливости и годовых температур (Окулова с соавт., 2005).

От 30-х до 80-х гг. XX в. наблюдается увеличение СЗВЗ и соответственно – рост среднегодовых температур в изучаемой области; чем выше СЗВЗ, тем в большей мере на изучаемой территории, и, видимо, на территории всей Европейской части России и бывшего СССР растут среднегодовые показатели температуры воздуха. Это сопровождается, как уже отмечалось, ростом количества осадков на территории глинистых полупустынь Северного Прикаспия, а в песках количество осадков снижается. Одновременно в это же время происходит снижение уровня Каспия, выражаемое в росте показателей (при отбрасывании знака) УК. Отсюда в песках процессы ксерофитизации идут с двух сторон – 1) от снижения количества атмосферных осадков и увеличения испаряемости из-за роста температур воздуха и 2) из-за снижения уровня грунтовых вод вследствие снижения уровня Каспийского моря. Значимая и тесная связь уровня грунтовых вод с колебаниями уровня Каспия была показана Т. А. Соколовой с соавт. (2001) для Джаныбекского стационара. Чем ниже опускаются воды Каспийского моря, тем ниже уровень грунтовых вод в области, несмотря на значительную удалённость области от современных берегов Каспия. Снижение уровня грунтовых вод ведёт к ухудшению почвенного питания растений, снижению биомассы растений и постепенному замещению в фитоценозах, особенно в песчаной части, северных, более мезофильных видов, видами южными, ксерофильными. В глинистой пустыне ксерофитизация ландшафтов, связанная с опусканием уровня Каспия, также имеет место, но она смягчается повышением количества атмосферных осадков.

1.4.3.5. Классификация лет по значениям абиотических факторов; взаимосвязи факторов

За 1950–1989 гг. проведена классификация лет с учётом 6 гелио- и геофизических факторов (СА, ГМА, ПСЛС со знаком и без него, СЗВЗ, УК) и двух базовых климатических характеристик (среднегодовые значения температуры воздуха и количества осадков) по каждой из 8 метеостанций, задействованных в нашей работе. После проведения кластерного анализа лет мы объединили все данные на его основе в пять групп. Для каждой группы затем вычислены средние значения каждого из 8 параметров (табл. 4), которые и были использованы для комплексной характеристики лет.

Из рис. 20 видно, что группы 1 и 2 сильнее всего отделены от других. Эти годы характеризуются средними и максимальными уровнями СА и ГМА, низкими или минимальными значениями СЗВЗ, малым количеством осадков. Наиболее отличается от других **группа 1**. Эти годы отличаются сочетанием минимальных значений (по средним для группы) СЗВЗ, гравитации со знаком; минимальным годовым количеством осадков (засухи), высокими среднегодовыми температурами. **Группа 2** характеризуется максимальными значениями СА и ГМА, уровня гравитации со знаком. В эти годы было относительно прохладно и сухо. Остальные три группы, как и следует из рис. 20, составляют отдельный кластер. Годы, входящие в этот кластер, отличаются более высокой или максимальной СЗВЗ, средним и низким уровнем ГМА. Эти годы отличались также средним или повышенным увлажнением. В пределах упомянутого кластера наиболее отделена от двух других **группа 4**; она включает в себя годы с максимальными показателями СЗВЗ и УК, но с минимальными среднегодовыми температурами, минимальными значениями гравитации со знаком при довольно большом количестве осадков. Две оставшиеся группы – 3 и 5 – наиболее близки друг к другу. Они характеризуются низкими значениями СА, ГМА, УК, гравитации без знака. При этом в **группе 3** объединены годы, когда при минимальных значениях СА и ГМА стоит обычно наиболее жаркая и влажная погода. **Группа 5** характеризуется минимальным УК и гравитации без знака. В эти годы обычно наблюдаются жаркие погоды.

Вероятности лет разного типа различны. Как видно из табл. 5, в целом, за период 1950–1989 гг. чаще всего встречались годы 5 типа, несколько реже, но тоже довольно часто, годы 2 и 4 типов, тогда как годы 3-го и особенно 1 типов были более редки. Представляет интерес, какова последовательность лет разного типа, и есть ли в этой последовательности какая-либо закономерность. Материалов для достоверных заключений об этом немного,

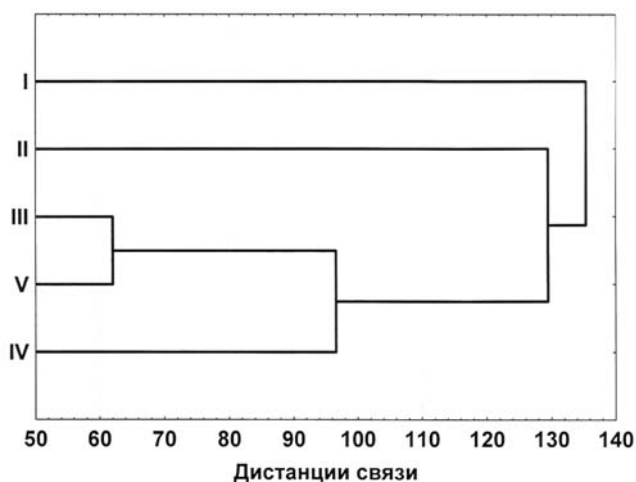


Рис. 20. Сходство типов лет по комплексу абиотических факторов

Таблица 4. Характеристика групп лет по средним значениям абиотических факторов

№ группы	Годы	СЗВЗ*	СА**	ГМА**	УК***	Грави- тация со зна- ком ****	Грави- тация без знака ****	Средне- годовая темпера- тура	Годовая сумма осадков
1	1951, 1955, 1972	1.54	58.7	15.4	28.25	-81	81	6.84± 0.27	145.19±7.81
2	1952, 1956– 1959, 1975, 1979, 1980, 1981	1.71± 0.25	130.3± 21.0	17.3± 1.2	28.25± 0.05	77.03± 20.98	77.03± 20.98	6.71± 0.19	217.27±8.45
3	1963, 1964, 1973, 1983, 1987	2.25± 0.42	34.4± 9.23	13.74± 1.71	28.16± 0.12	-37.11± 36.69	59.27± 17.01	6.89± 0.32	288.65±15.36
4	1960, 1968– 1971, 1982, 1988, 1989	2.32± 0.25	108.7± 8.81	15.30± 2.04	28.32± 0.08	-76.16± 35.5	101.2± 12.28	6.50± 0.21	265.93±9.40
5	1950, 1953– 1954, 1961– 1962, 1965, 1967, 1974, 1976, 1978, 1984– 1986	1.82± 0.27	34.34± 7.77	13.85± 0.95	28.14± 0.08	-0.981± 21.59	41.32± 11.17	6.71± 0.15	241.53±5.80

по: * Колесник, 2002; ** Логинов с соавт., 1991; *** Алова с соавт., 1993; **** Дубров, 1990;

однако, из табл. 5 видно, что после лет 1 типа чаще всего встречаются годы 2 типа (в двух третях случаев), а в одной трети – годы 3 типа; после лет 2 типа чаще встречаются те же годы 2 типа, а в остальном поровну встречаются годы 4 и 5 типов. После лет третьего типа чаще всего наблюдаются годы 5 типа (более половины случаев), немного реже – годы 3 типа, ещё реже – 4-го. После лет 4 типа наиболее обычны (в половине случаев) годы того же 4 типа, а реже встречаются годы 1, 3 и 5 типов (в одинаковых долях). После лет 5 типа чаще всего встречаются годы того же, 5 типа (в трети случаев) или годы 3 типа (четверть случаев); реже встречаются годы 1 и 2 типов, а ещё реже – годы 4 типа. Вероятность лет 5 типа была заметно выше в первое двадцатилетие наблюдений, а 4-го, 1-го и 2-го типов – несколько выше в последнее двадцатилетие. После дополнения списка лет возможно будет уточнить эти частоты, и тогда станет возможным прогнозирование типов лет на будущие периоды, что может иметь значение для прогнозирования различных природных явлений,

Таблица 5. Вероятность наступления лет с различным сочетанием абиотических условий

Типы лет	1	2	3	4	5
Вероятность наступления после года этого типа:	-	-	-	0.167	0.167
Года 1 типа					
Года 2 типа	0.667	0.556	-	-	0.167
Года 3 типа	0.333	-	0.286	0.167	0.250
Года 4 типа	-	0.222	0.143	0.500	0.083
Года 5 типа	-	0.222	0.571	0.167	0.334
Вероятность наступления лет данного типа в 1950–1970 гг.	0.100	0.200	0.150	0.150	0.400
То же в 1971–1989 гг.	0.136	0.227	0.136	0.227	0.272
Суммарная вероятность лет данного типа	0.077	0.231	0.154	0.205	0.333

в том числе динамики численности, соотношения видов грызунов и их эктопаразитов, активности природных очагов болезней, численности промысловых зверей и т. п.

Анализируя **вековую динамику климата** в Волго-Уральском междуречье, Л. Г. Динесман (1960) установил, что за последние столетия климат был наиболее увлажнённым в конце XVIII в. Этот влажный период длился до 20-х гг. XIX в. Далее до конца века длился довольно засушливый период; с конца XIX в. начинается рост увлажнённости до конца 20-х гг. XX в. После этого вновь наступает период повышенного увлажнения (Роде, 1952, 1959, цит. по: Линдеман с соавт., 2005). Спад увлажнения начался в конце 20-х гг. и продолжался до 40-х гг. XX в., а затем начался новый медленный подъём количества осадков в районе Джаныбекского стационара, который наблюдался до 2003 г., и, возможно, длится по сей день. Аналогичные изменения отмечены и для Саратовской области (Титкова, 2003). В конце XX в. количество осадков было близким к таковому в 20-х гг. того же века (Сотнева, 2004). Дополним, что эти изменения сопровождались периодическими изменениями солнечной и геомагнитной активностей с вековым пиком в 1957 г. и дальнейшим их постепенным спадом, колебаниями скорости замедления вращения Земли с минимумом в 1955 г. и последующим постепенным подъёмом до 1973 г., после чего начался спад; произошли также изменения приливообразующей силы Луны и Солнца: с 1970 г. начался подъём; максимум наблюдался в 1978–1979 гг., далее начался новый спад; изменялся уровень Каспийского моря: после спада отрицательных значений уровня в 1950 г. начался подъём (т. е. уровень Каспия начал понижаться), который длился до 1979 г. На юго-востоке региона в тот же период произошло иссушение Аральского моря. После этого уровень Каспия снова стал возрастать.

Все эти показатели связаны друг с другом, и ещё предстоит значительная работа по уточнению характера и физической сущности этих взаимодействий, а также влияния космических, глобальных и региональных факторов на местные погодные факторы, растительность и животный мир. Не исключено, что можно выстроить цепь (а, скорее, сеть) взаимосвязей: космические воздействия – скорость замедления вращения Земли – изменения климата (с ростом замедления возрастает аридность) – опускание уровня Каспия – аридизация климата – снижение почвенного питания водой растений – снижение биомассы и преобладание суклолюбивых форм растений – изменения численности сусликов и других животных – представителей аридных или гумидных жизненных форм. Конечно, дальнейшая работа должна уточнить и расширить доказательства наличия, силы и природы таких взаимодействий.

По-видимому, астро- и гео-физические процессы активно участвуют в формировании местных климатов и местных климатических сдвигов, а также условий для существования растений и животных, действуя на них как опосредованно, через внешние условия, так и непосредственно, через воздействие ионов, космических лучей, гравитационных процес-

сов и т.п. на клетки и ткани организма, стимулируя или угнетая интенсивность жизнедеятельности.

1.4.4. Гидрологическая характеристика

Как уже упоминалось выше, рассматриваемая территория почти лишена постоянно функционирующей естественной гидрографической сети (за исключением транзитной реки Урал и немногих его притоков). Наибольшая ее густота характерна для северной части области – наиболее повышенной по рельефу и богатой атмосферными осадками. Здесь Урал – типичная равнинная река со снеговым питанием – принимает свои последние притоки: слева – Илек, Утву, Барбастау и Солянку, а справа – Ембулатовку, Быковку, Чаган с Деркулом и ряд других речек (фото 1, 3). Главная река области имеет обширную долину с хорошо развитой поймой шириной 6–7 км. На всем протяжении она пересечена протоками, староречьями и старицами. Ее полное затопление происходит лишь при наивысших уровнях паводковых вод в многоводные годы, а при среднем уровне высоких вод заполняются только протоки, старицы и наиболее низкие прирусловые части. На участке ниже с. Кушум Урал уже не пополняет свою водность, и сток реки уменьшается за счет ухода части воды в рукава, потерь на инфильтрацию и испарение.

Остальная часть Западного Казахстана пересечена системой небольших рек и водотоков, не имеющих постоянного стока и слепо заканчивающихся в замкнутых сухих депрессиях. Наибольшую ландшафтообразующую роль играют системы Большого и Малого Узеней (впадают в Камыш-Самарские озера), Кушума, Чижей, Восточной Дюры и Аще-Узeka (Горькой), а также ряда рек, стекающих со склонов Подуральского плато (Уил, Сагыз, Эмба и др.). В целом они образуют ряд внутренних бессточных бассейнов, существование которых обусловлено как зональными особенностями гидрологического режима в аридных зонах, так и причинами тектонического порядка (Доскач, 1979) (фото 21). В летний период бессточные реки почти пересыхают, а весной во время короткого, но бурного и высокого паводка наполняются водой, которую быстро сбрасывают в устьевые депрессии. Последние в условиях безводной полупустыни являются своеобразными сезонными коллекторами влаги. Бессточные реки и создаваемые ими ландшафты представляют собой одну из наиболее своеобразных черт Северного Прикаспия, тесно связанную как с современными зональными условиями этой юго-восточной окраины Русской равнины, так и с основными особенностями ее тектоники и палеогеографии четвертичного периода (фото 5).

Среди других поверхностных вод, характерных для рассматриваемой территории, следует назвать многочисленные усыхающие водоемы, приуроченные к неглубоким замкнутым бессточным впадинам – соленые озера, озерца, грязи (топи) и соры. Незначительный сток и сильное испарение в теплое время года приводят к существенному сокращению их зеркала к концу лета, вплоть до полного высыхания. В последнем случае они, как правило, остаются без воды до следующей весны. Большинство подобных водоемов образуют группы и связаны между собой извилистыми, сухими, иногда полностью заросшими тростником понижениями, которые заполняются водой лишь в весенний период. Наиболее крупными озерами являются Челкар, Камыш-Самарские, Арал-сор, Большой, Малый и Рыбный Сокрыл, Акмимык, Индер (фото 12). Почти все они, за исключением оз. Челкар и оз. Индер на южной границе области, сосредоточены на западе области, где в низовьях Большого и Малого Узеней и в рукавах Кушума группы озер занимают довольно обширную площадь.

Для степных и полупустынных озёр характерны периодические колебания уровня вод (Формозов, 1962; Шнитников, 1969). Так, площадь Камыш-Самарских озёр сокращается от начала XIX к XX веку, и продолжает сокращаться до сих пор (рис. 21). Колебания уровня Камыш-Самарских озёр соответствуют таковым Каспийского моря, они происходят в рамках более общего явления – колебаний высоты Арало-Каспий-

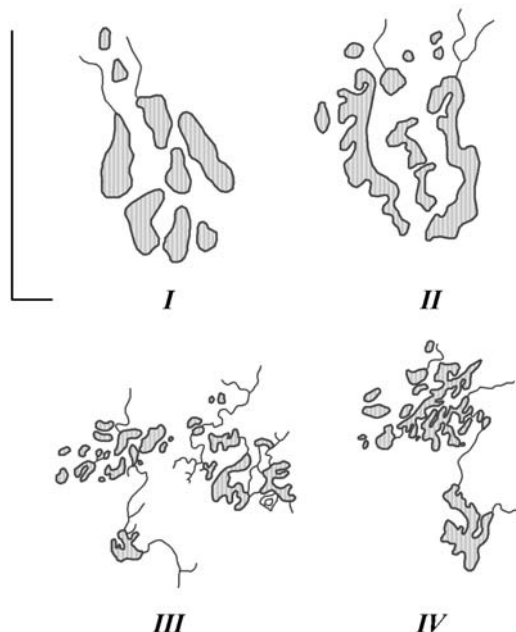


Рис. 21. Временная динамика очертаний Камыш-Самарских озёр (по Динесману, 1960). I – 1802–1809 гг.; II – 1826–1835 гг.; III – 40-е XIX в.; IV – 60-е гг. XIX в. (Малоузенская часть озёр).

ского щита. В мае 2009 г. (Мегаполис, № 16 (428) за 2009 г., А. Сармин) опубликовано сообщение о небывалом маловодье и почти полном иссыхании Камыш-Самарских озёр. Они – единственный источник воды для тех мест. Причину автор видит в частом повторении за последние годы малоснежных зим, отсутствии паводка на р. Урал, обескровливании рек Малый и Большой Узень. На Узенях последний большой паводок наблюдался в 1994 году. Нехватка воды здесь составляет 100 млн кубометров. Существовал проект переброски 30 млн кубометров воды из р. Урал. Но и на р. Урал Россия сократила сброс воды ввиду обмеления Ириклинского водохранилища в Оренбургской области; оно не заполняется на 30%. Это приводит положение с водой на юге Западно-Казахстанской области на грань экологической катастрофы. В настоящее время Казахстан вынужден покупать воду в России: Камыш-Самарские озёра подпитываются водой по Саратовскому ирригационному каналу, а р. Урал – по Куйбышевскому каналу (оба из р. Волги).

Кроме того, для степных и полупустынных ландшафтов характерны более короткие, 10–17 летние циклы колебаний водности озёр, связанные с солнечной активностью и погодой.

Из-за недостатка поверхностных водных ресурсов основным источником водоснабжения в засушливых условиях Северного Прикаспия являются подземные воды. Здесь насчитывается до 5 доступных водоносных горизонтов, расположенных на глубинах от 2–10 и до 300 м и более. Первый от поверхности горизонт, залегающий в хвалыно-хазарских отложениях на глубине от 5 до 10 м, содержит солёные воды с минерализацией 10–50 г/л (Доскач, 1979). Под понижениями, где застаиваются талые снеговые воды, на солёных водах образуются линзы-купола пресной воды, вскрываемой колодцами на глубине 4–5 м. Незначительные линзы пресных вод формируются также и под песчаными массивами, где они приурочены к отрицательным элементам рельефа и залегают обычно не глубже 10 м.

Подземные воды на пастбищах используются как шахтными, так и артезианскими колодцами. Ведущее значение для водоснабжения имеют артезианские колодцы, питающиеся наименее минерализованными (5–15 г/л) напорными водами третьего от поверхности водоносного горизонта (глубиной 70–200 м), приуроченного к апшеронским отложениям верхнего неогена. Однако, неуправляемый расход этих вод и строительство ирригационных систем привели к нарушению баланса подземных водных бассейнов, частичному прекращению самоизлива и ухудшению качества воды. Большинство артезианских бассейнов содержат воду низкого качества, имеющую болотный запах, желтоватый цвет и высокое содержание газов, а потому пригодную лишь для водопоя скота и удовлетворения бытовых нужд местного населения. Слабая обеспеченность естественных пастбищ водопоями во многих случаях требует постоянного подвоза питьевой воды непосредственно на животноводческие точки.

1.4.5. Почвенный покров

Зональный почвенный покров территории Западного Казахстана образован почвами черноземного, каштанового и бурого типов, большей частью солонцеватыми. Первые имеют очень ограниченное распространение в пределах Общего Сырта, вторые – получили развитие преимущественно в северной части Прикаспийской низменности, на южных отрогах Общего Сырта и западных склонах Подуральского плато, а третьи – в южной части Прикаспия. Наряду с ними широко распространены в пределах рассматриваемой территории и интразональные почвы. Среди них крайне характерны солончаки, солонцы, и пески различной степени закрепления, а также занимающие меньшие площади луговые и лугово-болотные (разной степени солончаковатости) почвы речных пойм, озерных котловин и западин (Ковда, 1950; Большев, 1972). Необходимо отметить, что бурые почвы как самостоятельный генетический тип долгое время не получали всеобщего признания в почвоведении, поэтому в литературе, посвященной природе полупустынь и пустынь Прикаспийской низменности, нередко можно встретить указания на повсеместное распространение здесь каштановых почв и даже сероземов (Герасимов, 1951).

Голоценовая эволюция почвенного покрова Северного Прикаспия и сопредельных районов во многом обусловлена изменением климата и ходом геоморфологических процессов на освободившейся из-под моря молодой равнине. На раннем этапе формирования почв решающим фактором педогенеза была гидроморфность территории. Для этого периода характерно становление литологической неоднородности почвогрунтов и параллельное развитие грядово-барханного и грядово-бугристого мезорельефа, которое определялось в большей мере эоловыми процессами. В дальнейшем из-за уменьшения гидроморфности сформировался однородный почвенный покров из солончаков или солончаковых луговых литологически неоднородных почвенных разностей. Постоянно возникавшие неровности микрорельефа приводили к интенсификации процессов соленакопления на микроповышениях и рассоления в понижениях. По мере развития почвенного покрова увеличивалась степень различий между его компонентами.

В итоге сформировался первоначально двучленный комплекс, состоящий на раннехвалынской равнине из светло-каштановых солонцеватых почв и солонцов микроповышений и луговато-каштановых почв микропонижений, а на позднехвалынской, – из солонцеватых и солончаковатых бурых полупустынных почв и луговатых солончаковатых разностей, соответственно. Хронологически эта стадия совмещена с резкой аридизацией климата, повлекшей за собой смену злаковых и разнотравных степей на галофитно-кустарничковые пустыни с господством представителей маревых (Геннадиев с соавт., 1993).

Развитие микрорельефа со временем привело к формированию своеобразных микрокатен, о которых уже упоминалось выше. Солонцы или сильно солонцеватые разности при этом занимают микроповышения, луговатые почвы – микропонижения, а зональные каштановые и бурые – микросклоны (Николаев с соавт., 1997). Для почв позднехвалынской равнины эти явления хронологически были приурочены к субатлантическому периоду

голоцена, а для почв раннехвалынской равнины – к суббореальному (Геннадиев, Пузанова, 1994). Показательно, что даже на микроуровне проявляется все та же экотонность территории (в данном случае формируется классический экотон между степными парцеллами микрозападин и пустынными микроповышений). Таким образом, исторически обусловленными чертами современного почвенного покрова Северного Прикаспия являются его исключительная неоднородность и сложность пространственного размещения типов и разновидностей почв, выражающиеся в формировании их комплексов и сочетаний.

В настоящее время основной фон почвенного покрова рассматриваемой территории образуют комбинации светло-каштановых полупустынных почв и солонцов (Большев, 1972). При этом на участках с суглинистым и отчасти супесчаным субстратом господствуют солонцеватые разности зональных почв. Для районов, где преобладающими почвообразующими породами являются пески и легкие супеси, напротив, характерны их несолонцеватые разности. В условиях повышенного увлажнения лиманов, западин и ложбинообразных понижений получают развитие лугово-каштановые почвы, а к более глубоким и замкнутым отрицательным формам рельефа приурочены солончаки. Участки развевания хвалынских отложений легкого механического состава образуют очаги сильнодефлированных песков, в настоящее время подверженных интенсивно протекающим процессам зарастания. В пределах Подуральского плато и отчасти на Общем Сырте представлены темно-каштановые почвы, составляющие основной земледельческий фонд области. Южные черноземы ограничены в своем распространении Общим Сыртом, а бурые полупустынные почвы выделяются только на крайнем юге области.

Зональные светло-каштановые почвы характеризуются четкой дифференциацией профиля на верхний – светло-каштановый комковатый элювиально-аккумулятивный гумусовый горизонт (A_1) и нижний – солонцеватый темновато-бурый слабоореховатый иллювиальный гумусовый горизонт (A_2). В целом гумусовый горизонт обладает светло-каштановой, бурящей книзу окраской при средней гумусированности 1–3% и мощностью 40–80 см у отдельных разновидностей. Вскипание от HCl характерно с глубины 30–60 см в зависимости от гранулометрического состава. Ниже располагается иллювиальный карбонатный горизонт (B). Наконец, еще глубже, со 120–130 см обнаруживается горизонт скопления водорастворимых солей, простирающийся вплоть до уровня минерализованных грунтовых вод. Светло-каштановые почвы в основном используются под пастбищные угодья, поскольку не обеспечивают получения устойчивых урожаев полевых культур при отсутствии искусственного орошения.

Темно-каштановые почвы отличаются более высоким содержанием гумуса в поверхностном слое (3–5%) и темной окраской верхнего горизонта. Они относятся к категории пахотно-пригодных земель и используются для ведения земледелия. Для южных черноземов, распространенных на крайнем севере области, характерен глинистый и тяжелосуглинистый механический состав, а также еще более высокое содержание гумуса в пахотном слое (5–7%). Они формируются на выровненных водораздельных увалах и склонах сыртов, однако вследствие длительной обработки к настоящему времени значительно выпаханы и обезструктурены, а на покатых склонах подвержены смыву.

Основной отличительной особенностью бурых почв, характерных для позднехвалынской равнины, является слабая дифференциация почвенного профиля на генетические горизонты. Гумусовый горизонт имеет небольшую мощность (10–18 см), бурюю или светло-бурюю окраску, рыхлое сложение и комковато-пылеватую структуру при средней гумусированности 1–2% (Большев, 1972). Горизонты B и C отличаются значительной плотностью. В нижних частях склонов замкнутых понижений и ложбин по краям солончаков встречаются бурые почвы с близким залеганием легкорастворимых солей. Все разности этих почв совершенно непригодны для распашки.

Понижения рельефа, дополнительно увлажняемые за счет местного накопления снега и дополнительного поверхностного стока с окружающих участков, обычно заняты лугово-каштановыми, лугово-бурыми и луговыми почвами с солонцами и солонцеватыми разновидностями зональных почв. Их структурные особенности зависят от соотношения промывного и выпотного режимов увлажнения, от степени проточности поверхностных и

минерализации грунтовых вод. Содержание гумуса в поверхностном горизонте составляет от 1,5–2,5% до 7–8% и увеличивается в направлении с юга на север. Другой отличительной чертой луговых разностей почв является значительная опресненность профиля, что связано с вымыванием легко растворимых солей на большую глубину (до второго метра) в условиях периодически промывного водного режима. Преобладающая часть поверхности пойменной террасы Урала сложена пойменными луговыми почвами, профиль которых отличается слоистостью и изменчивым строением. Большинство луговых разновидностей почв (за исключением лугово-бурых) представляют собой довольно хорошие сенокосные угодья, а также используются для падиного земледелия при условии регулирования их весеннего затопления.

Чрезвычайно широкое распространение в пределах Западного Казахстана получили солонцы и солончаки, особенно на сложенной засоленными глинистыми и суглинистыми породами Прикаспийской низменности. Солонцы в отличие от солончаков не содержат большого количества воднорастворимых солей в поверхностных горизонтах. По характеру водного режима солонцы подразделяют на три типа: автоморфные (не имеющие связи с грунтовыми водами), полугидроморфные и гидроморфные (имеющие постоянную капиллярную связь с грунтовыми водами). В их генетическом профиле выделяется верхний, более светлый и легкий по механическому составу надсолонцовый горизонт (А), ниже которого залегает сильно уплотненный солонцовый горизонт (В). Мощность первого изменяется от 18–25 см у глубоких солонцов до 3–8 см – у корковых. Малая плодородность этих почв определяется низким содержанием гумуса (1,3–2,2%). Собственно солонцовый горизонт (В) в сухом состоянии отличается глыбистой структурой, а во влажном сильно разбухает, становится вязким и водонепроницаемым. Солонцы редко залегают сплошными массивами, чаще всего они образуют комплексы с зональными почвами при различном долевом участии.

Солончаки в своем распространении приурочены главным образом к депрессиям с близко залегающими засоленными грунтовыми водами, а среди супесчаных равнин нередко встречаются в котловинах выдувания. В отличие от солонцов они обязательно содержат в поверхностном слое значительную долю воднорастворимых солей. Неотъемлемым элементом полупустынного ландшафта Северного Прикаспия являются так называемые соровые солончаки, занимающие днища пересыхающих летом соленых озер, покрытые солевой коркой.

Для южных районов рассматриваемой территории очень типичны развеваемые и закрепленные пески (фото 8–11). Их отличительной особенностью служит недифференцированность профиля на генетические горизонты, незначительная влагоемкость, большая водопроницаемость и слабая засоленность (Большев, 1972). По механическому составу пески Северного Прикаспия следует отнести к категории мелкозернистых (Гаель, Смирнова, 1999). На современном этапе для супесчаных и песчаных разностей почв характерен эксудативно-промывной режим. В зависимости от стадии зарастания песчаные массивы целесообразно подразделять на четыре группы: 1) сыпучие; 2) зарастающие с корневищными растениями; 3) ползаросшие со стержневыми растениями; 4) сильно заросшие. С увеличением степени закрепленности происходит одновременный рост доли пылеватых и иловатых фракций песка, затем формируются слаборазвитые, а, в итоге, – зональные почвы.

1.4.6. Ботанико-географическое положение и основные черты растительного покрова

Согласно ботанико-географическому районированию растительность Западного Казахстана относится к Северо-Туранской провинции Сахаро-Гобийской пустынной области и Заволжско-Казахстанской провинции Евразийской степной области (Лавренко, 1962; Лавренко с соавт., 1991; Рачковская, Сафронова, 1994; Ботаническая..., 2003). Граница, отделяющая Сахаро-Гобийскую пустынную от Евразийской степной области проходит в южной

части рассматриваемой территории. Ее экотонное положение во многом определяет видовой состав и экологические особенности флоры, а также структуру растительного покрова.

Вопрос о статусе растительности переходных от степей к пустыням территорий продолжает оставаться дискуссионным. Еще Б. А. Келлер (1936), первым предложивший термин «полупустыня», считал недопустимым отодвигать границу степной зоны далеко на юг (за счет так называемых опустыненных и пустынных степей), поскольку в этом случае «понятие степей ... становится очень мало содержательным и теряет свое настоящее качество» (с. 25). Однако, дальнейшая судьба термина «полупустыня» сложилась неоднозначно. Так, например, он удачно «прижился» и получил дополнительное обоснование новыми материалами в физической географии и ландшафтоведении. Даже геоботаник А. В. Прозоровский (1940), отстаивая правомерность выделения зоны полупустыни, трактует ее как «исключительно географическое явление» (с. 285).

С другой стороны, в ботанической географии взгляды на полупустыню как самостоятельное зональное образование или тип растительности не получили широкого распространения, что нашло отражение в классификационных схемах карт растительности пустынно-степной области Евразии (Сафронова, 1999; Ботаническая..., 2003). Так, например, это единственная переходная зона (в отличие от лесотундры и лесостепи), полностью отсутствующая на картах «Растительность СССР» (1990) и «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» (1999). В данной работе мы считаем целесообразным рассматривать полупустыню в качестве самостоятельной зоны с подразделением ее на две подзоны – северную и южную (Неронов, 2000), полностью разделяя детально обоснованную точку зрения Ф. Я. Левиной (1959).

Специфика географического положения Западного Казахстана, а также дифференциация почвенно-геоморфологических условий приводят к тому, что растительный покров исследуемой территории отличается сложной структурой и включает разные типы растительности (Прозоровский, 1940; Буяновский с соавт., 1956; Иванов, 1958; Левина, 1964; Ботаническая..., 2003). С наиболее возвышенной сыртовой частью края связана полоса сухих ковыльных и типчаково-ковыльных степей (фото 2). Проективное покрытие этих сообществ достигает 75–90%, а иногда и выше при истинном покрытии около 40%. Доминирующее положение в этих степях занимают несколько видов ковылей (*Stipa capillata*, *S. lessingiana*, *S. pennata*), а местами – типчак (*Festuca valesiaca*). Кроме перечисленных видов здесь часто встречается тимopheевка (*Phleum phleoides*), кострец безостый (*Bromopsis inermis*), а также довольно обычные представители разнотравья (*Filipendula hexapetala*, *Trifolium montanum*, *T. medium*, *Lathyrus tuberosus*, *Vicia cracca* и мн. др.). Довольно многочисленна группа ранневесенних растений, представленная эфемерами (*Erophila verna*, *Ceratocephalus orthoceras*, *Myosurus minimus*, *Alyssum desertorum*) и эфемероидами (*Pulsatilla patens*, *Adonis wolgensis*, *A. vernalis*, *Iris pumila*, *Poa bulbosa*, виды *Gagea*, *Tulipa*). На площадке 1 м² насчитывается в среднем 13–18 видов, а на гектарной – в среднем 25–40 (Иванов, 1958). В настоящее время целинные участки этих степей сохранились лишь в местах, обычно удаленных от поселений, поскольку на остальной территории они были подвергнуты интенсивной распашке.

Характерными псаммофитными разновидностями ковыльных степей являются житняково-ковыльные и тонконогово-ковыльные сообщества. Доминантами в них являются ковыль песчаный (*Stipa anomala*), тырса (*S. capillata*), житняк ломкий (*Agropyron fragile*), тонконог голый (*Koeleria glauca*), к которым всегда в значительном количестве примешивается овсяница Беккера (*Festuca beckeri*), заменяющая редкий или полностью отсутствующий здесь типчак. Широкая экологическая амплитуда ковыля песчаного и тырсы обуславливает разнообразие формируемых ими сообществ. Из представителей разнотравья господствуют типичные псаммофиты и гемипсаммофиты (*Achillea micrantha*, *Syrenia siliculosa*, *Artemisia arenaria*, *Helychrisum arenarium*, *Potentilla arenaria*, *Polygonum arenarium* и др.). Наиболее широко ассоциации данной группы представлены на ровных песках – «ашиках», как называют казахи равнинные участки между барханами и бугристыми песками, и сравнительно редко поднимаются по склонам.

Южнее в Западном Казахстане достаточно хорошо прослеживается полоса типчаковых степей, соответствующая ландшафту северной полупустыни. По сравнению с ковыльными степями, типчаковые отличаются безраздельным господством типчака и значительным сокращением роли разнотравья в сообществах, особенно мезофильных видов. Не менее характерно распределение степных кустарников (*Amygdalus nana*, *Spiraea crenata*, *S. hypericifolia*, *Caragana frutex*), которые исчезают из травостоя равнинных участков, обособляясь в понижениях и, тем самым, создавая некоторую пятнистость покрова (Иванов, 1958). В этой полосе появляются и типичные ксерофильные полукустарнички – полынь Лерха (*Artemisia lerchiana*) и ее спутники (*Kochia prostrata*, *Tanacetum achilleifolium*). Переход кустарников в западины, появление в травостое, хотя еще в незначительном количестве, полыней и других представителей солонцевой флоры ясно подчеркивает промежуточный характер типчаковых степей, являющихся связующим звеном типичной степной и пустынной растительности.

Южной полупустыне соответствует растительность пустынных степей, которая в Западном Казахстане образует наибольшую как по ширине, так и по длине полосу. Их структура образуют сообщества двух групп ассоциаций – степных с господством злаков (типчаковых, острецовых, еркековых и др.) и пустынных с доминированием ксерофильных полукустарничков (белополынных, чернополынных, кокпековых и биюргуновых). В качестве фоновой растительности выступают характерные полупустынные 2–4-членные комплексы, ведущую роль в которых занимают сообщества типчаково-белополынных (*Artemisia lerchiana* + *Festuca valesiaca*) и еркеково-белополынных (*Artemisia lerchiana* + *Agropyron fragile*) ассоциаций на пологих супесчаных и суглинистых участках. Их характерными чертами являются разреженность (проективное покрытие не превышает 25–30%) и относительная флористическая бедность. Весьма упрощенной внутренней структуре сообществ свойственно преобладание 1–3 видов растений при незначительном обилии других, которые обычно представлены немногими эфемерами и однолетниками. К началу лета все они заканчивают свою вегетацию и полностью исчезают из травостоя. В напочвенном покрове представлены кочующие лишайники (*Parmelia vagans*, *P. rysssolea*), а также характерный пустынный мох (*Tortula desertorum*). Дифференциация зонального типа растительности в зависимости от различий гранулометрического состава и степени засоления почв проявляется в присутствии некоторых других видов. Например, на легких почвах усиливается роль злаков (*Agropyron fragile*, *Stipa lessingiana*, *S. sareptana*), тогда как при повышении содержания солей характерно участие галофитов (*Anabasis aphylla* и др.).

На песчаных равнинах и в массивах закрепленных песков широкое распространение получают песчано-степные растительные сообщества с доминированием житняка ломкого (*Agropyron fragile*), ковылей уклоняющегося (*Stipa anomala*) и тырсы (*S. capillata*), тонконога песчаного (*Koeleria glauca*) и овсяницы Беккера (*Festuca beckeri*). Гемипсаммофильное разнотравье представлено цмином песчаным (*Helichrysum arenarium*), тысячелистником мелкоцветковым (*Achillea micrantha*), молочаем Сегье (*Euphorbia seguierana*), васильками песчаным (*Centaurea arenaria* s.l.) и прижаточешуйным (*C. adpressa*), сиренией (*Syrenia siliculosa*) и некоторыми другими. На первых этапах зарастания песков в растительном покрове большую роль играют корневищные травы (*Leymus racemosus*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex stenophylla*), а также полукустарнички (*Artemisia arenaria*, *Astragalus asper*) и некоторые эфемеры (*Alyssum desertorum*, *Aisantha tectorum*, *Schismus arabicus*, *Trigonella orthoceras*, *Veronica* spp.).

Степные растительные сообщества формируются также на почвах микропонижений и западин с дополнительным грунтовым и натеchnым увлажнением. Здесь они образованы степными кустарниками (*Spiraea crenata*, *S. hypericifolia*, *Caragana frutex*, *Amygdalis nana*), дерновинными злаками (*Stipa lessingiana*, *S. sareptana*, *Festuca valesiaca*), корневищными многолетниками (*Glycyrrhiza glabra*, *Artemisia austriaca*, *Elytrigia repens*) и представителями степного разнотравья (*Phlomis tuberosa*, *Tanacetum achilleifolium*, *Eryngium campestre*, *Potentilla bifurca* и мн. др.). Подобные степные западины представляют собой неотъемлемый элемент комплексного растительного покрова полупустыни.

Самую южную часть рассматриваемой территории занимает растительность северных пустынь. Наибольшие площади в Западном Казахстане занимают сообщества, относящиеся к псаммофитному варианту, что связано с широким распространением песчаных массивов (Ботаническая..., 2003). Несмотря на малое количество формаций, доминирующих в пустынях Северного Прикаспия, растительный покров этой части области очень неоднороден, что обусловлено частой сменой сообществ в пространстве.

Облик растительного покрова территории создают сообщества двух видов полыни – Лерха (*Artemisia lerchiana*) и песчаной (*Artemisia arenaria*), получившие наибольшее распространение в Прикаспийской подпровинции (Ботаническая..., 2003). Первые распространены на связных песках, супесях и легких суглинках, а вторые – на слабосвязных песках. На равнинах с супесчаными и суглинистыми почвами они обычно образуют комплексы с чернополынниками (*Artemisia pauciflora*), приуроченными к солонцам. В составе лерхопопынных сообществ на легких почвах почти всегда обилён мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), местами встречаются наиболее ксерофильные виды ковылей (*Stipa sareptana*, *S. lessingiana*) и псаммофильный кустарник джужгуном безлистным (*Calligonum aphyllum*), а на засоленных песках – полукустарник терескен (*Krascheninnikovia ceratoides*).

Псаммофитные эдафические варианты пустынь Северного Прикаспия представлены псаммофитнопопынными, псаммофитнозлаковыми и псаммофитнокустарниковыми сообществами. В северных пустынях псаммофитнопопынные сообщества находятся в тех же климатических условиях, что и «зональный тип», но отличаются более благоприятным водным режимом в силу особенностей песчаного субстрата. Этим обстоятельством и объясняется широкое проникновение на юг таких представителей степной флоры, как тырсик (*Stipa sareptana*), ковыль песчаный (*S. anomala*), тонконог голый (*Koeleria glauca*), овсяница Беккера (*Festuca beckeri*) (Родин, Рубцов, 1956). Значительные площади в пустынях Западного Казахстана занимают псаммофитнозлаковые сообщества, образованные плотнодерновинным эксерофильным житняком ломким (*Agropyron fragile*). Степные злаки и разнотравье участвуют также и в псаммофитнокустарниковых сообществах, образованных джужгуном безлистным (*Calligonum aphyllum*) на пылевато-песчаных почвах и песчаной акацией (*Ammodendron bifolium*) на рыхлых и пылеватых песках. Среди типичных псаммофитов довольно обычны колосняк (*Leymus racemosus*), песчаная полынь, астрагал (*Astragalus varius*). Ценотическая и экологическая роль псаммофильных кустарников определяется способностью закреплять пески при формировании сообществ, устойчивых к высокой подвижности субстрата.

На солонцеватых и засоленных почвах наиболее широко представлены галофитные и гемигалофитные эдафические варианты растительности, образующие комплекс с перечисленными выше типами сообществ. Основу травостоя, наряду с полынью Лерха, здесь создают другие гиперксерофильные полукустарнички – кокпек (*Atriplex cana*) и полынь черная (*Artemisia pauciflora*). На сильнозасоленных почвах солончаков формируются сообщества сарсазана (*Halocnemum strobilaceum*), биюргуна (*Anabasis salsa*) и лебеды бородавчатой (*Atriplex verrucifera*) с незначительным участием однолетних солянок (*Salicornia europaea*, *Climacoptera crassa*, *Petrosimonia oppositifolia*), некоторых многолетников (*Frankenia hirsuta*, *Puccinellia distans*) и эфемеров (*Hymenolobus procumbens*). Подобные гигрогипергалофитные пустыни на солончаках составляют характерную черту растительности Волго-Уральского междуречья.

Интразональные луговые и лугово-солончаковые сообщества развиваются на участках с повышенным увлажнением в поймах рек, вблизи озер и каналов. На гидроморфных почвах с промывным режимом увлажнения представлены фитоценозы с господством пырея ползучего (*Elytrigia repens*) и вейника наземного (*Calamagrostis epigeios*). Весьма характерны кустарниковые сообщества из тамариска многоветвистого (*Tamarix ramosissima*) (фото 13). При условии длительного застаивания поверхностных вод формируются прибрежно-водные сообщества с доминированием тростника (*Phragmites australis*), ситника Жерара (*Juncus jerardi*), осоки черноколосой (*Carex melanostachya*).

Таким образом, растительный покров рассматриваемой территории достаточно разнообразен и включает несколько типов сообществ – пустынные, степные (в том числе песчано-степные), прибрежно-водные, луговые, лугово-солончаковые и солончаковые.

Особенности сезонной ритмики растительных сообществ Западного Казахстана определяются континентальностью климата. В связи с неравномерным распределением увлажнения в течение вегетационного периода растительный покров характеризуется сезонными изменениями видового состава растительных ассоциаций и ярко выраженной сменой аспектов.

Ранней весной массовое развитие получают эфемероиды (*Poa bulbosa*, *Tulipa biflora*, *Iris pumila*), гемизэфемероиды (*Falcaria vulgaris*, *Prangos odontalgica*) и эфемеры, представленные главным образом злаками (*Eremopyrum triticeum*, *E. orientale*, *Anisantha tectorum*, *Bromus japonicus*, *Schismus arabicus*), крестоцветными (*Alyssum desertorum*, *Erophila verna*, *Lepidium perfoliatum*) и лютиковыми (*Ceratocephala falcata*). Именно в апреле – начале мая в сообществах вегетирует наибольшее число видов. С поздневесенним периодом совпадает цветение многих представителей мезоксерофильного разнотравья. Уже в июне многие перечисленные виды заканчивают свою вегетацию и полностью исчезают из травостоя.

Ксерофильные дерновинные злаки, составляющие основу степных сообществ, начинают создавать аспект с середины мая – начала июня. Интенсивная вегетация и цветение наблюдаются у житняка ломкого, тонконога голого, тырсика, ковылка и песчаного ковыля. Лишь один вид ковылей – тырса начинает цветение значительно позже, с конца июня – середины июля, продолжая его в августе.

С начала июля большинство пустынно-степных растений находится в состоянии полупокоя. В это время фон в растительном покрове создают подсохшие соломенно-желтые дерновинные злаки и беловато-войлочные побеги ксерофильных полукустарничков (*Artemisia lerchiana*, *Kochia prostrata*). В конце августа – начале сентября с выпадением осадков и снижением температуры воздуха растительность вновь оживает. Начинается вторичная вегетация у многолетних злаков, цветение и плодоношение у полукустарничков (полыней и маревых). В растительных сообществах развиваются представители группы летне-осенних однолетников – солянка сорная (*Salsola tragus*), козлец кистистый (*Tragus racemosus*), полевица малая (*Eragrostis minor*), щетинник зеленый (*Setaria viridis*), рогач песчаный (*Ceratocarpus arenarius*), виды дурнишника (*Xanthium* spp.) и некоторые другие.

1.4.7. Ландшафтные районы

С учетом опубликованных литературных данных и схем физико-географического районирования (Якубов, 1955; Буяновский с соавт., 1956; Лисицын с соавт., 1964; Физико-географическое..., 1968; Доскач, 1979; Копыл, Николаев, 1984) для целей нашей работы была проведена ландшафтно-экологическая дифференцировка территории Западного Казахстана по комплексу природных признаков с выделением отдельных ландшафтно-экологических районов (ЛЭР). Результаты представлены на рис. 22. Различия в зональном положении и геоморфологической структуре принятых районов определяют специфику их гидроклиматического режима, эдафических и геоботанических особенностей, которые, в свою очередь, оказывают первостепенное воздействие на состояние животного населения рассматриваемой территории. Комплексный анализ многолетних изменений фауны наземных позвоночных в разнообразных эколого-географических условиях Северного Прикаспия позволит выявить общие закономерности динамики отдельных видов в пустынно-степных условиях, а также установить роль природных факторов в пространственно-временной организации биоценозов. Разработанная схема районирования включает 8 ЛЭР, среди которых один относится к степной зоне (Илекский), четыре – к полупустынной (Джаныбекский, Узенско-Чижинский, Урало-Кушумский и Зауральский) и три – к пустынной (Урдинский и Волго-Уральский, а также Приуральный).

Илекский сухо-степной район (I₁). Территория ЛЭР охватывает северную и северо-восточную части области, включая в себя северо-западную часть Подуральского плато и самые южные отроги возвышенности Общий Сырт. В рельефе характерны столовые возвышенные равнины с денудационными ступенями и довольно густой долинно-балочной сетью. В климатическом отношении район по сравнению с другими характеризуется наименьшей засушливостью: ГТК здесь превышает 0,6, а годовая сумма осадков составляет 230–300 мм. Для почвенного покрова повсеместно характерны темно-каштановые, нередко солонцеватые, почвы, сменяющиеся на крайнем севере малогумусными южными черноземами. Зональная растительность представлена полынно-злаковыми сухими степями, используемыми под пастбища, а на севере – ковыльно-типчаковыми степями, значительно распаханными.

Джаныбекский полупустынный район (II₁). Данный ЛЭР располагается в наиболее безводной и недренированной полупустынной части Волго-Уральского междуречья (фото б). В геоморфологическом отношении это необычайно плоская морская аккумулятивная равнина с крупными бессточными падьнами, замкнутыми лиманами и характерным западин-

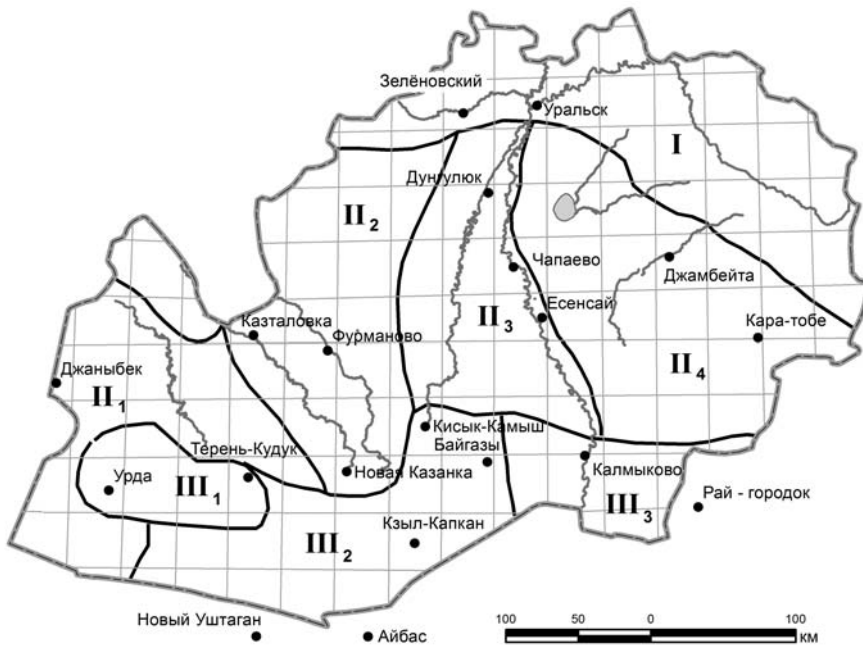


Рис. 22. Географическое районирование Западно-Казахстанской области и стационары.
 I – Луго-степной географический район (ГР), или ландшафтно-экологический район (ЛЭР), стационар Уральск
 II₁ – Западный полупустынный ГР, ст. Джаныбек
 II₂ – Центральный полупустынный, или Узенско-Чижинский ГР, ст. Фурманово
 II₃ – Приуральный полупустынный, или Урало-Кушумский ГР, ст. Чапаево
 II₄ – Зауральный степной ГР, ст. Джамбейта
 III₁ – Урдинский ГР, ст. Урда
 III₂ – Песчаные ГР – Камыш-Самарский, ст. Новая Казанка; Северо-Восточный песчаный ст. Кзыл-Капкан; Центральный песчаный ст. Новый Уштаган, Сасык-Тау, Айбас; северо-восточная окраина Волго-Уральских песков, ст. Байгазы
 III₃ – Приуральный пустынный ГР, ст. Калмыково
 I – границы ГР

ным микрорельефом, сложенная засоленными средними и тяжелыми бурями суглинками. Несмотря на северное положение, Джаныбекская равнина считается наиболее опустыненной и аридной частью прикаспийской полупустыни. Для нее характерна комплексность и засоленность почвенно-растительного покрова. Микроповышения со злаково-пыльничными сообществами на светло-каштановых почвах чередуются с преобладающими по площади чернопыльничниками на солонцах. Повсеместно встречаются пересыхающие соленые озера и соры с сухим солончаковым дном.

Узенско-Чижинский полупустынный район (II₂). ЛЭР целиком занимает всю восточную половину Волго-Уральского междуречья на юге до границы Рын-песков. Основная его часть лежит в крупной, но неглубокой тектонической депрессии и представляет собой плоскую суглинистую равнину с системой лиманных разливов бессточных рек. Многочисленные маловодные реки (Большой и Малый Узени, Чижи, Дюра и др.) заканчиваются в крупных депрессиях или неглубоких обширных понижениях. Обильно увлажняя весной пространства лиманов, они способствуют развитию в последних летом густого травостоя настоящих галофитных лугов.

Урало-Кушумский полупустынный район (II₃). Довольно сходный по ряду природных особенностей с предыдущим этот ЛЭР располагается к востоку от Чижинской депрессии до р. Урал. Рельеф суглинистой равнины отличается плоской поверхностью, осложненной немногочисленными бессточными впадинами и невысокими пологими буграми солянокупольного происхождения, а также характерным для Прикаспия западным микрорельефом. На плоских участках со светло-каштановыми почвами господствуют низкорослые разреженные белопыльничники с участком типчака, а на солонцах – пятна чернопыльничников с кокпеком и камфоросмой. Общую опустыненность несколько смягчают остепненные фации западин и немногочисленные злаково-разнотравные и лугово-болотные падины.

Зауральский полупустынный район (II₄). Территория данного ЛЭР охватывает крайнюю восточную часть полупустынного Прикаспия за р. Урал (фото 5, 7, 13–17). В рельефе этой наклонной суглинистой равнины выражены отдельные солянокупольные поднятия, а также в целом немногочисленные большие падины, одиночные лиманы и соры. На опесчаненных участках встречаются разрозненные массивы перевеянных песков. Климат ЛЭР отличается высокой степенью аридности и континентальности. Лишь северная его часть, где расположено большое пресное оз. Челкар, увлажнена несколько лучше. Практически повсеместно распространены типичные почвенно-растительные комплексы из белопыльничников (местами значительно остепненных) на светло-каштановых почвах, чернопыльничников на солонцах и солянковых сообществ солончаков. В падинах и лиманах после спада воды развивается обедненная луговая растительность, а в западинах – злаки и степное разнотравье.

Урдинский песчано-пустынный район (III₁). ЛЭР расположен к северо-западу от Волго-Уральских песков и представляет собой вытянутый к юго-востоку тектонически приподнятый песчаный массив. В рельефе характерно чередование широких крупнобугристо-котловинных песчаных гряд (нарынов) и долинообразных широких понижений (ашиков) между грядами с песчаным или супесчаным пологим дном. По сравнению с другими районами Северного Прикаспия Урдинские пески лучше всего обеспечены атмосферным увлажнением (годовая сумма осадков около 240 мм.). В результате неоднократной дефляции почвы на большей территории массивы разрушены и погребены эоловыми наносами. В растительном покрове господствуют злаково-разнотравные псаммофитные степи и песчанопыльничники. По заиленным остаткам русел встречаются соры с галофитными сообществами (фото 8, 9).

Волго-Уральский песчано-пустынный район (III₂). Наиболее южный ЛЭР области представляет собой обширную по площади перевеянную песчаную пустыню. Для современного рельефа характерно чередование мелко- и среднебугристых полузакрепленных песков с подчиненными им группами обарханенных гряд и эоловыми котловинами. Развитие процессов развевания песков в большинстве случаев связано со скотосбоем в предшествующие десятилетия (фото 10, 11, 18). Климат ЛЭР характеризуется высокой засушливостью: ГТК здесь не превышает 0,4, а годовая сумма осадков

составляет 160–200 мм. На песчаных буграх и грядах под эфемерово-полынно-злаковой псаммофитной растительностью формируются бурые песчаные и супесчаные почвы. В нижних частях склонов проявляется солонцеватость, а днища понижений заняты чернополынными солонцами, солончаками с галофитной растительностью и высыхающими летом сорами.

1.4.8. Антропогенные изменения ландшафтов

1.4.8.1. Вводная часть

Площадь Западно-Казахстанской области составляет 151,2 тыс. кв. км (МСЭ, 1977). Современное население (казахи) обитает на территории Северного Прикаспия с начала XIX в. В те времена люди жили главным образом в Рын-песках и по берегам озёр и рек. Они вырубали леса, выжигали сухую траву для улучшения пастбищ. С середины XIX в. возникли посёлки, началось сенокосение, сначала в низинах, позже и в открытых участках степи. К 60-м гг. XIX в. древесный покров был практически сведён, кроме небольших массивов диких яблонь и кустарников по балкам и зарослям лоха узколистного, тополя, ольхи, ив; они были сведены к концу XIX в. (Динесман, 1960).

К 70-м гг. XX века население области составило 563 тыс. человек (на 1976 г.), из них 50% составляют казахи, 38% – русские, 6% – украинцы и др. Средняя плотность населения составляет 3,7 человека на 1 кв. км. Основная масса населения сосредоточена на севере области и в долине р. Урал (5–7 чел./1 кв. км). Основное занятие населения – скотоводство (МСЭ, 1977). Южнее, например, в Джангалинском районе, население более разрежено (0,94 чел./1 кв. км). В 1952 г. в области было 237 колхозов, 32 совхоза, 31 машинно-тракторная станция, 5 машинно-животноводческих станции, 2 машинно-мелиоративных, 4 лесо-защитных станции.

В 80-х гг. сельскохозяйственные земли занимали в области 12,5 млн га, или 82,67% площади области, из них более 9,1 млн га (72,8%) составляли пастбища, 2 млн га (16%) – пашни, 1,3 млн га (10,4%) – сенокосы. Посевы на 1975 г. занимали 1966 тыс. га, из них 74,3% зерновых и 24,5% – кормовые травы (МСЭ, 1977). Южнее, например, в Джангалинском районе, площадь посевов составляла в 1947 г. 12–24 тыс. га, или 0,85 га посевов на 1 чел. Пахота и посевные земли занимали в Джангалинском районе на 1953 г. 4,24% территории, сенокосы и заливные луга – 12,35, выгоны и выпасы – 54,35, пески – 2,63, болота, соры и овраги – 7,25, дороги и посёлки – 0,38, заросли кустарников – 0,67, водоёмы – 0,69, неиспользуемые земли госфонда – 18,89%. Урожайность полей в 70-х гг. на севере области достигала 20 ц/га, в Джангалинском р-не в 50-х гг. не превышала 4,5 ц/га.

С 1953 г. началось активное освоение целинных и залежных земель. К 1963 г. основная масса распаханых земель располагалась к северу от линии Волгоград – Чапаево (рис. 23). Наибольшее количество пашен, как видно из рисунка, располагается в северной части междуречья Большого и Малого Узеней, а также к северо-востоку от р. Урал, меньше – к западу и северо-востоку от этого района. В наиболее освоенных районах Казталовского и Фурмановского районов посевные земли в начале 60-х гг. занимали 30–40, а к западу и северо-востоку от них – 20–30% территории. К началу 70-х гг. пахотный клин на севере области составлял более 50%. Пашни были распространены к югу до пос. Батурино. Южнее земледелие, из-за климатических условий, развито слабо и ограничивается главным образом бахчеводством в долинах рек.

В течение 2-й половины XX века рост населения в области сопровождался развитием сети дорог, населённых пунктов, ростом поголовья скота и выпаса, заготовок сена, распашкой целины, ростом посевных площадей, посевов зерновых, бахчевых и кормовых культур, проводилась активная ирригация. Увеличивалось птицеводство, развивались предприятия пищевой промышленности. Росла сеть дорог и площадь селитебных территорий. Проводились посадки лесных полос, возрастали заготовки пушнины.

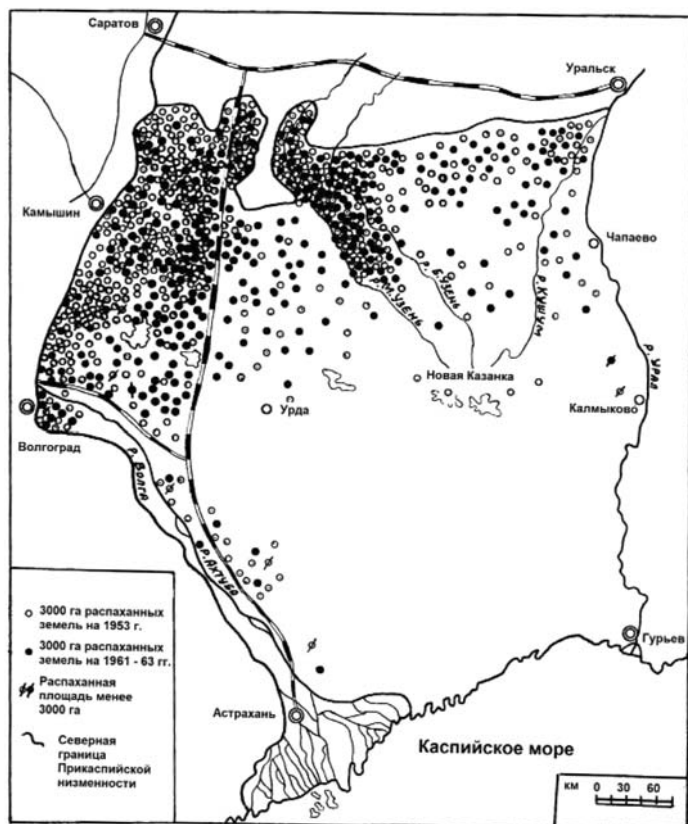


Рис. 23. Размещение сельхозземель в Прикаспийской низменности. 1—3000 га распаханых земель на 1953 г.; 2 — то же на 1961 г.; 3 — участки распаханых земель площадью менее 3000 га; 4 — северная граница Прикаспийской низменности (из: «Агроклиматические... 1955)

Посадки полезитных лесных полос вели с 1948 г. Высаживали вяз мелколистный (карагач), иногда кустарники (жимолость татарская, смородина). На юге впервые в области был высажен саксаул.

С конца 50-х гг. XX в. началось строительство Урало-Кушумской оросительной системы (рис. 24); сначала строится Кировское водохранилище и отходящие от него Бударинский, Кирово-Чижинский и Первомайский каналы. В 1960-е годы начато строительство Дунгулюкского водохранилища, Тайпакского и Фурмановского каналов. Позже построены Битикское и Пятимарское водохранилища, а также ещё ряд каналов, особенно на юге области (Сарайский, Косчегенский, Каракудукский и др.) для водоснабжения скота. К концу 70-х годов строительство сложной разветвлённой системы каналов завершено. За это время построено ещё более 50 орошаемых лиманов (фото 26). В 1975 г. магистральные каналы имели протяжённость более 2000 км. Орошаемые земли в 1974 г. занимали 20.8 тыс. га. В 1976 г. велось строительство канала Волга—Урал протяжённостью 460 км (МСЭ, 1977). Сеть автодорог на 1974 г. составила 8.2 тыс. км, железных дорог—416 км.

С начала 60-х гг. XX в. идёт объединение колхозов, образуются совхозы. Было начато строительство жилья для населения, строятся фермы, расширяется машинно-тракторный парк. Образуются новые совхозы, строятся их центральные усадьбы и отделения, расширяются старые мелкие посёлки. Расширяется строительство зимовок везде, особенно в южной животноводческой части области, производится их электрификация. Раз-

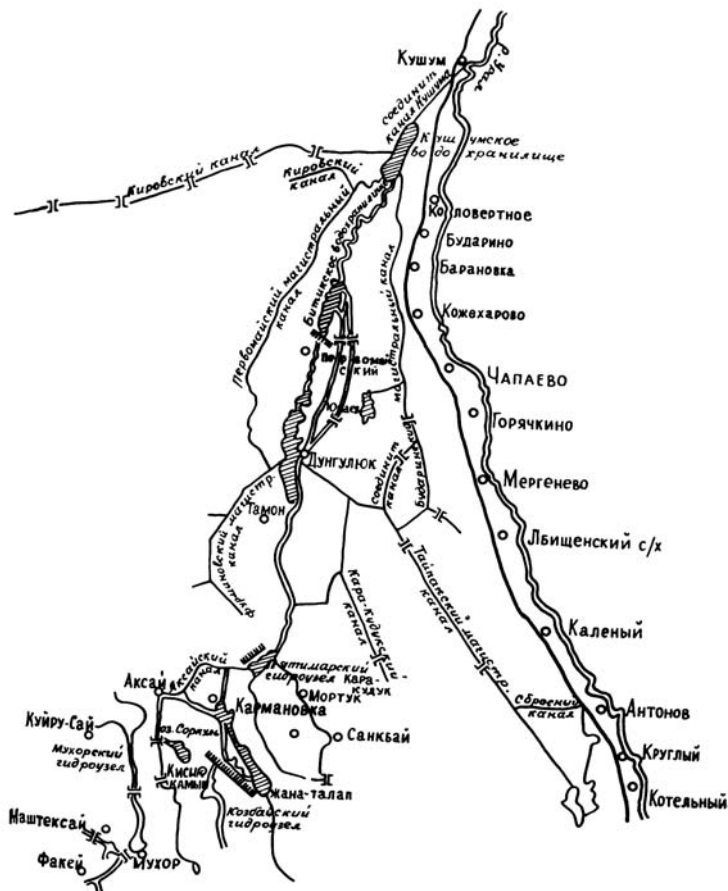


Рис. 24. Урало-Кушумская оросительная система (из отчётов УПЧС)

вивается сеть автодорог с асфальтовым покрытием, грейдеры. Отмечается социальная миграция населения; люди, привлечённые улучшенными условиями жилья, переезжают в центральные усадьбы совхозов из отдалённых посёлков. Исчезают, например, такие посёлки, как Карша, Лебедок, Круглый (Тайпакский район). Резко увеличивается поголовье скота. Так в 1976 г., численность его в области составляла 2.4 млн голов мелкого рогатого скота (МРС), или 76.63% общего поголовья – овец и коз, крупного рогатого скота (КРС), главным образом, коров – 0.6 млн. (19.16%), 80 тыс. (2.55%) лошадей, 45 тыс. свиней – 1,44% (гл. обр. по реке Урал и на севере области), верблюдов 6.8 тыс. голов (0.22%). В 1970 г. в расчёте по области приходилось 5.56 голов скота на на 1 чел., а в Джангалинском районе – 13.47 голов в 1947 г., и 6.35 – в 1953 г. По области в целом число голов крупного рогатого скота (КРС) было максимальным в 1980–1990 гг. Пик поголовья мелкого рогатого скота (МРС), свиней, верблюдов был достигнут в 1975 г., лошадей – в 1995 гг.

Столь масштабные преобразования не могли не сказаться на растительном покрове и животном мире. Если до 50-х гг. XX в. скотоводство было полукочевым, особенно в тёплое время года, и не привязанным к месту жительства, то в дальнейшем население становится более осёдлым, развивается отгонное животноводство на строго закреплённых территориях.

В 90-х гг. XX в., в результате развала СССР и социалистической системы хозяйствования исчезли совхозы, а фермерство пока не получило должного развития. Из-за разруше-

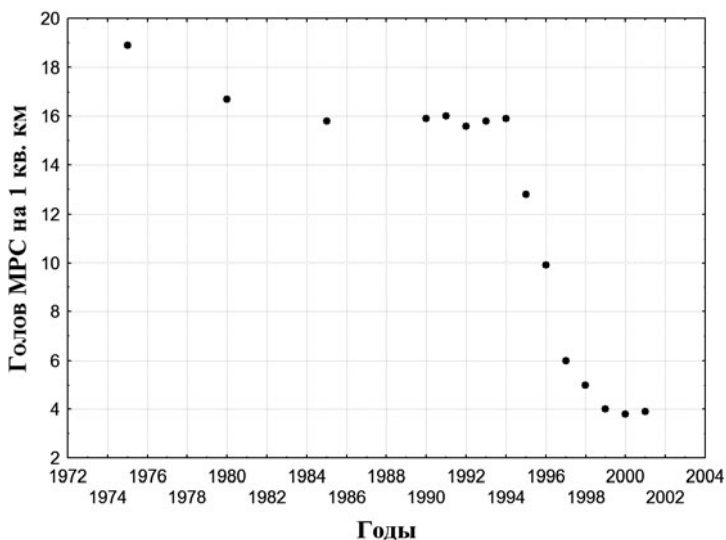


Рис. 25. Изменение поголовья мелкого рогатого скота в области по годам

ния систем электро- и водоснабжения начинаются миграции населения. Были заброшены все зимовки в южной части района, исчез ряд посёлков (Дунгулюк, Косауз и др.). К 2000 г. произошёл резкий спад в животноводстве по всем видам скота, с небольшим ростом к 2003 г. На 2003 г. соответственно сохранилось 1028.43 тыс. голов скота, из них 34.46% составил КРС, 57.24–МРС, 4.69%–лошади, 3.29%–свиньи, 0.16%–верблюды. От 1975 г. к 2003 г. наблюдается отрицательная динамика поголовья всех видов скота (рис. 25). Тенденция спада численности за этот период характеризуется по критерию Спирмена как $r_{sp} = -0.956$ ($p \leq 0,005$). Максимальное за последние 20 лет XX века суммарное поголовье скота отмечено в 1990 г.: 3324.9 тыс. голов скота (21.99 на 1 кв. км).

Таким образом, пастбищная нагрузка в 1975 г. составила 23.69 голов на 1 кв. км, а в 2002 г. упала до 7.77. на 1 кв. км. Снижение интенсивности выпаса привело к зарастанию степи злаками и ковылём. В лиманах в течение ряда лет не проводилось сенокосение, в результате чего образовались многолетние залежи. Эти изменения, наряду с рядом благоприятных погодных условий, привели к росту численности мелких мышевидных грызунов. В припойменной части р. Урал, где располагается большинство посёлков, весь личный скот выпасается в пойме, что привело эти угодья к скотобою и перевыпасу. Там же активно заготавливается сено, топливо, вырубают кустарники. В этом местообитании условия жизни грызунов резко ухудшились. Лишь в последние несколько лет, когда скот стали выпасать частично в степи, сократили заготовки дров, начали отрастать кустарники, стали восстанавливаться луга, повысилась и численность мышевидных грызунов.

Некоторое оживление хозяйственной жизни области наблюдается в начале XXI в. в связи с промышленным освоением недр, созданием газоконденсатных предприятий и др. строительством, что привело к освоению ранее заброшенных земель и оживлению хозяйственной активности.

1.4.8.2. Основные виды антропогенных воздействий на природу Западно-Казахстанской области

Составляя представление об антропогенных воздействиях, необходимо учитывать, что эти воздействия многосторонни. Чаще всего они оказывают отрицательное воздействие на природные ландшафты и все компоненты этих ландшафтов, в т. ч. и млекопитающих. Но такие воздействия могут быть изменяющими как видовой состав млекопитающих, так и

состояние популяций животных. В ряде случаев антропогенное воздействие в умеренной дозе благоприятно для вида или группы видов. Среди антропогенных воздействий следует выделить следующие.

1) **Выпас скота.** Крупные стада скота, особенно овец, выпасаются в течение 1–1.5 месяцев на наиболее обильных растительностью обширных пространствах глинистой полупустыни и закреплённых песков, после чего перегоняются на другие участки. В местах интенсивного выпаса проективное покрытие почвы растительностью сокращается, верхний слой почвы разбивается, растительность уничтожается, особенно некоторые её виды и возле мест водопоя и стойбищ скота. Выпас скота в песках, особенно активизировавшийся после 1941 г., привёл к выбиванию растительности и появлению незакреплённых голых песков на значительной части юга области. Восстановление растительности как в песках, так и на глинистых грунтах – длительный процесс, занимающий не менее 10 лет, а часто и более. После 60-х гг. XX в., со строительством стационарных зимовок, откочёвки наблюдаются всё реже, а если и производятся, то недалеко от жилища. Всё это приводит к неумеренному скотобою и перевыпасу. Почвы уплотняются, возрастает их засоленность, в травостое появляются солянки и полыни, начинается разреживание травостоя. Эти изменения оказываются весьма благоприятными для малого суслика. Открытые пространства, позволяющие видеть врагов издали, обилие луковичного мятлика, излюбленного наживочного корма сусликов, способствуют росту численности и расселению зверька. Вблизи скотопрогонных троп обильно разрастается спорыш, длительная вегетация которого надолго обеспечивает грызунов свежим зелёным кормом. В конце 70-х – начале 80-х гг. XX в. наблюдается пик численности малого суслика в центральной части области, чему немало способствовало и антропогенное изменение ландшафтов.

Расширение пахотного земледелия, устройство лиманов, организация сенкосов привели к резкому снижению численности сусликов в северной части области, инсуляризации и измелчанию их поселений (Шишкин, 1960, Дятлов, 2001).

Сенокосение, возникающее с развитием животноводства, с одной стороны, меняет состав и развитие растительности на сенокосных угодьях, а с другой – создаёт новый благоприятный биотоп для мелких млекопитающих – скирды, стога, копны и прочие варианты хранения сена скошенных культурных растений, иногда с урожаем зерна. Кочевой образ жизни скотоводов до второй половины XX в. способствовал устройству колодцев и водопоев среди дикой природы; мазары – саманные мавзолеи на могилах казахов стали прибежищем ряда видов животных. Примитивные землянки, которые устраивают скотоводы среди пастбищ, привели к их заселению мелкими зверьками из природы, стал складываться комплекс обитателей жилищ человека (фото 24–25); выбивание почвы в местах стоянок скота и людей, возникновение возле них бурьянного комплекса растительности способствовали распространению и росту численности ряда животных.

2) **Рост численности населения,** увеличение площади селитебных территорий и дорог, культурных земель, площади хозяйственно используемых территорий привёл к изменению условий существования и отсюда – к изменению видового состава, соотношения видов и часто снижению численности животных. Усовершенствование домостроения (во многом важным оказалось возведение кирпичных фундаментов) способствовало тому, что менялся состав зверьков – обитателей жилищ на степных стоянках и в крупных населённых пунктах. Использование кирпича и железобетона привело в жилища виды, исходно связанные со скалистыми и пещерными местообитаниями (летучие мыши, каменная куница и др.). Организация комбинатов по производству мяса (птицефермы, свинофермы, фермы крупного рогатого скота) сопровождалась, после прекращения санэпиднадзора, широким расселением серой крысы по территории этих производств и вокруг них. Насаждение парков, устройство бахчей и огородов привлекло виды северного, луго-лесного экологического облика (летучие мыши, землеройки, полевые и лесные мыши, обыкновенный хомяк и др.). Адаптируясь к новым условиям, животные меняют свой образ жизни, характер размещения, питание и поведение, меняется сезонность их размножения и динамики численности. Ряд видов находит благоприятные условия вдоль железных дорог и на развалинах посёлков.

3) **Горно-добывающая промышленность.** Разработка месторождений газа ведётся на северо-востоке области. В 1979 г. было открыто одно из крупнейших на Земле газоконденсатных месторождений в Бурлинском районе (б. ст. Казахстан, ныне г. Аксай) – Карачаганакское месторождение. Эксплуатацию месторождения в настоящее время ведёт международная корпорация «Карачаганак Петролеум Оперейтинг Б. В.».

Ведутся поиски полезных ископаемых и в других районах.

4) **Окультуривание земель.** Полеводство из-за слишком сухих условий занимает относительно небольшое место в хозяйстве области. Максимальные площади распашки см. рис. 22. Зерновые высеваются примерно на трёх четвертях посевных площадей, остальное составляют сеяные кормовые травы. Полеводство способствует росту численности домашней мыши, обыкновенных полёвок, хомячка Эверсмanna, в некоторой степени и землероек-бурузубок.

5) **Гидромелиорация.** Пуск в эксплуатацию Урало-Кушумской оросительной системы, образование множества орошаемых и заливных лиманов привело к повышению уровня грунтовых вод. Это вызвало зарастание лиманов макрогидрофитами (осоки, камыш озёрный, тростник). При нарушении гидрорежима на многих лиманах происходит вторичное засоление, и злаковые ассоциации замещаются на чернополынно-кокпеково-солянковые. Вдоль магистральных каналов высаживаются лесополосы, аналогичные полесам. Самосадом (занос семян с водой) по берегам каналов разрастаются ивы козья и белая, чёрный тополь, американский клён, тальники, на юге – кусты гребенщика (тамариска). Это способствует изменению животного мира, заселению ранее сухих мест обитателями околоводных биотопов. Эти оазисы среди пустыни привлекают также множество птиц, активизируются природные очаги туляремии. Помимо возникновения среди полупустыни сети береговых местообитаний, там появились заросли луговых трав и бурьянов, кустарников по валам оросительной системы. Продуктивность растительности, особенно на месте регулярно заливаемых лиманов резко возросла, что способствовало заселению и размножению ряда видов животных, расширению природных очагов туляремии вследствие расселения животных – носителей микроба (водяная полёвка, ондатра, обыкновенные полёвки, землеройки, лесные мыши, горностай и др.). Сюда расселились некоторые виды животных, расширив свой ареал.

6) **Лесное дело.** Сведение лесов сократило ареалы ряда лесных видов (заяц-беляк, европейская рыжая полёвка, лесная куница, лось и др.). Последующее восстановление лесов путём их посадки в условиях полупустыни оказалось во многих случаях удачным. В лесах стали расселяться лесные и лесостепные виды животных (лесные летучие мыши, белобрюхая белозубка, малая лесная мышь, белогрудый ёж), что привело к расширению их ареалов.

7) **Заготовка пушнины и мяса** в отдельные годы приводила к снижению численности и даже исчезновению некоторых видов охотничье-промысловых животных, хотя в целом пресс охотничьего хозяйства на фауну относительно невелик. Бессистемное истребление сайгаков при заготовке их на мясо в 50–70-х гг. XX в. в определённой степени способствовало снижению их численности, хотя и не было основным фактором (фото 27). Интродукция (пятнистый олень, сибирская косуля, американская норка, ондатра, енотовидная собака) и реинтродукция (речной бобр) животных обогащали фауну; эти виды с разной степенью успеха встраивались в естественные сообщества и становились объектами охоты. Устройство заказников способствовало охране некоторых ценных видов (лесная куница, выхухоль, бобр), но пока не дало значимых результатов, главным образом из-за незначительности площади охраняемых территорий и отсутствия необходимых условий (например, после выруб-ки дуплистых деревьев затруднились условия размножения лесной куницы).

8) Для Западно-Казахстанской области, эндемичной по ряду болезней человека, особенно чумы и туляремии, существенным фактором воздействия на природу является **истребление грызунов** и их эктопаразитов в природе и жилищах человека. Основная масса полевых широкомасштабных истребительных мероприятий проводилась в области с 1933 по 1986 гг. В Волго-Уральском междуречье за 1933–1960 гг. было отработано в глинистой

полупустыне против сусликов 86.34 тыс. кв. км, против малых песчанок – 59.77 тыс. кв. км. Истребление малого суслика фосфидом цинка приводит к гибели 64–80% взрослых особей и до 80% сеголеток при летних обработках (Демяшев, Стёпин, 1964) (фото 22, 23). Эффективность борьбы с малыми песчанками при авиарассеивании отравленной приманки (главным образом фосфида цинка), особенно осенью достигала 100%, но восстановление численности происходит уже через год, а иногда и ранее (Волюнкин, 1950; Наглов с соавт., 1964). Трёхлетние подряд истребительные мероприятия не снижают численности песчанок, но эпизоотия чумы в обработанных участках затихает (Лисицын, 1964). Близкие результаты были получены при истреблении домовых мышей.

В жилищах и надворных постройках, промышленных предприятиях и учреждениях было отработано 54.24 млн кв. м площади; дезинсекция жилищ в этот период была проведена на площади 12.16 млн кв. м. Постоянное слежение за численностью сдерживало расселение серой крысы, но развал хозяйства в 90-х гг. XX в. привёл к размножению и широкому расселению этого зверька и его эктопаразитов по области.

9) **Охрана природы.** В настоящее время на территории области предлагается создать следующие охраняемые территории: 1) Бокейординский государственный национальный природный парк (в окрестностях пос. Урда); 2) Шалкарский государственный природный комплексный заказник площадью в 663 тыс. га в Теректинском районе на оз. Шалкар (Б. Челкар) и в междуречье рек Есен Анкаты и Шалак Анкаты; с 1992 г. там устроен государственный биогидробиологический заказник; 3) Жалтыркольский государственный природный зоологический заказник; предлагается одноимённый заказник площадью 19 тыс. га, созданный в 1967 году, расширить до 500 тыс.га, включив туда Камыш-Самарские озёра, Едильсор, Салтанат, Сарыайдык, в основном для охраны водоплавающих птиц и сайгака (Интернет, портал Акжайк Online / Экология/ 3. Заказники и заповедники, 2012).

В дальнейших разделах работы будет, в числе других проблем, рассмотрено воздействие человека на фауну и состояние отдельных видов в области, а в отдельной главе, посвящённой антропогенным воздействиям на фауну, рассмотрены адаптации отдельных видов к человеку.

2. ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

2.1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ФАУНЫ

Ввиду того, что границы ареалов млекопитающих в месте работ очень подвижны во времени, как то показывают данные литературы и долговременные (в течение нескольких десятков лет) наблюдения зоологов УПЧС, мы сочли важным для получения целостного и верного представления о состоянии животного мира и его динамике предпослать анализу современной фауны краткое описание доисторического распространения млекопитающих на изучаемой территории.

В предхвалынское время (Верещагин, Громов, 1952; Штейнберг, 1954) в междуречье Волга–Урал жили степной пещерный медведь, тигролев, эласмотерий, шерстистый носорог, большерогий олень, мамонт. Позже, в плейстоцене, они вымерли. Тогда же жили современные виды хомяков (обыкновенный и Эверсманны), узкочерепная полёвка, степная пищуха, степная пеструшка, общественная полёвка. Они были распространены к югу до современных посёлков Калмыково–Харькин, а жёлтая пеструшка – по всем Волго-Уральским пескам (Тропин, 1977). Сейчас жёлтая пеструшка и узкочерепная полёвка здесь уже не встречаются, степная пеструшка и общественная полёвка редки, встречаются лишь в отдельные годы. Обитавшие здесь же большой суслик и степная пищуха отступили к северу, хотя в Зауральной части области до сих пор довольно обычны. По А. И. Дмитриеву (2001), в плейстоценовых полупустынных сообществах Узенского палеоценоза (т. е. на территории глинистых ландшафтов Волго-Уральского междуречья) преобладали малый суслик (68% в сборах костей) и жёлтая пеструшка (22.9%).

В среднем плейстоцене, по данным И. М. Громова (1957) на территории Волго-Уральского междуречья жил суслик, похожий на современного малого. В среднем плейстоцене после Хазарской трансгрессии, в Западном Казахстане были распространены степные и полупустынные ландшафты. Послехазарская регрессия способствовала проникновению в Волго-Уральское междуречье фауны Приаралья. В раннем и среднем голоцене доля малого суслика немного снижается за счёт возрастания удельного веса в сборах обыкновенной полёвки (от 6.8 до 13.2%); доля жёлтой пеструшки остаётся прежней (26%). На территории Волго-Уральских песков в среднем плейстоцене резко преобладала жёлтая пеструшка (84.4%); прочие виды встречались в небольшом количестве. В позднем плейстоцене доля вида-доминанта ещё более возросла (до 93.47%). Однако уже в раннем-среднем голоцене доля жёлтой пеструшки резко снизилась (до 16.95%) за счёт увеличения доли степной пеструшки (от 0.96–4.2% до 21.96%); заметно возросли также доли тamarисковой песчанки (от 1.8–2.2% до 15.8%) и жёлтого суслика (от 0.7–1.2 до 14.4%).

В позднем голоцене произошло дальнейшее падение удельного веса жёлтой пеструшки в сборах костей (до 2%), снижение доли степной пеструшки (до 14.24%), возрастание доли малых песчанок: до 26.7% у тamarисковой и от 0.3–6 до 14.1% у полуденной. Доли теплолюбивых, южных форм песчанок – большой и краснохвостой, а также малого суслика, в этих местах никогда не были высоки, а максимума достигли в ранне-среднем голоцене (не более 2%). В современной фауне, по данным автора, жёлтая пеструшка отсутствует, степная пеструшка составляет 0.02% в фауне, доля малых песчанок, особенно полуденной, возросла до 53.77 и до 36.03% – у тamarисковой. Таким образом, в позднем голоцене в Северном Прикаспии вымирает жёлтая пеструшка. Дольше всего она сохраняется в долинах рек, где климат влажнее. Там она, по-видимому, сохранялась местами до XIX века.

В Зауральских палеоценозах в позднем плейстоцене преобладали жёлтая пеструшка (29.4%), малый суслик (18.5%), большой тушканчик (12%). В ранне-среднем голоцене жёлтая пеструшка почти исчезла (0.7%), заменившись степной пеструшкой (от 9.8 в позднем плейстоцене до 18.6%), резко вырос удельный вес в фауне малого суслика (до 44.1%). В позднем голоцене жёлтая пеструшка исчезла, доля степной пеструшки снизилась до 13.7%, а малого суслика ещё более возросла (до 64.2%, Дмитриев, 2001).

Из копытных в дохвалынское время в междуречье Волга-Урал жили, помимо парнокопытных, также тарпан, кулан. По лесным поймам с севера на юг проникали тур, благородный олень, косуля, северный олень. В песках в дохвалынское время жили южные виды млекопитающих среднеазиатского происхождения. Из дохвалынских видов насекомых некоторые сохранились до наших дней на Индере, т.к. он не был затлит водами Хвалынского моря (например, палочник, Штейнберг, 1954). И. М. Громов (1954) отмечает, что в предхвалынских полупустынях в районе посёлка Калмыково жили также степные виды – степная пищуха, а в пойме р. Урал – полёвка-экономка.

Наступление Хвалынского моря погубило обитателей Северного Прикаспия, кроме тех, кто уцелел на возвышенностях. По мере отступления раннехвалынского моря пустынные грызуны вновь распространяются к северу и западу. Во время мангышлакской регрессии в Северном Прикаспии распространены малый суслик, большая песчанка, тушканчики, ушастый ёж (Лавровский, 1959). В фауне Северо-Восточного Прикаспия тогда преобладали большая песчанка и жёлтая пеструшка. Малые песчанки, близкие к современным, по А. И. Дмитриеву (1981), начинают встречаться в Северном Прикаспии с нижнего плейстоцена. Также и большая песчанка, жёлтая пеструшка, как уже отмечалось, жили в Северном Прикаспии ещё в дохвалынское время. Не исключено, что часть их популяций пережила хвалынскую трансгрессию на возвышенностях.

В послехвалынское время, когда юг Северного Прикаспия заселяли кочевники эпохи бронзы, там уже сложились условия для существования природного очага чумы. В верхнеплейстоценовое время на этой территории жил ушастый ёж (он был крупнее современного), а, возможно, и более крупный тёмноиглый ёж *Hemiechinus hypomelas evermanni* (Ognev), по Н. И. Тропину, 1968а. Мелкие тушканчики – *Allactaga elater*, *Allactagulus acotion*, *Scirtopoda telum* (наименования по Громову, 1957) – также выходцы из Центральной Азии (Формозов, 1938), видимо, заселили Северный Прикаспий после отступления Хвалынского моря. Полупустынные виды после отступления Хвалынского моря стали распространяться на север (емуранчик, большая и полуденная песчанки). Полуденная песчанка в древности доходила до широты Чапаева (Громов, 1957).

Под влиянием климатических изменений и деятельности грызунов – сусликов, полёвок и пеструшек (Формозов, Воронов, 1939) степь постепенно замещалась вторичной полупустыней. Стада сайгаков, тарпанов также выбивали степную растительность. С опустыниванием с юго-востока проникают средне-азиатские виды насекомых, пресмыкающихся (степная агама, серый геккон, четырёхполосый полоз). Установлены разрывы в ареалах некоторых рептилий, которые были цельными во 2–3 тысячелетия до н.э., при максимальном отступлении моря в период мангышлакской регрессии, тогда как последняя трансгрессия эти ареалы разорвала (Штейнберг, 1954). По С. Н. Варшавскому (1977), расселение малого суслика в Северном Прикаспии шло с северо-запада – европейского юго-востока (Ергенинская возвышенность). Это происходило в голоцене в период отступления новокаспийского бассейна.

От 2500 лет до н.э. до середины XX в. длится более влажный период, который характеризуется вымиранием или отступлением ксерофильных животных, заселивших было Северный Прикаспий: большая песчанка, жёлтая пеструшка, слепушонка, степная пищуха, гигантский слепыш. Территория современной Западно-Казахстанской области заселилась бобром, выхухолью и другими представителями северной фауны (Формозов, 1938).

Заметные изменения в составе фауны и ареалах млекопитающих происходят и в исторический период. Так, Н. Бородин (1891, цит. по Лисицыну, 1964) указывает, что в Уральской области в XVIII столетии обитали четыре вида песчанок: полуденная, тамарисковая, большая и краснохвостая (хотя это, возможно, относится к Гурьевской области, т.к. Уральская область тогда простиралась до берегов Каспийского моря). Современные зоологи свидетельствуют о пульсации ареалов большой песчанки и других видов: отступлении от северо-западной границы ареала вида в первой трети XX в. (Формозов, 1938) и наступлении – во второй (Лавровский, 1959 и др., см. подробнее в видовом очерке). Субфоссильные костные остатки большой песчанки нередко находили работники Уральской ПЧС в Западно-Казахстанской

области. Исследование костных остатков жёлтой пеструшки в северо-восточном Прикаспии (Масловец, 1965) позволяет заключить, что этот вид имел довольно высокую численность в 1662–1762 гг., а затем стал исчезать. Жёлтая пеструшка почти исчезла в 1870–1900 гг. на предустюртской равнине, тогда как на её восточной окраине и на востоке Устюрта есть кости, датированные 1925–1930 гг. и даже 1935–1945 гг. На левом берегу Урала есть плейстоценовые и голоценовые находки зверька на широте Гурьева (Млекопитающие Казахстана, 1978). Там же жёлтая пеструшка обитала ещё в 19 в., но севернее её уже не было.

Большая песчанка (Млекопитающие Казахстана, 1978), 2700 лет назад заселявшая всё Волго-Уральское междуречье, жила там до VIII–X вв. н.э., местами сохранялась до X–XI вв. н.э. В низовьях Урала большие песчанки отмечаются до первой половины XIX в. Бобр исчез из Уральской области в XIX в., вновь проник с севера в 1963 г. В XX в. в Волжско-Уральском междуречье флуктуировали ареалы степной пеструшки, гигантского слепыша, общественной полёвки, степной пищухи. Судьба разных видов млекопитающих в области в новейшее время (XX–XXI вв.) рассмотрена более подробно в дальнейших разделах книги.

2.2. СПИСКИ ВИДОВ

Первое относительно полное описание видового состава фауны млекопитающих Западного Казахстана (точнее, Волго-Уральских песков) принадлежит Ю.М. Раллю (1935). М.М. Тихомирова, М.В. Загорская, Б.Д. Ильин (1935) добавили к этому списку водяную полёвку и ушастого ежа. В последующем список дополнил В.А. Фоканов (1954); наиболее полную сводку составил М.П. Демяшев (1964). Используя материалы полувековой работы Уральской ПЧС, он существенно расширил список млекопитающих, добавив ряд редких видов, таких как выхухоль, обыкновенная и арктическая бурозубки, лесная куница и европейская норка, перевязка, енотовидная собака, степная кошка, степная пищуха, заяц беляк, большой суслик, сурок байбак, приаральский толстохвостый тушканчик, емуранчик, гигантский слепыш, полевая и лесная мыши, мышшь-малютка, кабан, лось, косуля европейская. Впервые был приведён список рукокрылых из 10 видов и указаны места их находок. Дальнейшее уточнение видового состава проведено в серии «Млекопитающие Казахстана» (1969, 1977, 1978). Палеозоологические исследования способствовали выяснению древних и ранне-исторических ареалов животных (Формозов, 1938; Кириков, 1959; Лавровский, 1959; Тропин, Масловец, 1965; Дмитриев, 2002; 2004)

Позже П.В. Дебело, В.Л. Шевченко (1992) дополнили список за счёт выдры, рыси, интродуцированных пятнистых оленей. Для северного Прикаспия в целом указаны (а, значит, возможны и в Западно-Казахстанской области) белобрюхая белозубка, пустынный кожан, кожанок Бобринского, кожановидный нетопырь, нетопырь Куля, серый ушан.

Экологическая характеристика и распространение видов существенно дополнены пятидесятилетними наблюдениями зоологов РАН на Джаныбекском стационаре Института лесоведения РАН (Линдеман с соавт., 2005).

Применение новейших методов генетических исследований, работы в области систематики поставили вопрос об уточнении видового состава за счёт обнаружения видов-двойников серых полёвок группы *Microtus arvalis* (Ковальская, 1994; Мейер с соавт., 1996) и других видов.

На основании всех имеющихся в литературе и в архивах Уральской ПЧС данных мы составили список, согласующийся с современными представлениями о систематическом положении и распространении видов.

Порядок перечисления и видовые названия млекопитающих даны по И.Я. Павлинову (2003) с поправками по справочнику И.Я. Павлинова и А.А. Лисовского (2012). Подвидовые названия грызунов даны по И.М. Громову, М.А. Ербаевой (1995), хищных – по А.В. Афанасьеву (1960). При составлении карт ареалов млекопитающих в пределах изучаемой территории мы использовали материалы В.Е. Фланта с соавт. (1965); В.Л. Динец, Е.В. Ротшильда (1996), И.Я. Павлинова (2003), а также материалы архивов Уральской

ПЧС. Среди архивных данных используются лишь данные об отловленных животных, побывавших в руках зоологов.

Необходимо отметить, что приводимый ниже список отражает современное состояние науки и современное (2012) состояние фауны, в дальнейшем и то, и другое будет меняться, поскольку постоянно изменяются и состав видов как таковой, и взгляды на систематику.

Систематика млекопитающих приводится по: Павлинов, Россолимо (1998); дополнения по: Громов, Ембаева (1995); Павлинов (2003); Соколов (1979), Дмитриев (2004), Павлинов, Лисовский (2012), Млекопитающие ...2014. Из списка видно, что в области в настоящее время обитает 84 вида млекопитающих, а с учётом домашних животных – 96 видов.

Отряд насекомоядные – *Lipotyphla*

1. Белогрудый ёж – *Erinaceus (E.) concolor* Martin, 1838
2. Ушастый ёж – *Hemiechinus (H.) auritus* Gmelin, 1770, подвид *Heiauritus* (gm.)
3. Русская выхухоль – *Desmana moschata* L., 1758
4. Малая бурозубка – *Sorex (Sorex) minutus* L., 1766
5. Обыкновенная бурозубка – *Sorex (S.) araneus* L., 1758
6. Тундрная бурозубка – *Sorex (Sorex) tundrensis* Merriam, 1900
7. Белобрюхая белозубка – *Crocidura leucodon* (Hermann), 1780
8. Малая белозубка – *Crocidura suaveolens* (Pallas), 1811, подвид *C. s. suaveolens* (Pall.)
9. Пегий пutorак – *Diplomesodon pulchellum* Licht. 1823
10. Водяная кутора – *Neomys fodiens* Pennant, 1771

Отряд рукокрылые – *Chiroptera*

1. Усатая ночница – *Myotis (Selysius) mystacinus* Kuhl., 1819
2. Прудовая ночница – *Myotis (Leuconoe) dasycneme* Boie, 1825
3. Водяная ночница – *Myotis (L) daubentoni* Kuhl., 1817
4. Бурый ушан – *Plecotus (Plecotus) auritus* L., 1758
5. Нетопырь лесной – *Pipistrellus (Pipistrellus) nathusii* Keiserling et Blasius, 1839
6. Нетопырь Куля – *Pipistrellus (Pipistrellus) Kuhlii* Natterer, 1819
7. Рыжая вечерница – *Nyctalus noctula* Schreber, 1774
8. Малая вечерница – *Nyctalus leisleri* Kuhl., 1817
9. Гигантская вечерница *Nyctalus lasiopterus* Scheber, 1781
10. Поздний кожанок – *Eptesicus (Eptesicus) serotinus* Sch. 1774
11. Северный кожанок – *Eptesicus (Amblyotus) nilssoni* Keiserling et Blasius, 1839
12. Двухцветный кожанок – *Vespertilio murinus* L., 1758

Отряд хищные – *Carnivora*

1. Енотовидная собака – *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834
2. Собака домашняя – *Canis familiaris* L., 1758
3. Волк – *Canis lupus* L., 1758; подвид *C. l. campestris* Dwig. 1804
4. Шакал – *Canis aureus* L., 1758
5. Корсак – *Vulpes corsac* L., 1768; подвид *V.c. corsac* L. (1768); Кузнецов (1948) описывает как *V.c. kalmykorum* Ogn.
6. Обыкновенная лисица – *Vulpes vulpes* L., 1758; подвид *V.v. karagan* Erxleben (1777)
7. Лесная куница – *Martes (Martes) martes* L., 1758
8. Каменная куница – *Martes (Martes) foina* Erxleben, 1777
9. Ласка – *Mustela (Mustela) nivalis* L., 1766; подвид *M.n. pygmaea* Allen (1903)
10. Горноста́й – *Mustela (M.) erminea* L., 1758; подвид *M.e. tobolica* Ognev (1923)
11. Степной хорь – *Mustela (Putorius) eversmanni* Lesson, 1827; подвид *M.e. eversmanni* Lesson (1827)

12. Лесной (чёрный) хорь – *Mustela (Putorius) putorius* (L.)
13. Европейская норка – *Mustela (Lutreola) lutreola* L., 1761; подвид *M. l. borealis* Novikov (1939)
14. Американская норка – *Mustela (Neovison) vison* Briss., 1756
15. Перевязка – *Vormela peregusna* Guldenstaedt, 1770; подвид *V.p. koshevnikovi* Satunin, 1910
16. Барсук – *Meles meles* (L., 1758), подвид *M.m. arenarius* Satunin, 1895
17. Речная выдра – *Lutra (Lutra) lutra* L., 1758, подвид *L.l. lutra* L., 1758
18. Бурый медведь – *Ursus arctos* L., 1758
19. Кошка домашняя – *Felis catus* L., 1758
20. Степная кошка – *Felis (Felis) lybica*, подвид *F.l. matshiei* Zukowski, 1915
21. Камышовый кот – *Felis (Chaus) chaus* Guldenstaedt, 1776, подвид *F. ch. chaus* Guldenstaedt, 1776
22. Манул – *Felis (Otocolobus) manul* Pallas, 1776, *F.m. manul* Pallas, 1776
23. Гепард – *Acinonyx jubatus* Schr. 1776, подвид *A.j. raddei* Hilzh., 1913.
24. Рысь – *Lynx lynx* L., 1758, подвид *L.l. lynx* L. 1758

Отряд Ластоногие – Pennipedia

1. Каспийский тюлень – *Phoca (Pusa) caspica* Gmelin, 1788

Отряд парнокопытные – Artiodactyla

1. Кабан – *Sus scrofa* L., 1758
2. Косуля европейская – *Capreolus capreolus* L., 1758
3. Косуля сибирская – *Capreolus pygargus* Pall., 1771
4. Лось – *Alces alces* L., 1758
5. Сайгак – *Saiga tatarica* L., 1758
6. Пятнистый олень – *Cervus nippon* Temmink, 1838
7. Корова домашняя – *Bos taurus* L., 1758
8. Овца домашняя – *Ovis aries* L., 1758
9. Коза домашняя – *Capra hircus* L., 1758
10. Свинья домашняя – *Sus scrofa* L., 1758
11. Верблюд двугорбый домашний – *Camelus bactrianus* L., 1758
12. Верблюд одногорбый домашний – *Camelus dromedaries* L., 1758

Отряд непарнокопытные – Perissodactyla

1. Тарпан – *Equus caballus gmelini* Antonius, 1912
2. Кулан – *Equus hemionus* Pallas 1775
3. Лошадь домашняя – *Equus caballus* L., 1758
4. Осёл домашний – *Equus asinus* L., 1758

Отряд Грызуны – Rodentia

1. Жёлтый суслик – *Spermophilus fulvus* Lichtenstein, 1823 подвид *S. f. orlovi* Ognev, 1937 (Приуралье) и *S. f. fulvus* (Зауралье)
2. Большой, или рыжеватый суслик – *S. major* (Pallas, 1778). Подвид *S. m. major* (Pallas, 1779) на западе до р. Урал, а *S. m. argiropulo* Baschanov, 1947 – в Зауралье
3. Малый суслик – *S. pygmaeus* (Pallas, 1778), подвид *S. p. pygmaeus* (Pallas, 1778). Полу-вид *S. pygmaeus* левобережный малый суслик по классификации И. Я. Павлинова и А. А. Лисовского, 2012.

4. Сурок байбак – *Marmota (Marmota) bobak* Muller, 1776; по Кузнецову (1948) – *M. b. schaganensis* Baschanov, 1930
5. Обыкновенный бобр – *Castor fiber* L., 1758
6. Степная мышовка – *Sicista subtilis* Pallas, 1773, подвид *S.s. subtilis* Pallas, 1773
7. Лесная мышовка – *Sicista betulina* Pallas, 1779
8. Малый тушканчик – *Allactaga (Allactaga) elater* Lichtenstein, 1825 подвид *A.e. elater* (Lichtenstein, 1825)
9. Большой тушканчик – *Allactaga (A.) major* Kerr, 1792, подвид *A. (A.) m. decumanus* Lichtenstein, 1825
10. Тарбаганчик, или земляной зайчик *Pygerethmus (Allactagulus) pumilio* Kerr, 1792, – подвид *P. (A.) p. pumilio* (Kerr, 1792)
11. Приаральский толстохвостый тушканчик – *Pygerethmus (Pygerethmus) platyurus* Lichtenstein, 1823
12. Емуранчик – *Stylodipus telum* Lichtenstein, 1823
13. Мохноногий тушканчик – *Dipus sagitta* Pallas, 1773, подвид *D.s. innae* Ognev, 1930
14. Гигантский слепыш – *Spalax giganteus* Nehring, 1898; подвид, по Кузнецову (1948) – *S.g. uralensis* Tifl. – Usov
15. Серый хомячок – *Cricetulus (Migratorius) migratorius* Pallas, 1773, подвид *C. (M.) m. migratorius* (Pallas, 1773)
16. Хомячок Эверсмманна – *Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859 подвиды *A. e. microdon* Ogn, 1925 – в междуречье Волга-Урал, в Зауралье – *A.e. evermanni* (Brandt, 1859)
17. Обыкновенный хомяк – *Cricetus cruceus* Linnaeus, 1758, подвид *C.c. rufescens* Nehring, 1899
18. Европейская рыжая полёвка – *Myodes glareolus* Schreber, 1780, подвид *M. g. istericus* Miller, 1909; по Кузнецову (1948) – *M.g. ognevi* Serebr. 1927
19. Ондатра – *Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766
20. Степная пеструшка – *Lagurus lagurus* Pallas, 1773, подвид *L.l. lagurus* (Pallas, 1778)
21. Жёлтая пеструшка – *Eolagurus luteus* Eversmann, 1840
22. Водяная полёвка – *Arvicola amphibius* L., 1758, подвид *A. a. meridionalis* Ognev, 1922
23. Общественная полёвка – *Microtus (Sumeriomys) socialis* Pallas, 1773, подвид *M. (S.) s. socialis* (Pallas, 1773)
24. Полёвка-экономка – *Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776 подвид *A. o. oeconomus* (Pallas, 1776)
25. Обыкновенная полёвка – *M. (Microtus) arvalis* Pallas, 1778, подвид *M. (M.) a. arvalis* (Pallas, 1776),
26. Восточно-европейская полёвка – *M. (M.) rossiaemeridionalis* Ognev, 1924
27. Обыкновенная слепушонка – *Ellobius (Ellobius) talpinus* Pallas, 1770, подвиды *E. (E.) t. talpinus* (Pallas, 1770) – (северо-запад области) и (остальная часть) *E. (E.) t. rufescens* (Pallas, 1773)
28. Тамарисковая, или гребенчиковая песчанка – *Meriones (Meriones) tamariscinus* Pallas, 1773, подвид *M. (M.) t. tamariscinus* (Pallas, 1773)
29. Полуденная песчанка – *M. (Pallasiomys) meridianus* Pallas, 1773; подвид *M.m. meridianus* Pall.
30. Краснохвостая песчанка – *Meriones (P.) libycus* Licht., 1823
31. Большая песчанка – *Rhombomys opimus* Lichtenstein, 1823 подвид *R. o. opimus* Lichtenstein, 1823
32. Малая лесная мышь – *Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811
33. Желтогорлая мышь – *Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834, подвид *A. (S.) f. samariensis* (Ognev, 1922)
34. Полевая мышь – *Apodemus (Apodemus) agrarius* Pallas, 1771, подвид *A. (A.) a. agrarius* (Pallas, 1771),

35. Домовая мышь – *Mus (Mus) musculus* Linnaeus 1758, подвиды *M. (M.) m. musculus* Linnaeus 1758 (севернее широты Уральска) и *M. (M.) m. wagneri* (Eversmann, 1848) – остальная часть области
36. Мышь-малютка – *Micromys minutus* Pallas, 1771 подвид *M. m. minutus* (Pallas, 1771)
37. Чёрная крыса – *Rattus rattus* Linnaeus, 1758
38. Серая крыса – *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769, подвид *R. n. norvegicus* (Berkenhout, 1769)
39. Нутрия – *Myocastor coypus* Molina, 1782 (клеточное содержание в домашних хозяйствах)

Отряд Зайцевые – Lagomorpha

1. Заяц русак – *Lepus europaeus* Pallas, 1778, подвид *L. e. caspicus* Ehrenberg, 1883
2. Заяц беляк – *L. timidus* Linnaeus, 1758, подвид *L. (L.) sibiricorum* Johans
3. Малая пищуха – *Ochotona pusilla* Pallas, 1769, подвид *O. p. pusilla* Argiropulo (1932)
4. Кролик – *Oryctolagus cuniculus* L. (клеточное содержание в домашних хозяйствах)

2.3. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ

Приводимые в разделе повидовые очерки основаны на литературных данных и наблюдениях зоологов УПЧС. Для создания целостного представления об экологическом облике видов мы сочли полезным сравнивать местные данные о виде с аналогичными в других частях его ареала. В очерках представлены также сведения о видах, не обитающих на территории работ сейчас, или обитающие только в соседних районах. Эти виды могут когда-либо, иногда и очень скоро, оказаться на месте исследований, или же представляют интерес для людей, изучающих историю фауны. В очерках даны современное и прошлое распространение вида, иногда история его расселения или вымирания, а также краткая экологическая характеристика. Для многочисленных видов экологические данные в основном отнесены в последующие разделы. Меньшее внимание уделено редким в наших условиях или слабо изученным видам, а также тем, по которым зоологи УПЧС не имеют специальных сборов. Разный объём очерков у разных видов объясняется также тем, что наиболее многочисленные виды предполагается охарактеризовать подробно в последующих разделах книги. Распространение видов приведено в соответствии с кадастром и картами находок видов в области.

2.3.1. Отряд Насекомоядные

2.3.1.1. Белогрудый ёж

В плиоцене предки этого ежа обитали в Восточном Средиземноморье. В настоящее время вид обитает в степях и полупустынях юга России, предпочитает рощи, сады, кустарниковые заросли, близость воды. Не избегает и культурных земель. Его следует считать европейским лесостепным видом, проникшим и в более южные ландшафты. Согласно имеющимся картам ареала (Динец, Ротшильд, 1996; Флинт с соавт., 1970; Павлинов с соавт., 2002), белогрудый ёж обитает в пределах области (фото 28). Места поимок показаны на рис. 26. В Саратовском Заволжье численность белогрудого ежа составляет 1.2–2.8 экз./км (лесопарки, лесные поймы, песчаные дороги, лесные полосы). Много этих ежей в государственных лесных полосах (Шляхтин с соавт., 2009).

По данным расчёта константности, для области в целом это очень редкий вид, однако такая оценка неверна из-за того, что специальных учётов и отловов ежей зоологи ПЧС не проводили. В действительности, возможно, белогрудого ежа следует считать обычным на севере области, в Фурмановском районе и редким – в Джамбейтинском. Л. В. Зубкова и

Г. В. Линдеман (1971) в окрестностях стационара Джаныбек в 1966 г. находили этого ежа в древесных насаждениях и в саду, а также в лесополосах, на г. Улаган возле оз. Эльтон. В 1980–1990 гг. на Джаныбекском стационаре РАН за час ночной экскурсии встречалось до 5 экз. ежей. Они устраивали зимовочные гнёзда под кучами хвороста в густых кустарниках как в пределах лесонасаждений, так и вне их, иногда на окраинах посёлка, в заготовленных для топки кучах сухого навоза и хвороста. Выводковые гнёзда обнаруживались в западинах с густой растительностью и представляли собой округлые утопанные площадки 40 см в диаметре с сооружениями из травы, напоминающими стожок. С 1993 г. численность ежей в районе стационара стала снижаться. Летом самцы не имеют убежищ; самки выводят потомство в гнёздах, которые сооружаются в зарослях кустарников, под кочками на поверхности или в земле. Плотность белогрудых ежей обычно составляет 0.3–2.4 экз. на 10 га, в засушливые годы численность снижается. В Предкавказье белогрудые ежи питаются жуками (жужелицы, навозники), реже поедают прямокрылых, ещё реже – ягоды шелковицы. В Среднем и Восточном Предкавказье с июля-сентября ежи начинают залезать в спячку, достигнув веса в 1100 г. Даже вечерами температура воздуха тогда бывает –1–4°С. Спячка длится до марта – начала апреля. Массовая беременность приходится на начало мая. Размножение длится до сентября. Детёнышей обычно 4–7, в среднем в Предкавказье 6.07. В размножении ежегодно участвует около 40% самок. К осени сеголетки составляют около половины населения зверьков (Соколов, Темботов, 1989).

2.3.1.2. Обыкновенный ёж

По данным И. Я. Павлинова с соавт. (2002) ареал обыкновенного ежа лежит значительно севернее и западнее Западно-Казахстанской области и не заходит в пределы Казахстана. Все ранее известные находки обыкновенного ежа в изучаемой области должны быть отнесены к белогрудому ежу. Необходимо уточнение видовой принадлежности этих ежей и их распространения в пределах области. Обыкновенных ежей (определение

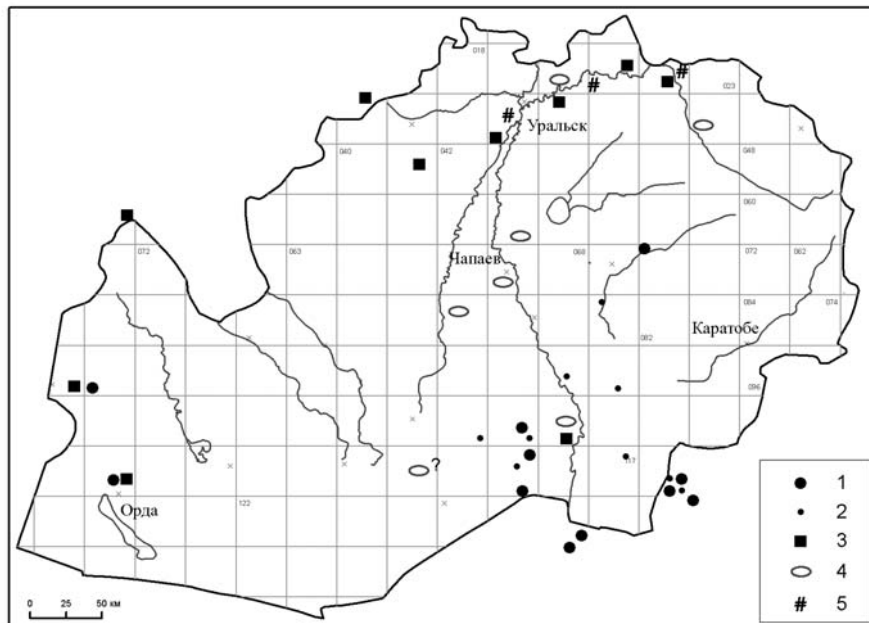


Рис. 26. Места обнаружения ежей, выхухоли, водяной куторы. 1 – ёж ушастый, литературные данные; 2 – то же, данные УПЧС; 3 – ёж белогрудый, литературные данные; 4 – то же, данные УПЧС; 5 – выхухоль, литературные данные; 6 – водяная кутора, литературные данные

авторов) наблюдали в окрестностях посёлков Калмыково, Урда, в Фурмановском, Джаныбекском районах, в окрестностях г. Уральска, в пойме р. Деркул, в окрестностях дер. Шипово (Демяшев, 1964). К. С. Ходашова (1960) встречала этот вид на Чижинских разливах. По Б. А. Кесслеру (1875), Ю. М. Раллю (1935), ёж обитает в окрестностях Урды. Б. А. Кузнецов (1948) встречал этого ежа в окрестностях Уральска, по долинам широтной части среднего течения р. Урал, в долине р. Илек, а также в Приерусланских песках (Саратовская обл.). Зарегистрирован в Пугачевском р-не Саратовской области, в окрестностях д. Валуйки, – в низовьях р. Еруслан (Строганова, 1954). А. В. Беляченко (2005) также включает вид в фауну Саратовского Заволжья.

2.3.1.3. Ушастый ёж

Этот вид сменил в Волго-Уральских песках более крупного, приспособленного к менее ариднему климату плейстоценового ежа. В раннем голоцене находят более примитивную форму *Hemiechinus auritus heptneri* Dm., а со среднего голоцена уже известны находки существующего поныне *H.a. auritus* Gm.1770 (Дмитриев, 2001). В области располагается северная часть ареала вида (рис. 26, фото 29). Он обычен по всей песчаной части области и постоянно добывается работниками ПЧС. М. М. Тихомирова, М. В. Загорская, Б. Д. Ильин (1935) отметили ушастого ежа в Джангалинском районе, а Ю. М. Ралль (1935) – в Волго-Уральских песках. Б. А. Кузнецов (1948) указывает на присутствие ушастого ежа в Урде, в окрестностях г. Уральска, по среднему и нижнему течению р. Урал, в низовьях р.р. Илек, Чингирлау, у оз. Индер, в песках Бийрюк, по р. Уил, а также в Приерусланских песках в Саратовской области.

В Заволжье, на юге Саратовской области его отмечали также В. Ф. Давидович (1964), С. А. Шилова и В. В. Неронов (2010), А. В. Беляченко (2005). В Саратовском Заволжье северную границу ареала этого вида ранее проводили по долине р. Малый Ирғиз (Гурылёва, Ларина, 1969), в настоящее время – по р. Чагра в Самарской обл., далее – по долине р. Большой Ирғиз. Отмечен в Дьяковском лесу, в долинах рек Еруслан, Торгун, Бизюк, Солёная. Обитает по глинистым степям и надпойменным террасам рек М., Б. Ирғиз и др. в Озинском районе. Численность этого ежа составляет 1–1.5 экз. на 5 км учёта (Шляхтин с соавт., 2009).

Возле посёлков Индер, Кулагино Гурьевской области его наблюдал В. А. Фоканов (1954). По данным расчёта константности (см. гл. 3), ушастый ёж – также редкий вид для области в целом, однако, эта оценка, как и для предыдущих видов, связана с недостаточным вниманием работников противочумной системы к отловам зверька. Его следует считать обычным в Джамбейтинском районе, редким – в Джангалинском, Урдинском, Тайпакском, очень редким – в Чапаевском. Вид отсутствует на севере области и в Фурмановском районе. Л. В. Зубкова, Г. В. Линдеман (1971) для окрестностей Джаныбека оценивают численность этого ежа в 1–1.5 на 1 га; авторы отмечают неустойчивость численности из-за зависимости от кормовых условий (главным образом, насекомых – подгрызающих совков). До 1993 г. там поддерживалась численность ушастого ежа в 2–3 экз. за час ночного учёта; жилых нор отмечено 30–52.5 на 1 кв. км. В центре ареала (Северные Кызылкумы, Ротшильд с соавт., 1967) численность их значительно ниже, составляет 0.3–0.4 экз. на 10 км ночного маршрута.

Пустынный и полупустынный вид, встречается как на глинистых, так и на песчаных грунтах. Южнее (Северные Кызылкумы, Ротшильд с соавт., 1969) этот ёж встречается повсеместно, но предпочитает влажные участки с зарослями кустарников и мезофильной травянистой растительностью, поливные земли и берега водоёмов. Ушастые ежи нередки в окрестностях и в самих посёлках. Днём могут скрываться в собственных норах или в норах песчанок. Подстилки в гнезде обычно нет. Ведёт сумеречный и ночной образ жизни. Зимняя спячка длится с начала ноября до конца марта – начала апреля на юге ареала, севернее ежи могут залегать в спячку раньше – в августе-сентябре. В Казахстане впадает в спячку раньше середины октября. Выход из спячки в Саратовском Заволжье отме-

чен с конца марта до начала апреля (Шляхтин с соавт., 2009). В размножении в Предкавказье участвует около 22% самок, при выводке в 5.2. В других районах размер выводка составляет 4–7 детёнышей. В Предкавказье ушастый ёж, как и белогрудый, питается в основном жуками и прямокрылыми, реже – гусеницами чешуекрылых. Иногда использует растительные корма – ягоды паслёна, семена злаков, конопли, листья лебеды, осота (Соколов, Темботов, 1989).

2.3.1.4. Русская выхухоль

В Западно-Казахстанской области располагается юго-восточная часть ареала (рис. 26). Вид занесён в Красную Книгу Республики Казахстан (2010). В основном обитает в лесостепи и на юге лесной зоны Европейской части России. Н. А. Зарудный (1897, цит. по Афанасьеву, 1960) писал об обитании выхухоли по берегам Камыш-Самарских озёр. Там же было отловлено 2 зверька в 1958 г. (Животный мир Казахстана, 2003). Б. А. Кузнецов (1948) пишет, что ранее выхухоль обитала по рекам Илек, Сакмара, проникая на север до Оренбурга вдоль р. Урал. В 1935 г. встречалась на притоке р. Урал р. Чаган. Изредка встречается и на малых реках области, например, в 1944 г. была поймана рыболовными сетями на речке Джаз-Буга (левобережье р. Урал, Чапаевский р-н). Известно 8 шкур выхухоли из Каменского р-на, в 1953 г. она водилась по р. Утва и Рубежка (в 100–200 км от г. Уральска). В 50-х гг. отмечена у сёл Дарьинское, Чапаево, Январцево. По М. П. Демяшеву (1964), встречается по обоим берегам р. Урал с севера до юга области, а в отдельные периоды была довольно многочисленна в окрестностях пос. Чапаево. В 70-х гг. XX в. чаще встречалась в окрестностях г. Уральска и в устье р. Солянка, жила в заказниках «Круглоозёрный» (к югу от г. Уральск) и «Кирсановский» – в 40 км к северу от г. Уральска. Численность имела тенденцию к снижению (Барабаш-Никифоров, 1977). На юг, по А. Бекенову (1970) и И. И. Барабаш-Никифорову (1977) идёт до пос. Калмыково.

В 1980 г. выхухоль заселяла все пригодные пойменные биотопы от границы с Оренбургской областью до пос. Скворкино. Как редкий зверёк, встречается сейчас у с. Бурли (устье р. Утва), по рр. Ембулатовка, Быковка, Рубежка. В 1966 г. в старице реки Бурли на 6 км берега отмечено 9 нор выхухоли, из них 3 жилых; по р. Утве – 14 нор, из них 4 жилых (Животный мир Казахстана, 2003). Южнее пос. Чапаево выхухоль крайне редка. Эти авторы отмечают наивысшую численность вида выше г. Уральска и на притоках Урала. Выхухоль обитает на Кушумском канале, но там, как и южнее, условия для неё малоблагоприятны. К началу 80-х гг. в области обитало 1000–1500 зверьков (Хажин, Иванов, 1990), в 1998 г. в области учтено 1.7–2 тыс. экз. выхухоли. В противочумные лаборатории зверёк попадал главным образом из Чапаевского района: 2 экз. в 1965 г., 4 – в 1966, 1 – в 1967 г. и 2 – в 1968 г. 1 экз. был выловлен также на северо-востоке области в 1961 г. (Чингирлауский или Бурлинский р-ны). На основании имеющихся данных выхухоль следует считать редким видом. Размножается раз в году. Размер выводка 3.3 (Попов, 1960). Ценный пушной зверёк, объект промысла. Для охраны вида предлагается создать заказник в бассейне р. Урал на границе Западно-Казахстанской обл. и Оренбургской обл. России.

2.3.1.5. Малая бурозубка

Широко распространённый вид; обычна в лесной зоне, встречается в лесостепи, заходит в соседние природные зоны.

В Западно-Казахстанской области проходит южная граница ареала вида (рис. 27). С. И. Огнёв (1928), а вслед за ним и А. В. Афанасьев (1960) проводят эту границу южнее г. Уральска. Согласно данным М. П. Демяшева (1964), южную границу ареала вида следует проводить на 150 км южнее, т.к. автору известны находки малой бурозубки в ряде точек Чапаевского, Фурмановского и Казталовского районов. В Тайпакском р-не была поймана один раз в 1962 г. А. К. Федосенко с соавт. (1962) ловили малую бурозубку в окрестностях пос. Фурманово в зарослях тростника и рогоза по берегам водоёмов, в районе посёлка

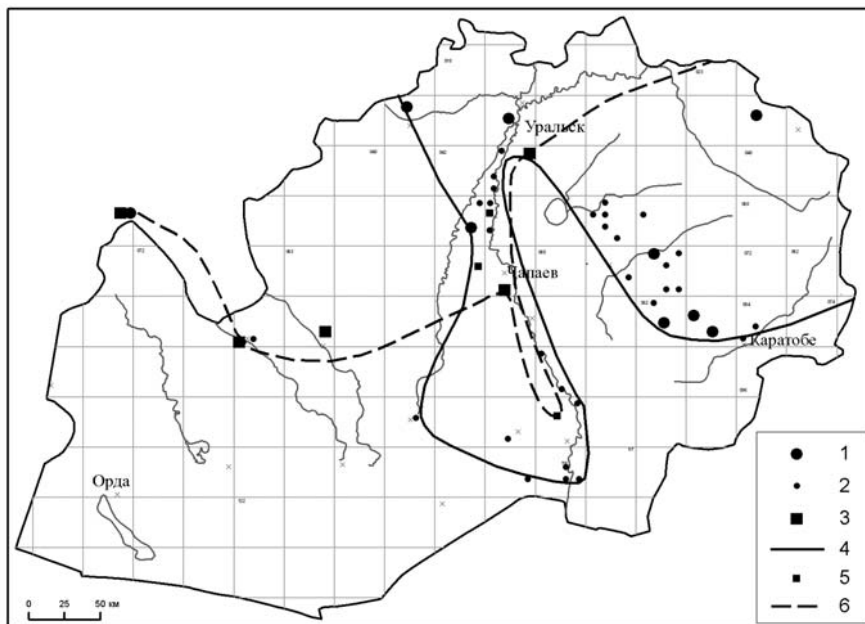


Рис. 27. Места обнаружения и границы распространения землероек-бурозубок в области. 1 – обыкновенная бурозубка, литературные данные; 2 – то же, данные УПЧС; 3 – малая бурозубка, литературные данные; 4 – южная граница ареала обыкновенной бурозубки в области, данные УПЧС; 5 – малая бурозубка, литературные данные; 6 – южная граница ареала малой бурозубки в области

Казталовка – по берегу р. Малый Узень, а также в зарослях бурьяна. Обитает от границ Саратовской области по поймам обоих Узеней до протока Аще-Сай, в 20 км к югу от пос. Фурманово. Г. А. Кондрашкин с соавт. (1963) ловили зверька единично в пойме р. Урал от Уральска до Чапаева, В последующие годы малую бурозубку зоологи ПЧС нередко ловили и на левобережье р. Урал, в прибрежной растительности степных водоёмов и малых рек. По данным расчёта константности в целом по области малая бурозубка – редкий вид. Как обычный вид она отмечена в Чапаевском, Фурмановском, районах. Как очень редкий вид наблюдается в Тайпакском районе. В Джангалинском, Урдинском, северных районах не обнаружена. Как обычный вид-содоминант обыкновенной бурозубки малая бурозубка встречается на юге Саратовского Заволжья, где численность её составляет до 5 на 100 лс или 1.6 на 100 канавко-суток (Цветкова с соавт., 2004; Шляхтин с соавт., 2009; Шилова, Неронов, 2010). В Валуйках (100 км от устья р. Еруслан) обитает в тростниках, зарослях терновника (Строганова, 1954).

Обычно второстепенный вид. Численность её в благоприятных частях ареала (например, в Киргизии) и биотопах составляет от 3–6, до 24 зверьков на 10 цилиндро-суток. Здесь этот зверёк предпочитает сырые участки леса, прибрежные заросли, сырые нагромождения камней, кустарники, опушки с пышным травостоем. Питается главным образом беспозвоночными. В сутки ей необходимо 6.5 г пищи, что вдвое больше её собственного веса. Без корма живёт всего 5.5–9 часов. Размножается с конца марта до сентября. Размножение сеголеток отмечается исключительно редко (Северный Казахстан, лесостепное Зауралье). Размер выводка в Западно-Казахстанской области 6.08 ± 0.843 ($n=13$, lim 2–11), что сходно с Польшей и Украиной, но меньше, чем на севере ареала (Попов, 1960). Продолжительность жизни 12–15 месяцев (Янушевич с соавт., 1973).

2.3.1.6. Обыкновенная бурозубка

В области проходит южная граница ареала вида (рис. 27). Н. А. Зарудный (1897) писал, что вид обитает по берегам среднего (широтного) течения р. Урал и по р. Илек. У пос. Чесноково в пойме р. Урал, в окрестностях г. Уральска и южнее обыкновенную бурозубку ловил В. А. Фоканов (1952). М. П. Демяшев (1964) упоминает о поимке трёх экземпляров обыкновенной бурозубки в окрестностях пос. Янайкино Зеленовского района. В Зауральской части южная граница ареала проходит по 49°30' с.ш. (Демяшев, 1964). Кондрашкин с соавт. (1963) считают, что вид спускается вдоль поймы р. Урал до пос. Калёный, а также обитает в Зауралье по речкам Анкаты, Чидерты, Уленты, Джамбейты, Булдуурты, Калдыгайты. Как эксклюзивный случай, авторы регистрировали 70% попадания зверьков в ловушки Геро осенью 1961 г. в 18 км к северо-востоку от пос. Кара-Тюбе. Позже зоологи ПЧС и Г. А. Кондрашкин с соавт. (1970) находили зверька в различных районах области, в том числе и в Зауралье. Чаще всего эта бурозубка попадалась на территории Чапаевского (1943, 1963, 1966–1969, 2001 и 2002 гг.) и Джамбейтинского (1963, 1974, 1981, 2000–2002 гг.) стационаров. В эти периоды обычно отлавливали 2–3 десятка, до 156 зверьков. Единично обыкновенная бурозубка встречалась на Каратюбинском стационаре (1971, 1974 и 1977 гг.), стационарах Калмыково (1965 и 1990 гг.), Байгазы (1990), Уральск (1966), Джангала (1963).

Обращает на себя внимание поимка зверька на окраине Волго-Уральских песков (стационар Байгазы), где нет водоёмов и прибрежной растительности. Не определённых ближе представителей рода *Sorex* отлавливали на стационарах Райгородок (1988), Джамбейта (1974, 1980, 1999), Кзыл-Капкан (1980-е гг.), Калмыково (1999), Чапаево (1947, 1961, 1967), Кара-Тюбе (1971), Фурманово (1968). По расчётам константности, обыкновенная бурозубка в целом по области редкий вид, но это связано с тем, что зверёк плохо идёт в ловушки Геро, а учёты цилиндрами в области не проводили. Обычна в Чапаевском и Джамбейтинском районах, редка в Фурмановском и Тайпакском районах, очень редка – в Джангалинском районе. В Саратовском Заволжье обыкновенная бурозубка – достаточно многочисленный вид в лесных биотопах юга области. Там численность обыкновенной бурозубки составляет до 8,5 экз. на 100 лс, иногда в Дьяковском лесу она составляет до 41,5% населения зверьков (Цветкова с соавт., 2004; Сонин с соавт., 2005; Шляхтин с соавт., 2009; Шилова, Неронов, 2010). А. В. Беляченко (2005) отмечает этого зверька в лесополосах разных районов той же области. В Дьяковском лесу (Саратовская обл.) обитает хромосомная раса «Сок» (Щипанов с соавт., 2002).

Число эмбрионов по поимкам в области 5 ($n = 1$). В более северных частях ареала средний размер выводка крупнее: в Волжско-Камском крае (Попов, 1960), Коми республике (Бобрецов с соавт., 2004) и в Средней Сибири (Реймерс, 1968) составляет 7,00–7,10, а в южных частях ареала меньше: 5,22 (Польша, Попов, 1960).

2.3.1.7. Тундрная бурозубка

По И. Я. Павлинову с соавт. (2002), встречается в Оренбургской области России. Возможно нахождение вида на северной границе области. Конкретные находки с надёжным диагнозом неизвестны, хотя о поимках тундрной бурозубки упоминает М. П. Демяшев (1964) в пойме р. Урал в окрестностях г. Уральска и пос. Чапаево.

2.3.1.8. Малая белозубка

Степной и полупустынный вид. В Западно-Казахстанской области находится центр ареала вида. Здесь это обычный, местами массовый вид (фото 30). Б. А. Кузнецов (1948) отмечает её в Приерусланских песках Саратовской области, в окр. Уральска, пос. Чапаево, в Волго-Уральских песках и в песках Бийрюк. Белозубку наблюдали также в южной части Саратовского Заволжья (Строганова, 1954; Цветкова с соавт., 2004; Сонин с соавт.,

2005; Шилова, Неронов, 2010). Численность малой белозубки в Приерусланской степи и по притокам Еруслана составляет 0.3–17 экз./100 лс (Шляхтин с соавт., 2009). В дельте Урала в Гурьевской области зверька находил Г.С. Карелин (1875, цит. по Виноградову, 1952). К.С. Ходашова (1960) находила малую белозубку на западе изучаемой области в погадках хищных птиц. Размещение малой белозубки в области показано на рис. 28. Этот вид склонен к синантропизму, особенно на севере ареала, где она иногда исключительно синантропна (например, Челябинская обл.). В Саратовском Заволжье малая белозубка часто встречается зимой на дачах и в других нежилых помещениях (Шляхтин с соавт., 2009). На западе Казахстана часто встречается в посёлках, заселяет и природные биотопы, преимущественно ландшафты с твёрдыми грунтами. В 1942–1986 гг. из 10624 малых белозубок, пойманных в Западно-Казахстанской области работниками ПЧС, в открытых биотопах было отловлено 7234, в населённых пунктах – 3012, в скирдах сена и соломы – 378. Этот зверёк занимает второе место по синантропности вслед за домовою мышью: доля домовою мыши в поселениях человека составляет 97.6% от всех выловленных зверьков, а малой белозубки – 2.1%; на долю прочих видов здесь остаётся 0.35%. В скирдах малая белозубка занимает третье место после домовых мышей и обыкновенных полёвок, в открытых биотопах – четвёртое место после домовых мышей, обыкновенных полёвок и хомячков Эверсмманна. Обычно большая часть белозубок попадает в ловушки осенью и зимой (91% от числа выловленных за год).

В более южных регионах (Северные Кызылкумы, Ротшильд с соавт., 1967) очень редка, попадает в посёлках, у колодцев, во влажных, заросших травой и кустарниками котловинах. В песках встречается реже, чем на твёрдых грунтах. В Киргизии преобладает над другими землеройками. Здесь она заселяет леса, заросли кустарников в горах, берега рек, сады, огороды, жилища человека. В степных биотопах редка (Янушевич с соавт., 1972). Роет норы с вертикальным ходом без гнездовой подстилки или с мягкой подстилкой. Иногда устраивает поверхностные выводковые гнёзда в густых зарослях травы. Активна круглогодично и круглосуточно. Ночная активность в 4–5 раз превышает дневную. Периоды активности составляют от 11.3 минут днём до 31 ночью, интервалы – от 114.1 минут днём и 37 мин. – ночью. Питается исключительно животной пищей. При +14+20°C потребляет в

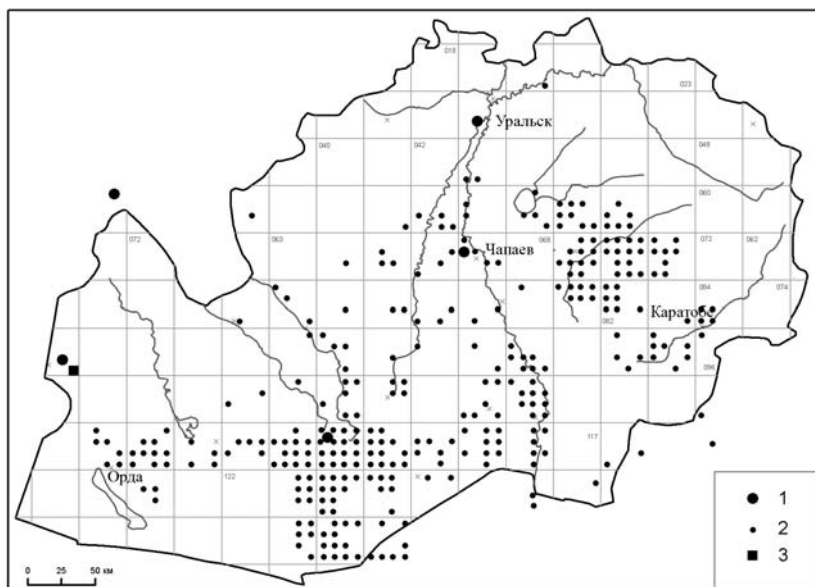


Рис. 28. Места обнаружения землероек-белозубок: 1 – малая белозубка, литературные данные 2 – то же, данные УПЧС; 3 – белобрюхая белозубка, литературные данные

сутки до 133% от массы тела. Без пищи живёт дольше, чем землеройки-бурозубки – около 29 часов, воды потребляет очень мало. На 1 г веса тела малая белозубка нуждается ежедневно в 3 г пищи; длина её кишечника в 2.6 раз превышает длину тела, что сходно с пегим путораком (2.7, Колоденко, 1992). Подъёмы численности на Северном Кавказе наблюдаются после тёплой зимы и влажной весны, а депрессия численности – после суровой зимы и засушливой весны.

В Западно-Казахстанской обл. беременные самки встречаются во все месяцы года кроме ноября-декабря, летом процент беременных самок достигает 38.9%. Среднее число эмбрионов 5.22 ± 0.24 (от 1 до 11, $n=37$), а количество эмбрионов на 100 взрослых самок летом достигает 230. Резорбция редка, отмечалась лишь дважды (Демяшев, Гражданов, 1992). В течение 1939–1972 гг. в песках малая белозубка размножалась менее интенсивно, чем в глинистой полупустыне: в песках средний выводок составил 3.94 ($n=14$), а в глинистой полупустыне – 6 ($n=17$). В Предкавказье размножается в течение всего тёплого периода года, пик размножения в апреле-мае. Около трети сеголеток в июне-сентябре могут участвовать в размножении (Соколов, Темботов, 1989). размер выводка составляет 1–10, в среднем 4.67 молодых, в Киргизии – 5.41 ± 0.41 ($n=17$, Янушевич с соавт., 1972). В южной части ареала (Туркмения) малая белозубка встречается во всех естественных и антропогенных биотопах, предпочитая берега водоёмов и речные долины. Размножение здесь начинается рано, молодые встречаются уже в апреле. Беременные самки регистрируются до 19 мая, плодовитость повышена и составляет в среднем 5.9 эмбрионов на одну беременную самку (Колоденко, 1992).

2.3.1.9. Белобрюхая белозубка

По И. Я. Павлинову с соавт. (2002) ареал этого вида находится заметно западнее изучаемой территории, поэтому необходимо уточнение видового состава белозубок области. Г. С. Карелин (1875, цит. по Виноградову, 1952) обнаружил этот вид в дельте Урала в Гурьевской области, а Н. И. Ларина с соавт. (1968) – на юге Саратовской области (рис. 28). Белобрюхую белозубку находили в погадках пустельги из Дьяковского леса (Капанова, Завьялов, 1995), на правом берегу р. Илек и по песчаным массивам в Оренбургской обл. (Аниськин с соавт., 2003). В. Ю. Олейниченко (1992) изучал совместные поселения малой и белобрюхой белозубок в предгорных районах Дагестана и отметил слабую агрессивность зверька. В низкогорьях южного Дагестана для зверька оптимальны заросли кустарников, сады, поляны и другие участки с развитым травостоем. Здесь его попадание в живоловки Щипанова (Щипанов, 1987) составляет в среднем 16 на 100 лс, до 47, тогда как в остальных биотопах белобрюхих белозубок почти нет. Эти авторы выделяют два типа поселений зверьков – с раздельным и совместным использованием территории. Чем выше численность, тем чаще встречается совместное использование территории. В поселениях с раздельным использованием территории доля агрессивных самцов выше, а размножение в популяции идёт более интенсивно, чем в поселениях с совместным использованием территории. Процент самок с генеративной активностью при раздельном типе поселений составляет 54.7%, средний размер выводка 7, против соответственных 6.5% и 2 в поселениях совместного типа. Только что вышедшие из гнезда молодые зверьки передвигаются «караванчиком», как это известно и для других насекомоядных, например, пегого путорака (фото 32). Б. А. Кузнецов (1948) как сомнительную приводит находку зверька в Теректинском районе Западно-Казахстанской области. Л. В. Зубкова и Г. В. Линдеман (1971), Г. В. Линдеман с соавт. (2005) находили белобрюхую белозубку на Джаныбекском стационаре в лесополосах, на их опушках с кучками перекасти-поля, в густых зарослях лоха, шиповника, а осенью – в постройках. Эти авторы считают данную белозубку связанной в своём распространении с интразональными биотопами, а также лесными посадками с обилием укрытий. Численность составляет до 2.6, в среднем 0.9 на 100 лс в 1980–2002 гг.

2.3.1.10. Пегий путорак

В конце плейстоцена–раннем голоцене, в условиях сухого и жаркого климата мангышлакской регрессии на изучаемой территории обитал более мелкий вымерший впоследствии подвид *D. p. ralli* Dm., 1999. В среднем голоцене его сменяет современный подвид *D. p. pulchellum* Licht., 1823 (Дмитриев, 2004). В области проходит северная граница ареала вида. Одна из первых находок путорака в Волго-Уральских песках принадлежит С. И. Оболенскому (1927, цит. по Виноградову, 1952). Б. А. Кузнецов (1948) называет такие находжения как Урда, Новая Казанка, Новый Уштаган (фото 31, 32). Путорак отмечен как редкий вид в песчаных ландшафтах области (Джангалинский, Урдинский, Фурмановский, Тайпакский районы). Детальная карта распространения путорака, составленная по данным лабораторных вскрытий зверька зоологом Уральской ПЧС М. В. Паком и дополненная нами, представлена на рис. 29.

Будучи типичным псаммофилом, предпочитает биотопы с распространением рыхлого сухого песка в Северных Кызылкумах, где встречается довольно редко, местами обычен (Ротшильд с соавт., 1969), также как и в Юго-Восточных и Западных Каракумах (Стальмакова, 1949). Довольно высокой численности путорак достигает в саксаульниках и на задернованных песках Южного Прибалхашья (Мурзов и Жатканбаев, 1986); в Волго-Уральских песках зверьки чаще всего встречаются в наиболее благоприятных для большинства видов местных млекопитающих мелко-бугристых песках с джужгуном, тамариском, полынью песчаной и костром кровельным (Дубровский с соавт., 2011). В Центральных Каракумах (Туркмения) занимает около 80% территории, встречается на островах песка площадью 10–20 га и более. Численность его в песках составляет 0.9 экз./100 лс, местами в благоприятные годы – 5.6. Зверёк чаще встречается на западе республики, где из-за влияния Каспийского моря климат мягче, там численность его может достигать 12–30 экз./100 лс (Колоденко, 1990). Численность путорак снижается там после холодных малоснежных зим, особенно с образованием ледяной корки на поверхности почвы (Колоденко, 1990; Дубровский с соавт., 2011).

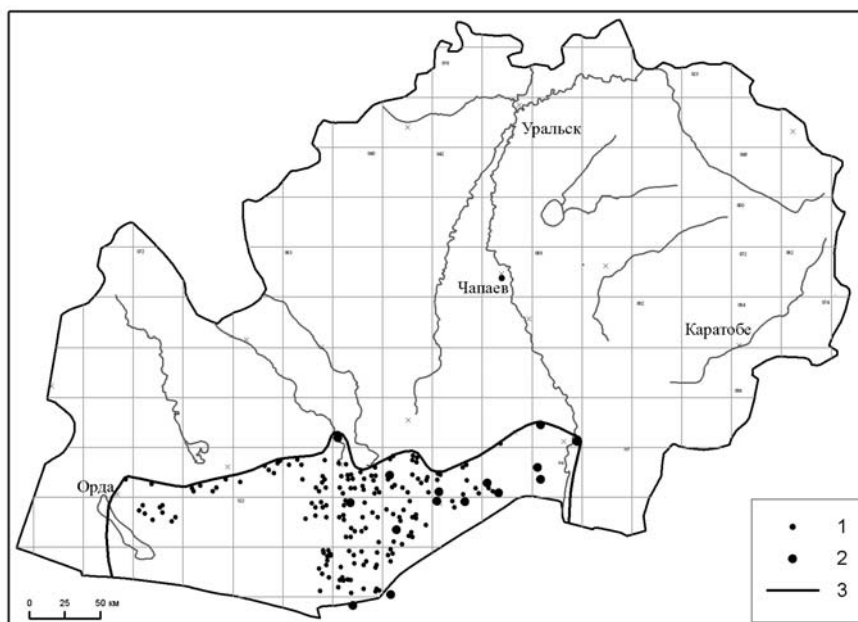


Рис. 29. Места обнаружения и границы распространения пегого путорака. 1 – литературные данные и данные М.В. Пака; 2 – находки зоологов УПЧС; 3 – северная граница Волго-Уральских песков

К сожалению, в Западно-Казахстанской области никогда не предпринимали учётов насекомоядных с помощью канавок и цилиндров (Наумов, 1951) или живоловок системы Щипанова (Щипанов, 1987); В. Ю. Дубровский с соавт. (2011) в районе ст. Досанг на юго-западе Волго-Уральских песков весной 2008 г., весной и осенью 2009 г. на 1699 цилиндро-суток, 2400 ловушко-суток Геро смогли выловить 114 путораков при численности 2.40 экз./100 цилиндро-суток или около 5.8 экз./га весной и 2.9–10 экз./100 цилиндро-суток–осенью. В трапиковые живоловки системы Щипанова осенью 2008 г. было поймано 7 путораков, или 0.8 экз./100 лс. (объём учётов 900 лс); примерно столько же выявили за тот же осенний период при учёте стандартными методами учёта ловушками Геро сотрудники Досангского противочумного отделения (1% попадания). С 1958 по 1983 г. в ловушки Геро, поставленные у нор млекопитающих, сотрудники Гурьевской ПЧС на юге Волго-Уральских песков выловили 1623 путорака, в среднем 62 зверька в год. Сотрудники Досангского отделения Астраханской ПЧС за 7 лет тем же способом вылавливали на своей территории 3.6–4.9 зверьков в год (Дубровский с соавт., 2011).

На севере и в центре Волго-Уральских песков зоологи УПЧС за 65 лет (1937–2002) учётов ловушками Геро ежегодно отлавливали до 65 экз. (всегда менее 0.5 на 100 лс), в среднем 8.9 экз. в год на один стационар. Максимальное число зверьков удавалось отловить в центральной части песков, в окрестностях стационара Айбас (24 экз./год), довольно много – на севере и северо-востоке песков (стационары Новая Казанка, Кзыл-Капкан, 5-й и 11-й аулсоветы – по 10–12 экз./год/стационар). На других участках центра Волго-Уральских песков (стац. Новый Уштаган, Сасык-Тау) попадало 5–6 экз./год/стац. На северных окраинах песков (стац. Анар Фурмановского р-на), на северо-восточных окраинах (стац. Байгазы) и на северо-западе (Урда) удавалось поймать по 1–3 экз./год/стац. Таким образом, исходя из литературных и наших данных, можно предполагать, что численность путорака максимальна на западе Центральных Каракумов, довольно высока на юге и снижена – в центральной, северной и северо-восточной частях Волго-Уральских песков, на окраинах которых вид становится совсем редким.

За годы работы УПЧС на севере и в центре Волго-Уральских песков наблюдался один значительный подъём численности зверьков в 1960–1966 гг., когда за год отлавливалось в среднем 11.5 экз./год/стац., тогда как в остальные годы – 7.1 экз./год/стац. Небольшой подъём численности наблюдался в 1987–1990 гг.

Хотя путораки могут рыть собственные неглубокие норы, этих зверьков бывает больше в местности, где много нор зверьков других видов, что связано, по-видимому, с норовой охотой путораков. Путораки – зверьки с сугубо ночной активностью, чаще попадают после сырых дождливых ночей. Диаметр индивидуального участка около 150 м. Зверьки в целом мало агрессивны (Дубровский с соавт., 2011). По данным зоологов УПЧС, размер выводка в Западном Казахстане составляет от 5 до 7, в среднем 4.98 ± 0.14 ($n=46$).

Путорак, по А. Н. Формозову (1987), имеет апосематическую окраску и неприятный запах, что отпугивает четвероногих хищников с тонким обонянием, так что основным врагом пегого путорака в песках оказывается мохноногий сыч.

2.3.1.11. Водяная кутора

Очень редкий в области вид. Н. А. Зарудный (1897, цит. по Кузнецову, 1948) отмечал кутору в низовьях р. Илек. Г. А. Кондрашкин с соавт. (1970) находили кутору на правом берегу р. Урал в среднем течении (пос. Январцево, Иртек, Гнилое). Единично обнаружена зоологами ПЧС в 1966 г. в окр. г. Уральска (рис. 26). Отмечена также в поймах рек Б. и М. Иргиз, в Саратовском и Лысогорском районах Саратовской области (Сонин с соавт., 2005; Беляченко, Сонин, 2006а; Шляхтин с соавт., 2009). Размер выводка в Польской Бело-веже составляет 5.71 ± 0.44 , в Волжско-Камском крае – 7.80 ± 0.43 (по Попову, 1960).

2.3.2. Отряд Рукокрылые

2.3.2.1. Усатая ночница

Необходимо уточнение видовой принадлежности. В Саратовском Поволжье находят близкую форму, относимую к *M. aurascens*. Там этот зверёк обычен, местами многочислен (Шляхтин с соавт., 2009). Форму, обитающую в Западном Казахстане, П. П. Стрелков, В. Ю. Ильин (1990) относят к усатой ночнице. В Западно-Казахстанской области располагается центр ареала вида. Б. А. Кузнецов (1948) добывал это животное в г. Уральске (рис. 30). П. П. Стрелков и В. Ю. Ильин (1990) встречали зверька в окрестностях пос. Калмыково. Известна также из окр. г. Пугачева Саратовской области (Строганова, 1954) и из Дьяковского леса (Шилова, Неронов, 2010). Наиболее обычна в долинах рек. В степи на юго-востоке Саратовской области местами многочисленна, встречается также в лесах, в полупустыне и пустыне. Связана с поселениями человека. Активна с полуночи. Охотится над остепнёнными берегами рек, суходольными лугами. В Дьяковском лесу охотится на полянах, вдоль опушки леса, над рекой. Укрывается летом в пещерах, трещинах скал, дуплах, на чердаках, в щелях стен строений, поленищах дров, в тесных полостях. В Киргизии (Янушевич с соавт., 1972) предпочитает тёмные прогреваемые чердаки. В выводковых колониях по 2–25 взрослых самок. По окончании размножения широко мигрируют. Зимует в подземных убежищах (Стрелков, Ильин, 1990).

2.3.2.2. Прудовая ночница

В Западном Казахстане проходит крайняя южная граница ареала. Здесь она встречена только по реке Урал. А. В. Афанасьев (1960) указывает на находки вида в г. Уральске и пос. Калмыково (рис. 30). К югу идёт до 49° с.ш., почти достигая границы пойменных лесов. А. П. Кузякин (цит. по Строгановой, 1954) встречал эту летучую мышь в г. Вольске

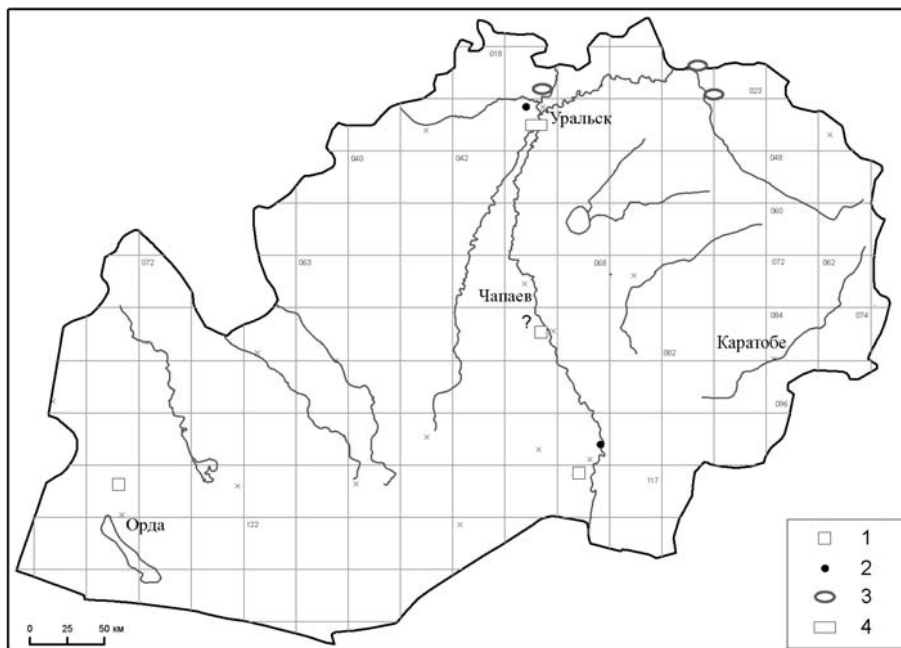


Рис. 30. Места обнаружения ночниц и ушана (только литературные данные): 1 – водная ночница; 2 – прудовая ночница; 3 – бурый ушан; 4 – усатая ночница

Саратовской области. Г. В. Шляхтин с соавт. (2009) отмечают её только для Правобережья Волги.

Кормится в приводном слое воздуха на плёсах и старицах. Летом часто придерживается построек человека, особенно беременные и кормящие самки, которые образуют выводковые колонии за обшивкой стен, на чердаках, под куполами церквей, несмотря на то, что эти места сильно прогреваются солнцем. Могут образовывать колонии до 500 экз., но чаще по 16–45 экз., иногда вместе с другими видами ночниц. У самок бывает только по 1 эмбриону. Нередка высокая яловость (до 30% самок). Оседла, зимует в штольнях и других подземных убежищах. Активна с конца марта до ноября (Стрелков, Ильин, 1990).

2.3.2.3. Водяная ночница

Как и у предыдущего вида, в Западном Казахстане лежит крайняя южная граница ареала. Обитает в Саратовской обл. (Шляхтин с соавт., 2009). Добывалась в пос. Урда, Калмыково (Ралль, 1935; Демяшев, 1964); места находок показаны на рис. 30. В последние годы в большей части области не регистрируется. Возможно, она исчезла в связи с сокращением числа и площади постоянных водоёмов, которые необходимы ей для охоты. В бассейнах рек Урал, Илек встречается к югу до 49–50° с.ш. Обитает по берегам водоёмов или в посёлках возле них. Охотится чаще над водой, иногда и над сушей в прибрежных лугах и лесах. Убежища – дупла деревьев, чердаки, пазы стен построек. Колониальность редка, в выводковых колониях до 25 взрослых самок. Оседлый вид, зимует в пещерах и штольнях (Стрелков, Ильин, 1990).

2.3.2.4. Бурый ушан

Широко распространён, но немногочислен. В Западно-Казахстанской области также проходит южная граница ареала вида. Б. А. Кузнецов (1948) находил зверька в г. Уральске, П. П. Стрелков и В. Ю. Ильин (1990) – по широтному течению р. Урал и по р. Илек. Распространение см. на рис. 30. Эту летучую мышь отмечали также в Пугачёвском р-не (Строганова, 1954) и Приерусланских песках (Кузнецов, 1948) в Саратовской области. Г. В. Шляхтин с соавт. (2009) считают, что южная граница его распространения идёт по 49° с.ш., но на юге Саратовского Заволжья его нет.

Приурочен к лесным ландшафтам. Колонии размещаются в дуплах деревьев, реже – на чердаках зданий. В выводковых колониях до 10 взрослых самок, изредка больше. У самки родится всего один детёныш. Зимует в подвалах и погребях, небольших пещерах. В крупных пещерах может зимовать до 300 особей (Стрелков, Ильин, 1990). Нередко зимует в пещерах вместе с другими видами летучих мышей. Уходит в спячку в октябре – ноябре, выходит из спячки в марте. Питается двукрылыми, чешуекрылыми и другими летающими насекомыми. Для размножения объединяется в колонии по 20–30 особей (Янушевич с соавт., 1972).

2.3.2.5. Нетопырь лесной

В области проходит юго-восточная граница ареала. А. В. Афанасьев с соавт. (1948) отмечают находки этой летучей мыши от г. Уральска до пос. Коловертный в пойме р. Урал. По Ю. М. Раллю (1935) и Б. А. Кузнецову (1948) встречается в Волго-Уральских песках. В Гурьевской области вид был обнаружен Г. С. Карелиным в пос. Индерборский (1883, цит. по Виноградову, 1952), отмечен в посёлках Ганюшкино, Урда (Стрелков, Ильин, 1990). Распространение в области см. рис. 31. Известен также из заволжских районов Саратовской области (Пугачёв, Валуйки; Строганова, 1954), обнаруживался в щелях за ставнями окон домов. Добывался в Дьяковском лесу (Шилова, Неронов, 2010). Этот нетопырь предпочитает лесостепи и степи к северо-западу от района работ. Южнее 49° с.ш. численность снижается.

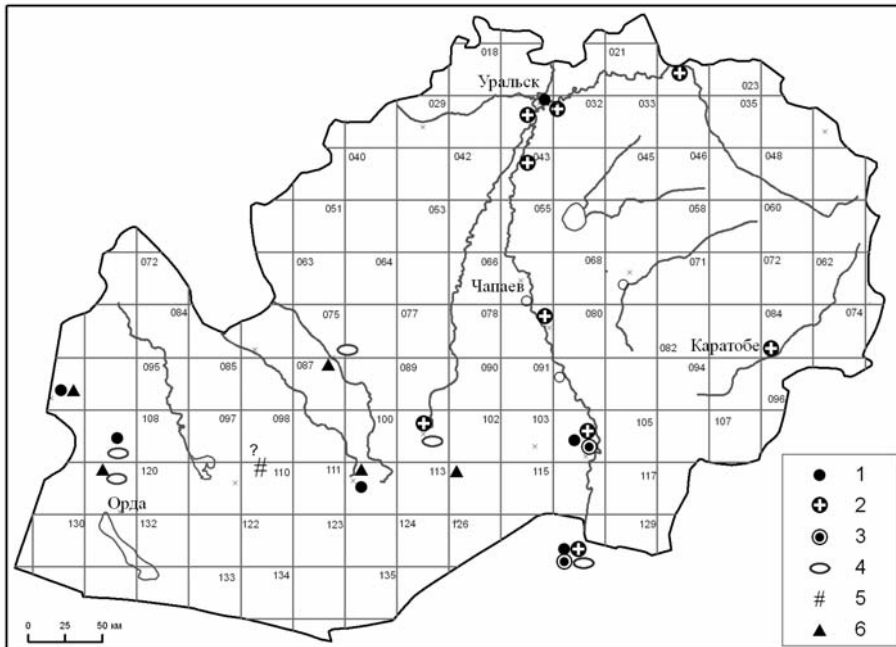


Рис. 31. Места обнаружения прочих летучих мышей; литературные данные: 1 – рыжая вечерница; 2 – нетопырь лесной; 3 – поздний кожан; 4 – двуцветный кожанок; 5 – северный кожанок; 6 – нетопырь Куля

Чаще встречается вдоль рек Урал, Волга, в посёлках по долинам рек, возле пойменных лесов. Охотится на разреженных участках леса, вдоль дорог, на лугах. В посёлках чаще придерживается окраин, парков, садов. Обитает в дуплах со щелевидным входом (осина, дуб), может прятаться под отставшей корой. Реже встречается в постройках за обшивкой стен, между брёвнами, за шифером крыши. Выводковые колонии бывают крупными, до 500 экз., чаще по 70–80 взрослых самок. В половине случаев колонии смешанные с другими видами летучих мышей. Средний размер выводка 1.87 (1–3), (Стрелков, Ильин, 1990).

2.3.2.6. Нетопырь Куля

Обитает в посёлках к северу до 50° с.ш. В Саратовской обл. заселяет центр и юг Заволжья, его наблюдали в Александровогайском и Новоузенском районах (Шляхтин с соавт., 2009). В Западно-Казахстанской обл. отмечен в пос. Урда, Джаныбек, Фурманово, у Камыш-Самарских озёр, в пос. Беслан Фурмановского района (рис. 31). Начал заселять территорию с 60–70-х гг. XX в. со стороны Закавказья. В области первый экземпляр был обнаружен в 1987 г. в пос. Джаныбек. Утратил связь с природными биотопами. Предпочитает поселения человека, где селится в железобетонных конструкциях (полости в оконных коробках), за наличниками и вывесками. В природе обычно живёт за корой деревьев. Выводковые колонии включают до 15 взрослых самок, редко до 50, совсем редко – 200–500 (Туркмения, Калмыкия). Самка обычно приносит 2, реже 1 детёныша. Массовое появление молодых происходит в начале июня (Астраханская обл.), до середины июля встречаются кормящие самки. Оседлый вид. В Калмыкии спячка длится с середины ноября до начала – середины апреля. Зимует в глубоких щелях и полостях каменных зданий. При сильных потеплениях эти летучие мыши могут вылетать. Иногда летом в школах проникают внутрь зданий и летают в помещениях.

2.3.2.7. Малая вечерница

В области отмечают изолированные находки к востоку от основного ареала (Флинт с соавт., 1965). М. П. Демяшев (1964) отмечает эту летучую мышь в пос. Джамбейты; Ю. М. Ралль (1935) находил малую вечерницу в Урде. Перелётный вид, приурочен к лесам и паркам (Стрелков, Ильин, 1990).

2.3.2.8. Рыжая вечерница

Северная граница ареала этой крупной летучей мыши спускается по левобережью р. Урал к Каспийскому морю. В Западно-Казахстанской области находится западная часть ареала (Флинт с соавт., 1965). Находки в области и её окрестностях показаны на рис. 31. Г. С. Карелин (1883, цит. по: Виноградов, 1952) наблюдал вид в пос. Индерборский (Гурьевская обл.). В Саратовской области отмечена в г. Пугачёве В. С. Бажановым (цит. по: Строганова, 1954); две колонии вида А. С. Строганова (1954) обнаружила в расщелинах стволов вётел в д. Валуйки. Возможно обитание по всей Западно-Казахстанской области. Б. А. Кузнецов (1948) отмечает находки рыжей вечерницы в пос. Урда и г. Уральске, М. П. Демяшев (1964) – в пос. Новая Казанка и Березино Казталовского района. На Джаныбекском стационаре Л. В. Зубкова и Г. В. Линдеман (1971) обнаружили 8 экземпляров этой летучей мыши. Г. В. Линдеман с соавт. (2005) отмечают, что летучие мыши на Джаныбекском стационаре не размножаются и летом отсутствуют, а встречаются только на пролёте – весной в 1-й декаде мая и осенью – в конце августа. У оз. Эльтон эти авторы нашли подземные пустоты, трещины в обрывах, в которых, по-видимому, летучие мыши размножаются, т.к там в колониях, находившихся в бетонной плите с цилиндрическими каналами обнаружили нелетающих молодых особей. Наиболее многочисленна эта летучая мышь к северо-западу от района работ, в лесостепи севернее 52° с.ш. В Заволжье встречается нечасто.

Типичный лесной вид, на юге ареала придерживается берегов рек, посёлков, вблизи лесов и парков. Охотится в лесах, по опушкам пойменных лесов (Стрелков, Ильин, 1990). В Поволжье самцов встречали в дуплах деревьев (липа, сосна, берёза, ольха), под корой в лесополосах, в скворечнике. На юге ареала, где мало лесов, селится в постройках человека, а южнее 47° с.ш. (Астраханская область) выводковые колонии не встречаются, видимо, из-за недостатка мест для их размещения. В Киргизии летом обычно встречается на глухих чердаках без сквозняков. Довольно обычна в Иссык-Кульской котловине, где селится устойчивыми небольшими колониями в старых зданиях среди разросшихся деревьев (Янушевич с соавт., 1972). В выводковых колониях обычно встречается 11–35 взрослых самок, изредка вместе с другими видами: прудовой ночницей (*Myotis (Leuconoe) dasycneme*), двуцветным кожанком (*Vespertilio murinus*) и др. В Поволжье у 70% беременных самок обычно встречается по 2, у остальных по одному эмбриону, т.е. в среднем 1.7. Перелётный вид. Из Поволжья эти летучие мыши летят в направлении Кавказа, так что в изучаемой области обычно встречаются пролётные особи (Стрелков, Ильин, 1990). В зимних колониях в Киргизии насчитывается до нескольких сот особей, иногда вместе с другими видами. Из спячки выходят в марте. Молодые появляются в конце июня – начале июля.

2.3.2.9. Гигантская вечерница

Известна из соседних областей – Астраханской и Оренбургской (Бузулукский бор). В Западно-Казахстанской области не отмечена (Стрелков, Ильин, 1990).

2.3.2.10. Поздний кожан

Обитатель аридных территорий, тепло- и сухолюбивый вид. Кожаны, отловленные на юге Саратовского Заволжья, отнесены к подвиду *E.s. tugso manus* (Шляхтин с соавт. 2009). В Западно-Казахстанской области находится центральная часть ареала вида и западная часть ареала подвида (рис. 31). Поэтому возможны находки по всей территории области. Один из наиболее распространённых видов (фото 33). Поздний кожан был обнаружен Г. С. Карелиным в пос. Индерборский на севере Гурьевской области (1883, цит. по: Виноградов, 1952). М. П. Демяшев (1964) и Б. А. Кузнецов (1948) добывали зверьков в пос. Калмыково. В 1958 г. там же несколько экземпляров этих летучих мышей добыла Н. М. Окулова в высоком сарае на краю посёлка. Колонию, состоящую примерно из сотни зверьков, обнаружила А. С. Строганова (1954) в 50-х гг. XX в. в д. Валуйки Саратовской области под крышей конюшни. Чаше встречается по реке Урал и на западе области. К северу идёт до 50° с.ш. Отмечена в Урдинском районе: посёлки Молодёжный, Равнинный, Сайхин. Встречалась в Астраханской и Волгоградской областях, Калмыкии. Местами в полупустынях и пустынях довольно многочисленна. Образует крупные колонии от десятков до нескольких сотен особей, особенно в Волго-Ахтубинской пойме, в Саратовской обл. по реке Еруслан. Этот вид тесно связан с поселениями человека, живёт за карнизами и между досками обшивки зданий, зимует в пустотах стен и на непромерзающих чердаках, возможно, углубляясь зимой в недоступные части строений. Вне посёлков не встречается (Стрелков, Ильин, 1990). Спячка неглубокая, на юге ареала в периоды оттепелей могут быть активны. Массовое пробуждение в Киргизии наблюдается в марте. Самки летом образуют отдельные от самцов выводковые колонии, иногда вместе с другими видами. Размер выводка 1–2, чаще 2 (Янушевич с соавт., 1972).

2.3.2.11. Северный кожанок

Известна единичная находка вида к югу от основной части ареала: М. П. Демяшев (1964) отмечает его в урочище Кошпан-Мула Фурмановского района. Известен также из Астраханской, Самарской и Оренбургской областей (рис. 31). Лесной оседлый вид.

2.3.2.12. Двухцветный кожанок

Область расположена в центральной части ареала вида, поэтому возможны находки по всей территории области. Первое сообщение можно найти у Г. С. Карелина (1883, цит. по: Виноградов, 1952) для пос. Индерборский на севере Гурьевской области. М. П. Демяшев (1964) приводит ссылку на С. И. Огнёва (1928) о находке этой летучей мыши К. А. Сатуниным в Волго-Уральских песках, а Н. А. Зарудным – между Орском и Уральском. Б. А. Кузнецов (1948) встречал эту летучую мышь в Новой Казанке, а также по р. Уил. Для Урды отмечен Ю. М. Раллем (1935), для окрестностей Джаныбека – Г. В. Линдеманом с соавт. (2005). П. П. Стрелков, В. Ю. Ильин (1990) находили его также в Фурманово, Новой Казанке. П. В. Дебело, В. Л. Шевченко (1992) считают двухцветного кожанка одним из наиболее широко распространённых видов в междуречье Волга-Урал (рис. 31). Огромную колонию (несколько сотен особей) обнаружила А. С. Строганова (1954) на чердаке дома в Валуйках Саратовской области (100 км от устья р. Еруслан). Тот же исследователь цитирует К. А. Сатунина, В. С. Бажанова о нахождении вида в г. Камышине (Сталинградская обл.), в Пугачёвском и Дергачёвском районах Саратовской области. Известен из Дьяковского леса на юге Саратовской области (Шилова, Неронов, 2010).

Тяготеет к населённым пунктам и лесам, в полупустынях и пустынях обнаруживается обычно только во время миграций. Осенью был отмечен в лесополосе в Урде. Охотится на вырубках, опушках и гарях, полянах, парках и садах, над речками. Синантропен в выборе убежищ. Севернее встречается под корой деревьев. Выводковые колонии могут состоять из 100 и более самок. Эмбрионов 1–3, чаще два. Южнее 49–50° с.ш. в Приуралье, а в Зауралье – южнее 48° выводковые колонии не обнаруживаются. Перелётный вид.

Улетают в августе – сентябре. Мигрируют в основном в направлении Кавказа (Стрелков, Ильин, 1990).

Летучие мыши могут участвовать в циркуляции вируса бешенства.

2.3.3. Отряд хищные

2.3.3.1. Енотовидная собака

На территории исследования – интродуцированный вид. В Западно-Казахстанскую область вселился в 30–40-х гг. XX-го века из соседней Астраханской области, куда был интродуцирован в 1936 и 1939 гг. (Бекенов, 1981; Лобачёв, Есжанов, 2002). По другим данным, она могла вселиться из Саратовской области, куда было завезено в 1936 г. 99 экз. енотовидной собаки. (Лавров, 1946, цит. по: Predatory, Интернет, 2012). В Саратовскую обл. завезена из Калининской (Тверской) области. До 1969 г. в Саратовской обл. насчитывалось 1450 экз., в начале XXI в. численность енотовидных собак возросла (Шляхтин с соавт., 2009). Известна из приволжских пойменных биотопов Заволжья Саратовской области: Старая Полтавка, Николаевский и Быковский районы (Строганова, 1954). Встречается в Дьяковском лесу недалеко от границы с Казахстаном (Шилова, Неронов, 2010). По данным добычи, в г. Уральске в 1946 г. было заготовлено 4 шкуры, в 1949–1951 – по 1 шкуре ежегодно у Камыш-Самарских озёр, в 1953 – в пойме г. Урал у с. Кулагино Испульского р-н Гурьевской обл., в 1952 – у оз. Челкар, в 1953 – у. пос. Чапаево (Predatory, Интернет, 2012).

С конца 50-х – начала 60-х гг. известна на западе Западно-Казахстанской области в лесонасаждениях Джаныбекского стационара, а также близ оз. Эльтон, где она постоянно живёт в тростниках вдоль озёр, каналов и речек, в кустарниках по балкам. Норы роет неглубокие, щенение происходит в начале мая, размер выводка 4–7 щенят. На этом стаци-

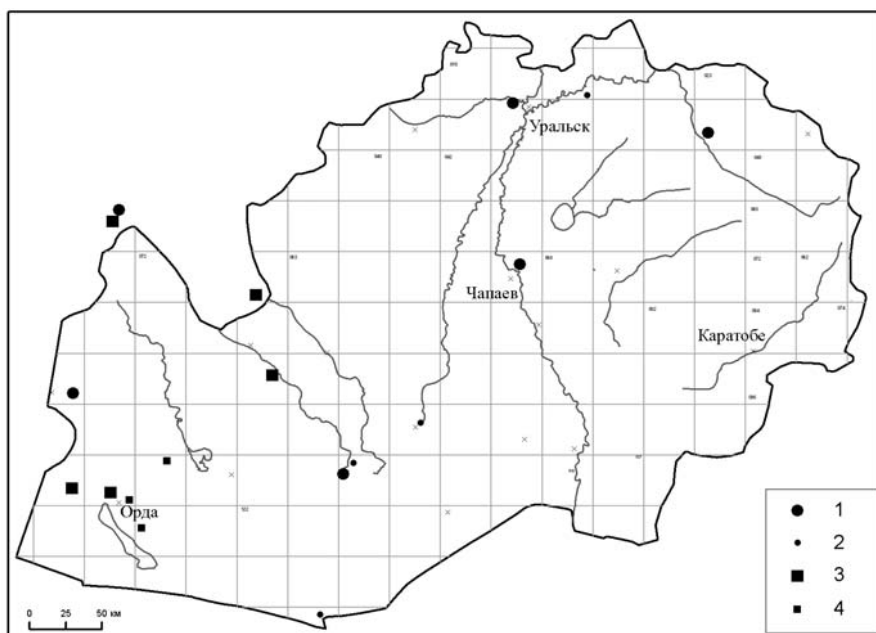


Рис. 32. Места обнаружения енотовидной собаки и шакала: 1 – енотовидная собака, литературные данные; 2 – то же, данные УПЧС; 3 – шакал, литературные данные; 4 – то же, данные УПЧС

онаре нередко раскапывает гнилые пни в поисках осиних гнёзд. К началу XXI в. распространилась по всей области, но численность низка, и в заготовки ежегодно попадает всего несколько десятков шкур (Лобачов, Есжанов, 2002). В 2003–2004 гг. известны находки в районе Камыш-Самарских озёр, пос. Чапаево и на северо-востоке Зауралья. Приурочена к густым зарослям тростника с джунглиниками, иногда заходит на бахчи (Бидашко с соавт., 2005). Размещение в области см. рис. 32.

В южных частях ареала в спячку почти не впадает. Питается птицами (фазан, куропатка) и их яйцами, подбирает падаль, ест моллюсков, мелкую рыбу с берегов водоёмов. Поедает также прикорневые части растений, осенью – ягоды. Гон отмечен в Киргизии в феврале-марте, беременность длится 22–24 дня. Щенков 6 и более (Янушевич с соавт., 1972).

Является носителем вируса бешенства, уничтожает яйца и птенцов наземно гнездящихся птиц; с другой стороны, относится к пушным зверям.

2.3.3.2. Волк

Обитает главным образом на безлесных пространствах. Западно-Казахстанская область находится в центральной части ареала вида. По М. П. Демяшеву (1964), волк распространён по всей Западно-Казахстанской области. К. С. Ходашова (1960) приводит для 50-х гг. следующие ежегодные данные по заготовкам волка на западе области: Фурмановский р-н – 0.4; Казталовский – 0.2; Джаныбекский – 0.03/100 кв. км. В 60-х гг. XX в. по области в целом ежегодно добывалось свыше 400 шкур волка. Та же исследовательница встречала следы и логова волка у озёр Сорколь, Шалакоп, Камыш-Самарских, Рыбного и Солёного Сакрылов, Балыкты, Булыхты, Бирказанколь. На западе области волк чаще встречается там, где много озёр (Фурмановский р-н), чем там, где озёр мало (Джаныбекский р-н), т.к. возле озёр в тростниковых зарослях волк устраивает свои логова (Формозов, 1987). В Урде его встречал Ю. М. Ралль (1935). Для окрестностей оз. Индер волка отмечает В. А. Фоканов (1954). В степных и песчаных районах Зауралья волка неоднократно наблюдал В. И. Маштаков, как и в окрестностях пос. Калмыково в 70–80-х гг. XX в. (пункты Орнбай, Колбай, Джантемир).

Учёты 1974–1977 гг. в Волго-Уральском междуречье (Фадеев, 1981; цит. по: «Волк», 1985) выявили на западе Казахстана плотность около 10 экз./1000 кв. км. В последующие годы XX в. численность волка значительно снизилась, но уже с началом XXI в. появились сообщения о восстановлении численности этого хищника. Волки стали заходить в пос. Джаныбек, истреблять овец в кошарах, а в степи – нападать на скот и в дневное время (Линдеман с соавт., 2005). Широко распространён в соседней Саратовской области, неоднократно встречался в Валуйках, по берегу р. Еруслан (Строганова, 1954), в Дьяковском лесу (Шилова, Неронов, 2010). В Саратовском Заволжье обычен в Краснокутском и Ровенском районах; регулярно заходит из Казахстана в Озинский, Дергачёвский, Новоузенский районы Саратовской обл. Численность его на левобережье Волги возрастает с конца 80-х гг. XX в. до 2008 г. В 2001–2007 гг. в Саратовской обл. обитало около 200 особей (Шляхтин с соавт., 2009).

В Калмыкии с середины 80-х гг. XX столетия численность волка возростала; пик численности наблюдался в 2000 г. (Букреева, 2005). Здесь в XXI в., по мере снижения численности овец, волк оказался приуроченным к местам обитания сайгака и кабана на зарастающих барханах и в тростниковых крепях. В благоприятных участках там наблюдается 3.2–5 экз./100 кв. км, на миграционных путях сайгаков – до 5.6. В прибрежной полосе волк охотится за кабаном и енотовидной собакой, его численность там составляет 2.8–5 экз./100 кв. км (Букреева, Убушаев, 2003).

Основу питания волка в Волго-Уральском междуречье составляют сайгаки и домашние овцы (Волк, 1985), поэтому здесь он связан в своём распространении с местами летовок и зимовок сайгаков. Соотношение численностей хищника и жертвы в данном случае составляет 1: 1000 (зимовки) – 1200 (летовки). Отмечены волко-собачьи гибриды. Активны большей частью ночью. В Центральном Казахстане волки могут круглогодично

жить в тростниковых зарослях, питаюсь летом водяными полёвками, линными и молодыми утками, саранчой, а зимой – кабанам. В Киргизии питание изучено по составу экскрементов: копытные отмечены в 18.5%, сурки – в 36.92%, полёвки – в 44.6%. Поедают падаль, любых доступных позвоночных животных, домашний скот (Янушевич с соавт., 1972). Гон происходит в январе, детеныши рождаются в марте – мае. Выводок в Киргизии обычно состоит из 4–6 волчат. В возрасте 3-х недель волчата покидают норы. Половозрелость самок наступает в 2, у самцов – в 2–3 года (Новиков, 1956). На западе Казахстана логовища, где происходит щенение, обычно располагаются в 0.5–1 км от водоёма в труднодоступных укрытых местах (заросли тростника, бурьяна), по понижениям рельефа, обычно на склонах южной экспозиции. В Западном Казахстане для незаселённых человеком территорий к югу от пос. Новая Казанка с 1998 по 2002 гг. было учтено 209 волков (Сатыбаев с соавт., 2002).

Средняя величина стаи составляла здесь 3.80 ± 0.25 ($n = 56$). Летом одномоментно наблюдалось 1.7 особей ($n = 18$), в холодное время года – 4.9 ($n = 35$). Молодые особи отмечены в 13 стаях. Здесь на пару взрослых приходилось 3.8 (от 3 до 5) прибылых. В районах с более высокой численностью размеры стаи больше, в 8–11 зверей (Волк, 1985). Площадь летнего участка около 200 кв. км. В 19 случаях за период работы в Западно-Казахстанской области отмечено нападение на скот. До 1952 г. волки наносили значительный вред скотоводству, уничтожая овец. Затем интенсивный отстрел снизил их численность. До 1990 г. в Джаныбекском районе волки кормились на скотомогильниках. В 90-х гг., с исчезновением последних и прекращением регулярного отстрела волков началось восстановление их численности и рост агрессивности. Рост численности вида имеет сельскохозяйственное (уничтожение скота), охотохозяйственное (уничтожение диких копытных) и медицинское значение (участие в циркуляции вируса бешенства, см. Яньшин с соавт., 2001; Касенгалиева с соавт., 2011; прокормление блох *Pulex irritans*, передающих чуму человеку).

2.3.3.3. Корсак

Этот хищник – типичный обитатель степей и полупустынь. В Западно-Казахстанской области находится северная часть ареала вида. По М. П. Демяшеву (1964) корсак распространён по всей области. Карта находок см. рис. 33. Н. П. Рычков в 1762 г. (цит. по Формозову, 1987) писал, что в XVIII в. на территории Западного Казахстана корсаки преобладали над лисами, и местные жители измеряли стоимость покупок в числе шкурок корсака. К. С. Ходашова (1960) для 1951 г. приводит следующие цифры заготовок корсака на западе области: Фурмановский район – 0.8; Казталовский – 0.6; Джаныбекский – 2 экз. /1000 кв. км. Она наблюдала корсака в Чижинско-Балыктинской лиманной депрессии, а также в окрестностях пос. Джаныбек. Чаше встречается на равнине, чем в понижениях рельефа. В 1951 г. в западной части области Ходашова учитывала 0.6–2 экз. /100 кв. км. До 70-х гг. корсак был многочислен в Джаныбекском районе, затем численность снизилась. Норы обычно устраивает на сильно выбитых скотом участках, частота встреч нор – до 7.5 на 1 кв. км (Линдеман с соавт., 2005). М. П. Демяшев (1964) считает, что в период его работ (30–60-е гг.) в целом по области вид уступал обыкновенной лисице по численности. В 50–60-е гг. XX в. по области заготавливали ежегодно свыше 700 шкурок корсака. В. А. Фоканов (1954) встречал корсака в окрестностях пос. Красный Яр на юге области, а В. И. Маштаков в 50–70-х гг. – в степной части Тайпакского района.

На юго-востоке Саратовской области был известен у пос. Дьяковка, Валуйки; (Строганова, 1954). Корсак обычен только к югу и востоку от Дьяковского леса – по берегу Б. и М. Узеней, в Синегорье, по западным отрогам Общего сырта. Известен в Перелюбском, Озинском, Пугачёвском районах Саратовской обл. В начале XXI в. происходит депрессия его численности: от 2001 к 2008 г. численность корсака упала вдвое (Шляхтин с соавт., 2009). На Прикаспийской низменности численность корсака оценивается как 16–29 экз./10 кв. км (Машкин, 2004).

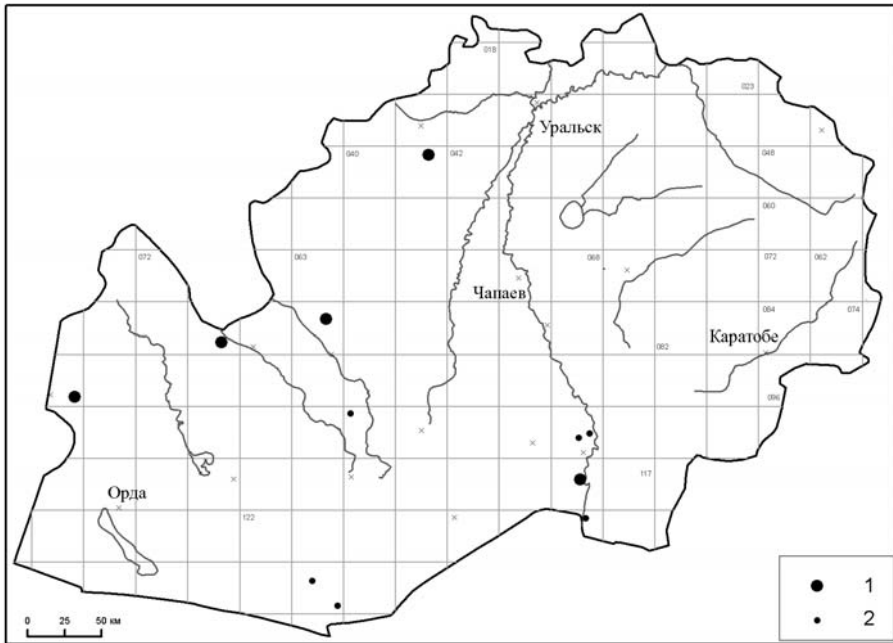


Рис. 33. Места обнаружения корсака: 1 – литературные данные; 2 – данные УПЧС;

На западе Казахстана питается главным образом мышевидными грызунами и насекомыми, а в годы депрессий численности мышевидных переключается на суслика. Зимой концентрируется у посёлков, питается падалью. А. Н. Формозов (1987) отмечает, что в степной зоне в годы высокой численности степных пеструшек корсаки, как и многие другие хищники, переходят на питание пеструшками. В Казахстане близ Эмбы в его питании преобладают тушканчики (20% желудков); прочие грызуны (общественная полёвка, хомячок Эверсмана, суслики, песчанки) встречены в 25.9% проб, а птицы, изредка насекомые – в 10.7% случаев (Млекопитающие Казахстана, 1982).

Гон в Казахстане происходит в январе-феврале, щенки появляются в марте-апреле, выводок состоит из 3–6 (от 2 до 16) щенков. В Западно-Казахстанской области в 1984 г. зоологи ПЧС наблюдали 5 выводков корсака, в среднем по 7 щенков в каждом.

В Северных Кызылкумах, где корсак встречается единично и избегает обширных песков, выводок из 7 щенков был обнаружен на такыровидной равнине в норе, перестроенной из норы большой песчанки (Ротшильд с соавт., 1967).

Является пушным зверем, может участвовать в циркуляции вируса бешенства.

2.3.3.4. Обыкновенная лисица

Широко распространённый вид в лесной, степной и полупустынной зонах.

В Западно-Казахстанской области и сопредельных районах находятся центральные области ареала вида, поэтому здесь он достаточно обычен, а местами и многочислен (рис. 34, фото 34). Высокая численность лисиц по всему северу Казахстана была в XVII и XIX вв. Хищнический промысел привёл к тому, что к концу XIX в. численность резко снизилась, в 20-х гг. XX в. её было очень мало. С 30–40 гг. XX в. численность стала возрастать. В 1959–1962 гг. были новые снижения численности из-за эпизоотии бешенства и других причин. В 1953–1954 гг. на Казахском нагорье отмечалось 2–3 лисицы на 25–30 км учёта. В междуречье Урал–Эмба на 400 кв. км встречалось 0.3 выводка лисицы на 1000 га (Животный мир Казахстана, 2003). На юге Саратовского Заволжья лисица встречается

повсеместно, численность вида в 2001–2007 гг. составляла 10–15 тыс. особей (Шляхтин с соавт., 2009). В Валуйках (Саратовское Заволжье) лисица встречалась в оврагах, по берегам рек, в лесах и зарослях тростника, на лиманах, возле посёлков (Строганова, 1954).

Плотность вида, по данным К. С. Ходашовой (1960), составляет на западе Западно-Казахстанской области 0.8–2 экз./100 кв. км. Автор приводит для 1951 г. следующие цифры заготовок лисицы на западе Западно-Казахстанской области: Фурмановский р-н – 2; Казталовский – 0.8; Джаныбекский – 1.2 экз./100 кв. км. Встречи с лисицей она отмечала в урочищах Жайлыма-сай, Мурат-сай, Лисья балка, в долинах рек Хара, Ланцуг, Горькая, у озёр Шалакоп и Сорколь. Лисица придерживается балок, долин рек, озёрных понижений. Если на плакорах зимой 1950/1951 гг. автор учитывала на 10 км маршрута 7.6 корсаков и всего 0.8 – лисиц, то в понижениях рельефа – соответственно 1.1 и 4.2. Лисы, как правило, вытесняют корсака из кормных мест. В 1980–1995 гг. на северном берегу оз. Эльтон в междуречье рек Чёрной и Ланцуг в полосе 4 км шириной отмечено 12 выводковых нор. На равнине устраивает норы в ямах, реже на солонцовых буграх. В окрестностях стационара РАН Джаныбек в радиусе 3 км от усадьбы в 1980–2003 гг. обычно отмечалось 2–5 выводковых нор (Линдеман с соавт., 2005). А. В. Фоканов (1952) наблюдал лисицу по берегам рек Урал, Солянка.

М. П. Демяшев (1964) считает лисицу самым многочисленным видом из крупных хищников. В 50-е гг. XX столетия в области ежегодно заготавливали свыше 3000 шкурок лисицы. О конкретных наблюдениях в Урде сообщает Ю. М. Ралль (1935), в окрестностях оз. Индер, и в 22 км к северо-западу от посёлка Серебряково на севере области – А. В. Фоканов (1952). В степной части Джамбейтинского района лисицу наблюдал В. И. Маштаков (личное сообщение). Обычный вид в Саратовском Заволжье (Беляченко, 2005; Шилова, Неронов, 2010).

Южнее, в Северных Кызыл-Кумах лисица также наиболее многочисленный хищник. Придерживается закреплённых песков, реже встречается в долинах сухих русел и на глинистой равнине. Численность составляла в годы работы авторов 0.62 на 10 км маршрута (Ротшильд с соавт., 1967).

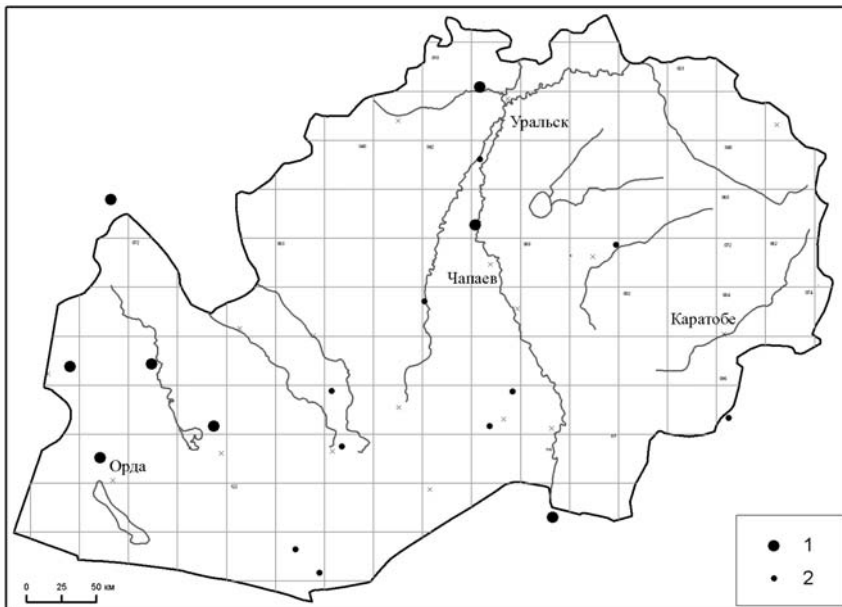


Рис. 34. Места обнаружения обыкновенной лисицы: 1 –литературные данные; 2 –данные УПЧС

По А. Н. Формозову (1987), в Казахстане лисица предпочитает нориться у озёр в тростниках, на развалинах зимовок и могил. Цитируя А. Колосова (1936), этот автор пишет, что зимой 63.5% кормов, поедаемых летом корсаком и 84% летнего рациона лисицы в низовьях Эмбы становятся недоступными хищникам, из-за чего они вынуждены совершать миграции в пески и к берегам водоёмов. Это связано с тем, что на севере Казахстана 7, а в сухих степях – 15 видов млекопитающих впадают в спячку. В пойме р. Еруслан (Саратовское Заволжье) лисица питается в основном лесными мышами и зайцами русаками (Строганова, 1954). В глинистой полупустыне Западно-Казахстанской области по сравнению с Волго-Уральскими песками в остатках пищи лисицы чаще встречается малый суслик и полёвки (Ходашова, 1960), тогда как в Волго-Уральских песках в питании ведущее место занимают песчанки (прежде всего, полуденная), чаще, чем в глинистой полупустыне, встречаются насекомые (обычно жуки – чернотелки), и тушканчики, доля сусликов в питании снижена. Почти в 10 раз чаще, чем в глинистой полупустыне, лисица здесь поедает зайцев; в её питании более обычны также полёвки, хомячки, ежи, птицы. При этом в Приерусланских песках (Саратовская обл.), где нет песчанок, основную пищу лисицы составляют, наряду с грызунами, насекомые (24.7%) и рептилии (15.4%, преобладают ящурки *Eremias* (Груздев с соавт., 1957)). В Волго-Уральских песках лисицы чаще, чем в Приерусланских песках, питаются также малыми сусликами и мышевидными – домовыми мышами, обыкновенными полёвками (Попов, 1950). Если встречаемость грызунов в питании лисицы составляет в Приерусланских песках около 50%, то в Волго-Уральских – более 90%.

В северной полупустыне Актюбинской области (Формозов, Осмоловская, 1963) в желудках и остатках пищи лисицы млекопитающие составляли 92.6% встреч (91% – грызуны), птицы встречены в 7.7%, пресмыкающиеся (преобладают змеи) – в 15.5%. В 70.4% желудков обнаружены насекомые (жуки и прямокрылые). Среди млекопитающих в желудках преобладали полёвки (69.1%, это главным образом степные пеструшки), 24.8% – тушканчики (б.ч. большой). В южной полупустыне и пустыне того же региона доля встреч тушканчиков возрастает до 31.6–45.8%, пеструшки исчезают, а серые полёвки встречаются в 31.8% желудков. В пустынном ландшафте в пище лисицы появляются песчанки (29.3–89.7%), на юге это большие песчанки. Среди мелких зверьков лисица чаще ловит более медлительных полёвок, среди тушканчиков – емуранчика, норы которого в песках легче разрыть, чем у видов, обитающих на плотных грунтах. Может существовать и за счёт сусликов. На западе Актюбинской области (север Устюрта и по Эмбе) в питании лисицы 34% составляют песчанки (главным образом большая), по 17% процентов – тушканчики и суслики (большей частью малые), 10% – полёвки, птицы и рептилии – 8,5%, а беспозвоночные (большей частью жуки) – встречаются в 15,4% проб. При наличии песчанок и сусликов, лисицы предпочитают последних (Формозов, Осмоловская, 1963). В Киргизии в 95% питается грызунами. В 49.2% проб (желудки и экскременты) выявляются также насекомые (главным образом жуки и прямокрылые), в 32% проб найдены растения, в 17.1% – падаль (куры, овцы, барсук). Поедает также птиц, черепах, ежей, однажды обнаружена норка. В годы депрессий численности мышевидных переходит на питание зайцами. В отличие от лесной зоны, в степи лисица – типичный миофаг.

Активность круглогодичная и круглосуточная, чаще активна утром и вечером. Гон идёт с конца января – начала февраля. Беременные самки встречаются с февраля, в выводке 4–12 лисят, в среднем 7.3. Половозрелость молодых наступает на следующий год (Янушевич с соавт., 1972).

Пушной зверь, может участвовать в циркуляции вируса бешенства, известна как источник заболевания в соседней Гурьевской области (Касенгалиева с соавт, 2011). Участвует в циркуляции возбудителя чумы.

2.3.3.5. Шакал

Пустынный вид южного экологического облика. В Саратовскую обл. проник в 70-х гг. XX в. из Прикаспийских равнин Дагестана через Волго-Уральские пески. Возможно,

единичные экземпляры проникали и ранее. Позже появлялся в 70-х и 80-х гг., в последние годы был добыт в 1997 г. (Опарин, Опарина, 2006а). В настоящее время в Саратовской обл. обитает несколько десятков особей (Шляхтин с соавт., 2009). А. С. Строганова (1954) наблюдала шакала на р. Еруслан (опытная станция Валуйки, Саратовская обл.). В 1983 г. 1 экземпляр шакала был добыт на северном берегу оз. Эльтон, а в 2000 г. отмечено появление большого количества шакалов. В Западно-Казахстанской области в 1951–52 гг. и в 70-х гг. ежегодно заготавливались единичные шкуры шакала. Вид постепенно расселялся из дельты Волги на восток по побережью Каспия в бассейны рек Урал и Эмба. В 1987 г. обнаружен между Сайхином и Урдой (Линдеман с соавт., 2005), в 90-х гг. наблюдался в окрестностях посёлка Урда (Бидашко с соавт., 2004), а в 1998 г. — у р. Малый Узень к востоку от Джаныбека. На 2000 г. численность шакала в области оценивается примерно в 1000 экз. (Лобачёв, Есжанов, 2002). Встречали его и у оз. Баскунчак (Линдеман с соавт., 2005); распространение в изучаемой области и её окрестностях см. рис. 32. В песках по Еруслану в выводке наблюдали 4 щенят (Строганова, 1954). Может участвовать в циркуляции вируса бешенства, в случае высокой численности уничтожает яйца и птенцов наземно гнездящихся птиц.

2.3.3.6. Лесная куница

В области проходит юго-восточная граница ареала вида. Б. А. Кузнецов (1948) встречал эту куницу в Бурлинском, Теректинском, Приуральном районах. Д. М. Штейнберг (1950, цит. по Демяшеву, 1964) отметил лесную куницу у деревни Январцево Приурального района (80 км на северо-восток от г. Уральска). А. В. Афанасьев с соавт. (1953) указывают на наличие лесной куницы в пойменных лесах реки Урал и по низовьям впадающих в него рек на севере области. В 1938 г. 1 экз. лесной куницы был пойман в устье р. Урал, а в 1986 г. — 2 экз. возле посёлка Калмыково. В 1977 г. в лесах поймы р. Урал на площади около 63,8 тыс. га обитало 110 куниц. Площадь, пригодная для обитания вида (со старыми дуплистыми деревьями) составляла всего 11,7 тыс. га. В местах со старыми деревьями вяза, тополя, дуба, ивы плотность лесной куницы по р. Урал составляла на 1000 га 8,75 экз., в остальной части поймы — 1,2. Отсутствие мест для устройства гнёзд — основной фактор низкой численности лесной куницы в регионе (Млекопитающие Казахстана, 1982) (рис. 35). Вид наблюдали в Саратовском Заволжье по среднему течению р. Большой Иргиз и в пойме Волги (Беляченко, 2005; Филипьев, 2009), в Дьяковском лесу (Шилова, Неронов, 2010). Лесную куницу добывали также в ленточных лесах по берегам р. Б. Узень возле пос. Александров Гай. До 20-х гг. XX в. в Саратовской обл. обитало около 40 тыс. особей, в начале XXI в. — 20–30 тыс. особей (Шляхтин с соавт., 2009).

Активна в сумерках и ночью. Питается грызунами (водяная, рыжая, обыкновенная полёвки), мелкими воробьиными птицами. Обычно имеет несколько убежищ, основное используется для выведения потомства. В выводке 3,3–3,6 детёнышей (Млекопитающие Казахстана, 1982).

Ценный пушной зверь. Занесена в Красную книгу Республики Казахстан (2010).

2.3.3.7. Каменная куница

Первоначально горный вид, приуроченный к скалистым участкам; в последнее время приспособился к обитанию в поселениях человека, где живет в межэтажных и стеновых пустотах, питается синантропными грызунами и птицами. В природе питается также насекомыми и пресмыкающимися, в конце лета ягодами. Саратовскую обл. заселила в конце 60-х — 70-х гг. XX в. видимо, через Волго-Донское междуречье. Сейчас это обычный вид. На юге Заволжья известна из Новоузенского и Александровогайского районов, в лесополосах по М. и Б. Узням (Шляхтин с соавт., 2009). В 1982 г. в сводке «Млекопитающие Казахстана» ещё не упоминается о синантропности каменной куницы в Казахстане. На территории Западно-Казахстанской области впервые отмечена в конце 80-х годов: в

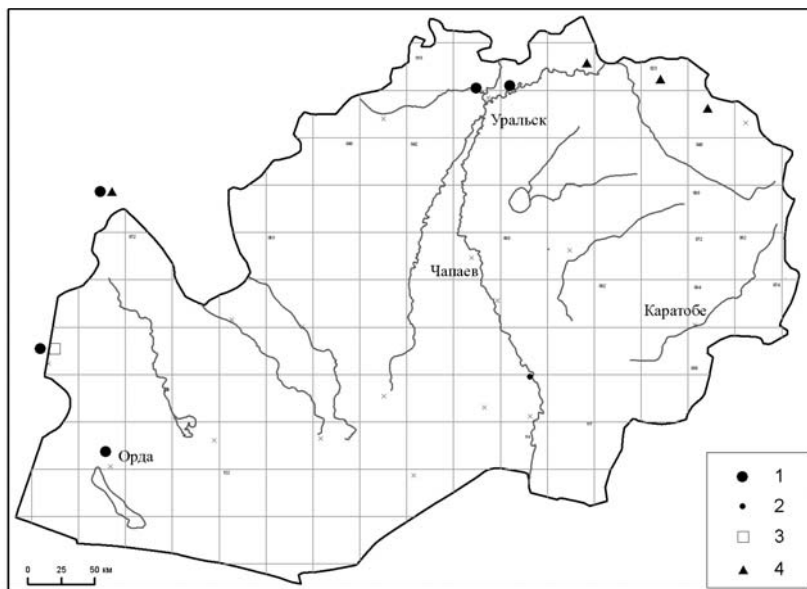


Рис. 35. Места обнаружения лесной и каменной куниц, горностая: 1 – горностай, литературные данные; 2 – то же, данные УПЧС; 3 – каменная куница, литературные данные; 4 – лесная куница, литературные данные

1988 г. 1 экземпляр был добыт осенью на орошаемых полях в 10 км к западу от Джаныбека. В 1989 и в 2003 гг. в пос. Эльтон (Волгоградская обл.) было добыто 4 каменных куницы, в это же время их ловили и в пос. Палласовка (Волгоградская обл.) и Джаныбек. Здесь она живёт в хозяйственных постройках и на чердаках, питаясь голубями и домашней птицей (Линдеман с соавт., 2005). Распространение в Западно-Казахстанской области см. рис. 35. Занесена в Красную Книгу Республики Казахстан (2010), но об обитании каменной куницы на западе республики там не упоминается. У куниц, обитающих в природе (Киргизия), животные корма встречаются в 70% проб (желудки и экскременты), растительные корма – примерно в 30%. Среди позвоночных – мышевидные, сони, белки. Птицы встречаются в 11–17% желудков, насекомые – в 7–37%, это жуки, шмели, саранчовые (Янушевич с соавт., 1972).

Половозрелость наступает в возрасте около года, среднее число эмбрионов на 1 беременную самку составляет в Казахстане 4.3, в Крыму – 4.95, на юге Казахстана – 2.6 Гон происходит летом, беременность длится около 250 дней. В помёте обычно 2–5 детёнышей. Половозрелость наступает в возрасте 2–3 лет (Млекопитающие Казахстана, 1982).

Пушной зверь.

2.3.3.8. Ласка

Широко распространённый мелкий хищник – миофаг (фото 35). Часто держится в открытой местности среди степей и лугов с зарослями кустарников, нередко встречается возле поселений человека. Западно-Казахстанская область расположена в центральной части ареала вида. Б. А. Кузнецов (1948) указывает на находки ласки в Фурмановском, Казталовском, Чапаевском районах, Волго-Уральских песках у Новой Казанки, в песках Бийрюк, по р. Уил, у оз. Индер (север Гурьевской обл.), а также в Александровом Гае и Приерусланских песках (Саратовская обл.). В Саратовском Заволжье А. В. Беляченко (2005) наблюдал этого зверька также в среднем течении Иргиза, А. С. Строганова (1954) – в д. Валуйки, по р. Еруслан, А. О. Филипьев (2009), С. А. Шилова и В. В. Неронов (2010) – также по р.

Камелик, в Дьяковском (Салтовском) лесу и лесополосах заволжской степи. В Саратовской обл. известно два подвида: севернее обитает *M. nivalis nivalis*, южнее – более крупный *M. nivalis vulgaris*. В годы высокой численности грызунов в Саратовском Заволжье отмечается 9.7–1228 следов, в годы депрессий – 0.1–13.3 на 10 км учёта по снегу (Шляхтин с соавт., 2009).

М. П. Демяшев (1964) отмечает, что ласка распространена по всей Западно-Казахстанской области, встречается чаще, чем горностай, но численность её невелика. В окрестностях стац. Джаныбек (Линдеман с соавт., 2005) обитает в лесонасаждениях, садах, в зарослях диких кустарников. Встречается в постройках человека. В 1983–84 гг. обнаружена в лесопосадках у г. Улаган близ Эльтона. Численность ласки заметно выше в районах с преобладанием песчаных грунтов. Конкретные находки известны для Урды (Ралль, 1935), возле сёл Январцево, Гнилое, Иртек (Кондрашкин с соавт., 1970). В целом по области её следует считать обычным видом, особенно на юге области. При этом она обычна в Джангалинском и Джамбейтинском районах, редка в Урдинском, Чапаевском, Фурмановском, Тайпакском районах. Распространение см. рис. 36.

Питается в основном незимоспящими грызунами, проникая в их норы. Предпочитает полёвок (степных пеструшек, серых полёвок). Зимой и осенью кормится в основном днём, весной и летом – в тёмное время суток. Активна круглый год. Гнёзда устраивает в норах жертв, в старых ометах сена, под развалинами строений. В выводке 4–8 детёнышей. Малый размер выводка компенсируется полиэстральностью – самка может приносить до трёх помётов в год. Ведёт одиночный образ жизни. В годы депрессий численности жертв падает и численность ласки (Млекопитающие Казахстана, 1982).

В Киргизии плотность ласок довольно высока – до 2.1 экз. на 10 кв. км, хотя в среднем составляет менее 0.25. Отмечено, что там, где много горностая, обычно мало ласки, и наоборот. Оба эти вида в Киргизии преследуются каменной куницей. В местах обилия этого вида нет ни горностая, ни ласки. В Киргизии ласка, где можно, ловит грызунов размером с крысу, тушканчиков и даже зайчат. В Прибалхашье живёт возле колоний большой песчанки, ими и питается. В годы обилия грызунов делает запасы трупов до 450 экз. одновременно. Молодых приносит с апреля по июнь. Выводок состоит из 4–9 детёнышей (Яну-

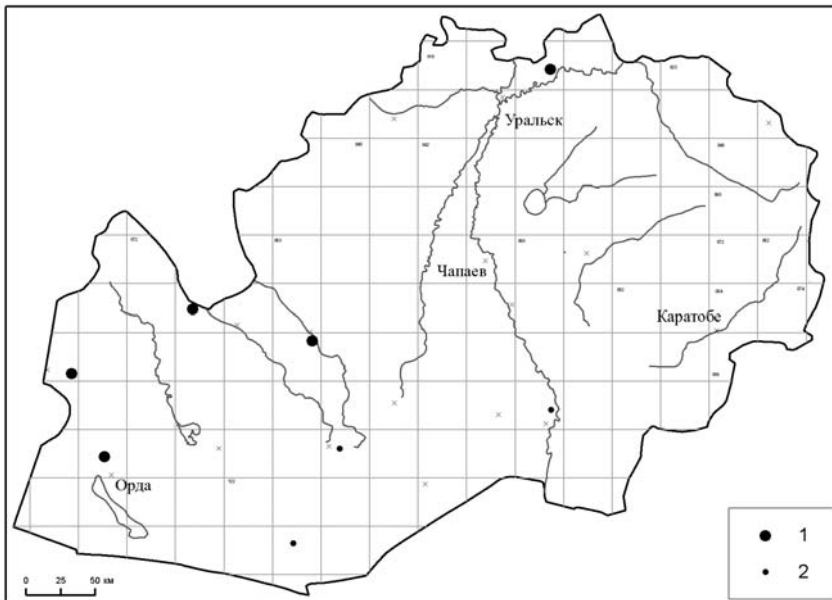


Рис. 36. Места обнаружения ласки: 1 – литературные данные; 2 – данные УПЧС

шевич с соавт., 1972). В Западно-Казахстанской области отловлена 1 беременная самка с 3 эмбрионами.

Пушной зверёк, может участвовать в циркуляции возбудителей бешенства, чумы (Берденов с соавт., 2011).

2.3.3.9. Горностай

Широко распространённый хищник, населяющий околотовдные биотопы. Питается грызунами. Южная граница вида идёт от дельты Эмбы до северного берега Аральского моря (Млекопитающие Казахстана, 1982). В Оренбургской обл. горностай был обыкновенным видом в конце XIX в. и до 80-х гг. XX в., после чего произошло резкое сокращение численности (примерно в 40 раз) – скорее всего, из-за снижения численности водяной полёвки. В настоящее время изредка встречается по поймам рек Волго-Уральского междуречья (Руди, 2008). Отмечен А. В. Беляченко (2005) в пойме р. Ирғиз Саратовской области, С. А. Шиловой и В. В. Нероновым (2010) – в Дьяковском лесу. Малочислен; в Саратовском Заволжье чаще всего встречается в окрестностях г. Новоузенска и по долине р. М. Узень. (Шляхтин с соавт., 2009).

В Западно-Казахстанской области находится южная часть ареала вида (фото 36). Встречается повсеместно (рис. 35). Б. А. Кузнецов (1948) отмечает горностая для Волго-Уральских, а также Приерусланских песков Саратовской области, у Новой Казанки, по рр. Илек, Чингирлау, в песках Бийрюк. Есть сведения о находках горностая в Урде (Ралль, 1935), по обоим берегам р. Урал южнее г. Уральска – по протокам Чаган, у сёл Колесово, Барановка, Прорвинок, на левом берегу – по берегу озера Лопушистое, у старицы Ерёмкина (Кондрашкин с соавт., 1970). В 1989 г. следы пребывания горностая наблюдали в долине р. Хара на Эльтоне (Волгоградская обл.), а также в железнодорожных полосах и лесонасаждениях стационара Джаныбек (Линдеман с соавт., 2005). Вид был довольно обычен в пойменных тростниках по р. Еруслан, по оврагам и балкам в Саратовской области (Строганова, 1954).

В целом горностай немногочислен, но более обычен в пойменных биотопах, где приурочен к кустарниковым и тростниковым зарослям. Зоологи УПЧС в Западно-Казахстанской обл. в 50-х гг. XX в. ежегодно ловили до 5 экземпляров этого зверька, а с 1948 по 1952 гг. в области было заготовлено свыше 230 шкурок этого зверька (Демяшев, 1964). Горностай – редкий зверёк в северных районах области, а также в Джамбейтинском районе. Очень редок в Джангалинском районе, не выявлен отловами зоологов ПЧС в Чапаевском, Фурмановском, Тайпакском, Урдинском районах. Для динамики численности характерны колебания, связанные с периодическими колебаниями водности степных озёр. Годами (через 20–25 лет) уровень воды резко падает, происходит массовая гибель водяных полёвок, рыбы. Это приводит к снижению численности хищника. А. Н. Формозов (1987) считает горностая важнейшим компонентом приозёрных биоценозов, где он питается водяной крысой, мелкими полёвками. Активен большей частью днём. Гнёзда устраивает под кучами хвороста, в норах грызунов, в дуплах, выстилает гнёзда шерстью грызунов и перьями птиц. Размер выводка в Казахстане 7–8. В периоды пиков численности водяной полёвки возрастает и численность горностая. В Киргизии горностай питается молодыми сурками, сусликами, водяными полёвками, мелкими грызунами, предпочитая водяных полёвок, также не пренебрегает рыбой, ест рептилий, растительную пищу (зелень и семена). Беременность длится от 6 недель до 9–10 месяцев, молодые рождаются весной. Половозрелыми самки становятся в возрасте 2–3 месяцев. Детёнышей 2–18, в среднем 6 (Янушевич с соавт., 1972).

Ценный пушной вид. Может участвовать в циркуляции бешенства, чумы.

2.3.3.10. Лесной хорь

Охотники единично отмечают этого хоря среди шкур степных хорей. Достоверно известен из пос. Палласовка, Кайсацкое (Волгоградская обл. возле границы с Западным Казахстаном). Вероятно, вид постепенно проникает на юг по железнодорожным

лесным полосам (Линдеман с соавт., 2005). В XIX в. в Саратовской обл. был обычен к северу от Б. Иргиза, сейчас на юге Саратовского Заволжья не встречается (Шляхтин с соавт., 2009).

2.3.3.11. Степной хорь

Степной хорь – один из наиболее многочисленных и широко распространённых хищников в степной, полупустынной и пустынной зонах Казахстана. Западно-Казахстанская область лежит в центральной части ареала вида. Распространён в области повсеместно (рис. 37). Б. А. Кузнецов (1948) приводит данные о встречах хоря в окр. Уральска, в Теректинском, Чапаевском, Казталовском (между двух Узеней) районах, в Волго-Уральских песках, Урде, Джамбейтинском и Каратобинском районах. К. С. Ходашова (1960) считает степного хоря самым обычным представителем фауны куньих в полупустынях Заволжья. В лесные насаждения и в посёлки не заходит. В 1951 г. было заготовлено на западе области: в Фурмановском р-не – 7; в Казталовском – 12; в Джаныбекском – 31 шкурка степного хоря на 100 кв.км. В Джаныбекском районе хорьки наиболее многочисленны на водораздельной равнине между реками Волга и Горькая. Степной хорь чаще встречается там, где находятся плотные поселения сусликов. Зимой вскрывает зимовочные норы сусликов, чуя их через 10–15 см слой земли в вертикальном ходе. М. П. Демяшев (1964) сообщает, что в 50-х гг. XX в. в области ежегодно заготавливали более 6000 шкурок этого зверька. Его отмечают для Урды Ю. М. Ралль (1935), для сёл Иртек, Январцево, Гнилое по правому берегу р. Урал и по Илеку, возле села Бутурлин – Г. А. Кондрашкин с соавт. (1970). В Саратовском Заволжье хорь редок, Известен также для Дьяковского леса (юг Саратовской области, Шилова, Неронов, 2010), по Большому Узеню и его притокам, в Пугачёвском районе, в Приерусланских песках (Беляченко, 2005).

В полупустыне плотность его населения максимальна и составляет в изучаемой нами области около 20 экз./1000 га. Запас вида в 80-х гг. XX в. в Западно-Казахстанской обла-

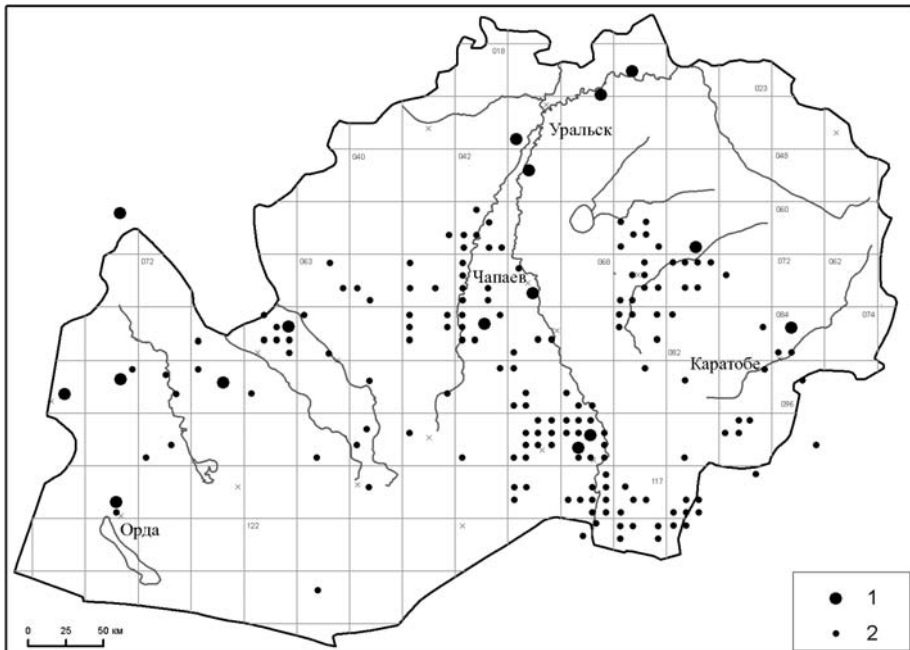


Рис. 37. Места обнаружения степного хоря: 1 – литературные данные; 2 – данные УПЧС

сти оценивался в 80–90 тыс. особей. Поселения малого суслика занимают здесь около 4 млн га, что создаёт хорьку исключительно богатую кормовую базу (Кыдырбаев, 1988). В 50-х гг. XX в. между Волгой и Горькой (Джаныбекский р-н) было много солонцов и поселений малого суслика, там в 1951 г. на 100 кв. км отмечен 31 хорь, в других участках в Казталовском и Фурмановском районах – 12–7 экз./100 кв. км. Максимальная численность хоря на западе изучаемой области наблюдалась в конце 60-х – начале 70-х гг. С середины 70-х гг. отмечено снижение численности (зимние учёты по количеству раскопанных суслиных нор, Линдеман с соавт., 2005). В начале 80-х гг. на территории Джаныбекского стационара отмечали 2–9 раскопанных норы на га (Магомедов, 1995). В дальнейшем численность упала ещё больше, скорее всего из-за частых образований ледяных корок в связи с потеплением зим.

Хорь предпочитает открытые местообитания. Активность дневная (охота на сусликов) и ночная (добыча мышевидных грызунов). Роет норы с длиной ходов до 7 м, глубиной 130 см, гнездовой камерой в 30 см диаметром. Иногда имеются дополнительная камера и камера – уборная.

А. Н. Формозов (1987) и многие другие авторы отмечают тесную связь распространения степного хоря с малым сусликом. Зимой хорь, кроме раскопки нор суслика, питается водяной полёвкой, степной пеструшкой и другими незимоспящими грызунами. К. С. Ходашова (1960) для запада изучаемой области оценивала численность хоря в 46 экз./га, подчёркивая, что хорь селится только в местах высокого обилия малого суслика, где плотность нор жертвы составляет 137–147 на га. Уничтожив около 20% сусликов, хори переселяются в другие места. В Нижнем Поволжье малые суслики составляют 70% рациона хоря, за лето хищник уничтожает до 50 сусликов. В Валуйках зимой 1952 г. степной хорь питался в основном мышевидными – лесными мышами, обыкновенными полёвками (Строганова, 1954); в Западно-Казахстанской обл. в сентябре-октябре 1984 г. 36.8% в питании хоря составляли суслики, 18.4% – серые полёвки, примерно по 13% – мыши и рептилии (как ящерицы, так и змеи). Остатки насекомых и растений были относительно редки: 15 и 7.8% встреч (Кыдырбаев, 1988).

В других случаях (Западно-Казахстанская, Актюбинская области) суслики составляли 100% содержимого желудков хорей (Млекопитающие Казахстана, 1982). В местах обитания сурков, пищух, тушканчиков хорь поедает и этих животных; небольшую часть рациона составляют мелкие птицы, ящерицы, насекомые. В Киргизии мелкие грызуны встречаются в 89.3% желудков степного хоря, ондатра – в 17.9%, птицы – в 12.5%. Падаль, пресмыкающиеся, насекомые, растения являются второстепенным кормом и встречаются не более чем в 7.1% желудков. В зависимости от местообитания может питаться сусликами, песчанками, тушканчиками, ондатрой, сурками, мышевидными грызунами. Зимой питается главным образом мышевидными (Янушевич с соавт., 1972).

В год обычно даёт один выводок, второй выводок бывает крайне редко. Беременность длится 40–43 дня. Беременные самки встречаются в мае и июле. В выводке 3–6, до 18 детёнышей. На западе Казахстана степные хорьки высоко плодовиты, в помёте отмечается в среднем 10.5 (4–19) эмбрионов ($n=24$, по Кыдырбаеву, 1988); М. П. Демяшев (1964) для тех же мест приводит цифру в 8.75 (от 4 до 14). Зоологи ПЧС отловили трёх беременных самок с 5, 19 и 11 (в среднм 11.6) эмбрионами. В Киргизии размер выводка меньше, составляет в среднем 8.6 (Янушевич с соавт., 1972). Численность хоря колеблется в несколько десятков раз в связи с колебаниями численности жертв, интенсивностью промысла, эпизоотиями.

Пушной вид. Может участвовать в циркуляции возбудителей бешенства, чумы.

2.3.3.12. Европейская норка

Очень редкий, исчезающий вид. В Западно-Казахстанской области проходит юго-восточная граница ареала этого вида. Обитатель прибрежной полосы водоёмов. А. Н. Формозов (1987) отмечает, что в лесах вдоль р. Урал и по его северным притокам обитает много

европейских форм (рыжая полёвка, выхухоль, лесная куница и др.). С ними связана и европейская норка (рис. 38). Зверёк обитал в Западно-Казахстанской области в 30-х годах XX в. по р. Рубежка (правый приток р. Урал), но с 1938 г. этих норок здесь не отмечают (Лобачёв, Есжанов, 2002). Правда, Б. А. Кузнецов (1948) сообщает о находках вида по среднему течению р. Урал, рекам Чингирлау, Илек, в Приуральном и Илекском районах, не южнее Уральска. В 50-х гг. XX в. вид был отмечен только на крайнем севере области. М. П. Демяшев (1964) цитирует данные Д. М. Штейнберга (1954) о встречах её у сёл Январцево Приурального района. А. В. Афанасьев с соавт. (1953) сообщает о наличии вида в пойменных лесах реки Урал и по низовьям впадающих в него рек на севере области. А. А. Слудский (цит. по Афанасьеву, 1960) считает, что европейская норка идёт на юг по р. Урал до острова Елтишевского и по р. Илек. Красная Книга Республики Казахстан отмечает её обитание по левому берегу р. Урал до середины XX в.. Со второй половины XX в. в области не отмечена.

В Оренбургской области в прошлом встречалась повсеместно, но к началу XX в. стала крайне редкой, и теперь единично встречается по рекам Урал, Сакмара, Сок. Американская норка, расселяясь, активно уничтожает европейскую норку. Численность снижается также из-за загрязнения, обмеления, обеднения рыбой малых рек, браконьерства (Руди, 2008).

В 50-х гг. XX в. зверь встречался также и по пойме Волги от Саратовской области до дельты (Строганова, 1954). Единично эта норка регистрировалась автором в те годы в Николаевском, Быковском районах Саратовской области, по р. Еруслан, в д. Валуйки, Беляевка. В 60-х гг. XX в. её стала вытеснять вселившаяся американская норка; уже в 70-х гг. европейская норка исчезла из ряда мест в Саратовской обл. (Шляхтин с соавт., 2009). Тем не менее, А. О. Филипьев, А. В. Беляченко (2005) наблюдали и в начале XXI в. отдельные поселения европейской норки в пойме р. Медведицы в Лысогорском р-не Саратовской области. Наиболее привлекательны для европейской норки захламлённые берега в лесистой местности. Нуждается в биотопах, где есть реки с незамерзающими участками. Эврифаг с широким спектром питания. В основном питается мышевидными грызунами,

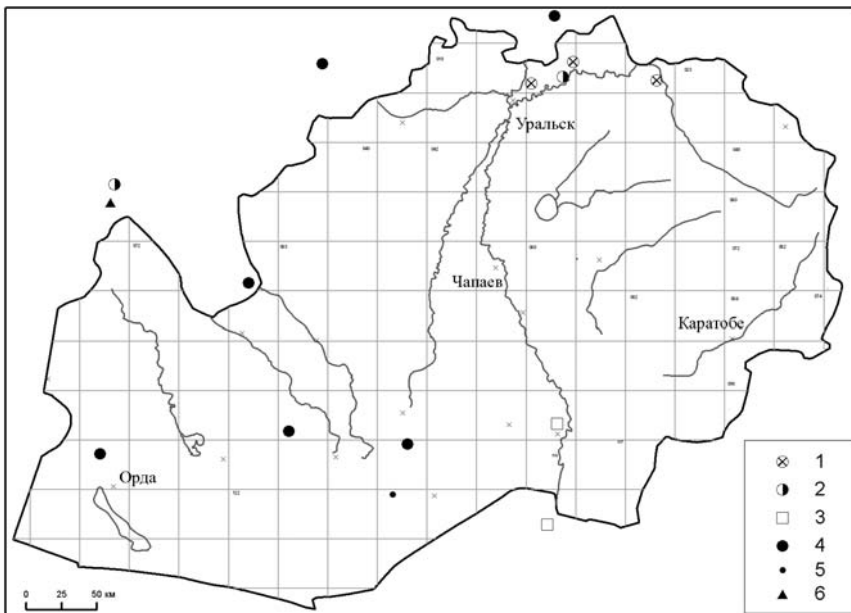


Рис. 38. Места обнаружения норок, перевязки, кошачьих: 1 – норка европейская, литературные данные; 2 – норка американская, литературные данные; 3 – перевязка, данные УПЧС; 4 – степная кошка, литературные данные; 5 – степная кошка, данные УПЧС; 6 – рысь, литературные данные

водяными полёвками, рыбой, земноводными и пресмыкающимися, раками, растительной пищей. Может устраивать запасы. Норы находятся недалеко от воды, с подводным входом. Охотится чаще ночью и на зорях, предпочитает пасмурную сырую погоду. Зимой активность снижена. В выводке обычно 3–7, редко 10 молодых. Находится в конкурентных отношениях с выдрой и американской норкой. Последняя обычно вытесняет европейскую норку из кормных местообитаний (Млекопитающие Казахстана, 1982).

Редкий пушной зверь, занесённый в Красные книги России и Казахстана.

2.3.3.13. Американская норка

Акклиматизирована в СССР в 50-х гг. XX столетия. А. О. Филипьев и А. В. Беляченко (2005) наблюдали американскую норку в пойме р. Медведицы в Лысогорском р-не, а С. А. Шилова и В. В. Неронов (2010) – в Дьяковском лесу в Краснокутском р-не Саратовской области. В той же области американская норка обитает по М. и Б. Ирғизам, М. и Б. Узеням, Еруслану. Там она редка, приурочена к небольшим участкам леса и зарослям кустарников (Шляхтин с соавт., 2009). По данным В. Л. Динец и Е. В. Ротшильда (1996) ареал этого вида вплотную подходит к границам Западно-Казахстанской области с севера и запада. Ю. С. Лобачёв, Б. Есжанов (2002) с 1984 г. неоднократно регистрировали следы норок на правых и левых притоках р. Урал выше с. Доронькино. Авторы предполагают, что это, скорее всего, американская норка, вселившаяся из соседней Оренбургской области, где её достаточно много (рис. 38).

Живёт в поймах рек, по берегам озёр, в лесо-кустарниковых биотопах. Хорошо плавает и ныряет. Активна главным образом ночью. Убежища устраивает в дуплах упавших деревьев, под корнями, в старых пнях и валежнике, иногда занимает брошенные норы барсука или ондатры. Более рыбадна, чем европейская норка. Питается также грызунами и землеройками. Нередко ест лягушек. Зимой в питании преобладает рыба, летом – мелкие грызуны. Охотится вечером и ночью. В выводке в среднем 4.8 детёнышей (Млекопитающие Казахстана, 1982). В Киргизии этот хищник ест лесных мышей, туркестанских крыс, обыкновенных полёвок, сонь, землероек (92% в питании), а также насекомых (11.4% желудков), рыбу (5.2%), птицу, реже – ягоды и плоды (3.6%), моллюсков и земноводных (0.7–0.9%). Гон происходит в феврале, молодые рождаются в конце апреля – мае, реже в июне. В выводке 2–6, чаще 3–4 молодых (Янушевич с соавт., 1972). Пушной вид.

2.3.3.14. Перевязка

Обитает в степях и полупустынях с редкими кустарниками, иногда встречается в строениях человека. В Западно-Казахстанской области проходит северная граница ареала вида (рис. 38). Г. С. Карелин (1875, цит. по Виноградову, 1952) считал, что перевязки нет в Оренбургском крае (куда входили и современные Западно-Казахстанская и Гурьевская [Атырауская] области), и отвергал противоположные указания Э. А. Эверсманна. Однако И. М. Громов и Н. М. Парфёнова (1950) обнаружили кости перевязки в погадках филина у оз. Индер. Вид в области не добывался (Демяшев, 1964) до 2001 г., когда в окрестностях с. Калмыково зоологами ПЧО был добыт 1 экземпляр. Согласно Красной Книге Республики Казахстан (2010) вид обитал, но теперь исчез из Волго-Уральского междуречья, но продолжает обитать как редкий вид в зауральной части области.

В XIX в. была отмечена в Оренбургской области Э. А. Эверсманном (1850). По данным охотоведов, в настоящее время как редкий вид, занесённый в Красную книгу области, перевязка обитает на юге и юго-западе (Руди, 2008). Б. А. Кузнецов (1948) отмечает находки перевязки у пос. Чёрный Яр и Енотаевка на Волге (Астраханская обл.). Ежегодно в 50-х гг. XX в. останки перевязки регистрировались в погадках хищных птиц возле г. Богдо (Волгоградская обл.), по несколько штук в год заготавливали охотники с. Старая Полтавка (Строганова, 1954). Н. И. Ларина с соавт. (1968) отмечали перевязку в междуречье Узней в пределах Саратовской области, но в последние годы зверёк здесь не регистрируется

(Беляченко, 2005); В 1988 г. 1 экз. добыт у пос. Дергачи (51°15' с.ш. и 48°45' в.д.), 1 экз. – в Александрово-Гайском районе (Шляхтин с соавт., 2009). Охотится в вечерние и утренние часы. Питается сусликами, песчанками, мышевидными грызунами, ловит молодых зайчат, ящериц и птиц. Гон происходит, видимо, в августе – сентябре. В беременности обычно есть латентная стадия, длительность беременности не менее 5 месяцев. В местах, где нет латентной беременности, она длится 2 месяца. В Казахстане размер выводка составляет 4,3 (3–8) (Млекопитающие Казахстана, 1982), а в Киргизии – 4–6 молодых (Янушевич с соавт., 1972).

2.3.3.15. Барсук

Широко распространённый вид, обычен в степях и на других открытых пространствах, по оврагам недалеко от водоёмов.

Западно-Казахстанская область расположена в центральной части ареала вида (рис. 39), здесь он распространён повсеместно. В 1944–1950-х гг. на территории области ежегодно добывали свыше 800 шкур барсука (Демяшев, 1964). Б. А. Кузнецов (1948) указывает на присутствие барсука в Волго-Уральских песках, возле Урды, а также возле г. Илека. В. А. Фоканов (1952, 1954) добывал барсука у сёл Январцево, Петрово, Харькин. Ю. М. Ралль (1935) отмечает присутствие зверя у посёлка Урда, а В. И. Маштаков – в окрестностях пункта Кара-Бау на севере Гурьевской области. Барсук чаще встречается по сухим тростникам возле водоёмов. В Саратовском Заволжье барсук редок. Здесь обитает подвид – песчаный барсук *M. meles agnagi*. Городки барсуков бывают здесь приурочены к курганам ямной и сарматской культур. Зверь успешно осваивает населённые пункты, обитает в садах, лесопарках, на огородах и дачных участках. В последние годы наблюдается рост численности барсука (Шляхтин с соавт., 2009). В степях сопредельной Оренбургской области (Руди, 2008) барсук – малочисленный, исчезающий вид, численность его особенно сократилась за последние 30 лет.

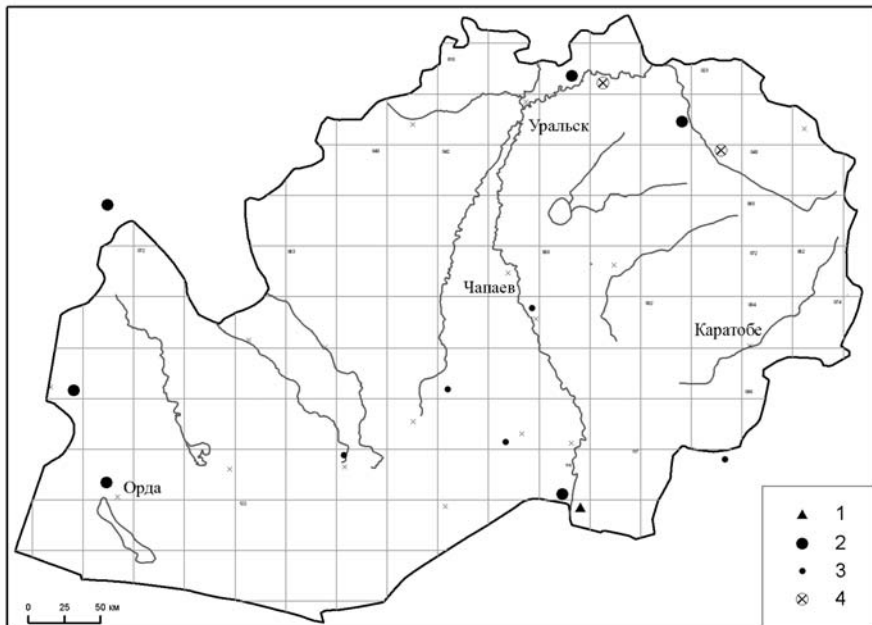


Рис. 39. Места обнаружения: 1 – каспийского тюленя, литературные данные; 2 – барсука, литературные данные; 3 – то же, данные УПЧС; 4 – речной выдры, литературные данные

Обычен по берегам озёр Сор-Куль и Булухта. На оз. Эльтон (Волгоградская обл.) барсук был редок в 60–70-х гг. XX в. В 1974 г. по берегу р. Ланцуг в той же области были обнаружены крупные многолетние городки. В 1980 г. в низовьях р. Хара выпустили 3 самцов и 5 самок, отловленных в Казахстане. К 90-м гг. барсуки заселили городки вдоль окрестных рек, впадающих в Эльтон. С середины 90-х гг. численность барсуков упала, но с 2000 г. снова начала расти. Сейчас по северному берегу оз. Эльтон отмечено не менее 12 жилых поселений (Линдеман с соавт., 2005).

Роет сложные норы, глубокие и длинные, иногда образующие «городки» – комплекс нор с тропами к местам водоемов и кормёжки. Норы распространяются по берегам водоёмов, на обрывах, в тростниках и в лесу. Всеяден, питается насекомыми, грызунами, ягодами, моллюсками. В Казахстане млекопитающие составляют в остатках пищи 60%, пресмыкающиеся – 8.5%, земноводные – 7.5%, насекомые – 68.3%, жуки – 51.4%, моллюски – 14.9%, растительные корма – 33.6% (ягоды ежевики, малины). Барсук – ночной хищник, для него характерен зимний сон, который длится с середины ноября до начала марта и может прерываться выходами из норы в периоды потеплений. В Киргизии впадает в зимний сон позже, в декабре – январе. Выход из сна приходится на февраль – март. Вес подкожного жира осенью может составлять почти 5 кг. Половая зрелость наступает в возрасте 3 лет. Беременность длится около года, в помёте отмечено 2–5 молодых, в Казахстане – 2.6 (Млекопитающие Казахстана, 1982; Янушевич с соавт., 1972). Распашка целины ведёт к сокращению численности барсука (Млекопитающие Казахстана, 1982).

Может участвовать в циркуляции возбудителей бешенства и трихинеллёзов (Захаров с соавт., 2001), возможно, также и чумы.

2.3.3.16. Речная выдра

Довольно крупное животное, обитающее по берегам больших водоёмов. В Западно-Казахстанской области проходит южная граница ареала вида (рис. 39). А. В. Афанасьев с соавт. (1953) указывают, что в XIX в. выдра обитала в пойме р. Урал в пределах Казахстана. Б. А. Кузнецов (1948) считает, что ранее выдра обитала также по р. Илек и встречалась в низовьях Урала, но в его время зверя там уже не было. Б. С. Виноградов (1952) подтверждает, что ранее выдра была нередка как по берегам р. Урал, так и северного Каспия, но в 1933–1950 гг. её в Гурьевской области уже не добывали. П. В. Дебело, В. Л. Шевченко (1992) указывают выдру как обитателя поймы р. Урал и в настоящее время, но конкретных дат и мест находок они не приводят. Согласно Красной Книге Республики Казахстан (2010), выдра в Западно-Казахстане в настоящее время отсутствует.

Речная выдра встречается по берегам рек в лесистых районах Оренбургской области. Там с 1983 по 1992 гг. отмечено падение её численности в 30 раз из-за промысла и сокращения площади лесов. Сейчас единично обитает по поймам рек Урал, Сакмара, Сок, Ток (Руди, 2008). В Саратовской обл. в 50-х гг. XX в. выдра встречалась в пойме р. Волга (Строганова, 1954); в Заволжье в 2004–2006 гг. она ещё обитала на р. Камелик (Шляхтин с соавт., 2009).

Прекрасно плавает и ныряет. Питается рыбой, околотовдными зверьками и птицами, поедает водных беспозвоночных. На Волге летом 88% рациона составляет мелкая рыба, млекопитающие – 0.8%, птицы – 2%, водяные ужи – 2.6%, насекомые – 2.5%, лягушки – 0.1%. Растительная пища встречается в 0.9% случаев. Местами часто поедает личинок ручейников. В помёте 2–5 детёнышей. Из-за низкой плодовитости сильно страдает от промысла (Млекопитающие Казахстана, 1982).

Пушной зверь.

2.3.3.17. Бурый медведь

По Западно-Казахстанской области проходит южная граница ареала медведя. В настоящее время он здесь уже не встречается, однако С. В. Кириков (1959) приводит данные о

находках медведя на правом (северном) берегу р. Урал в области его широтного течения недалеко от г. Уральска в XVIII в. и восточнее г. Уральска, уже в пределах соседней Оренбургской области – в XIX в. В этой области зверь почти столетие не наблюдался, а после 1970 г. отмечены заходы его из Башкирии и единичные находки на юге недалеко от р. Урал по границе с Актюбинской областью Казахстана. В тех местах его обычную пищу составляли суслики и степные мышухи (Руди, 2008).

2.3.3.18. Степная кошка

Обитает в степях и других открытых пространствах по кустарниковым зарослям на холмах, в тростниках и кустарниках по берегам водоёмов.

В Западно-Казахстанской области находится северная окраина ареала вида (рис. 38). Ряд авторов указывает на присутствие этой кошки в Джангалинском районе (Кузнецов, 1948; Афанасьев с соавт., 1953), а Б. С. Виноградов (1952) приводит данные о заготовках её шкур на Нижнем Урале в Гурьевской области. По непроверенным данным, на севере Волго-Уральских песков степная кошка встречалась в 20–30-х гг. XX в., но позже к западу от р. Урал долгое время её не видели (Слудский, 1973). С начала 50-х до 70-х гг. её добывали на оз. Шала-Купа близ Урды, в 55 км к юго-востоку от оз. Эльтон. Зимой в 1964–1975 гг. единично она встречалась между Новой Казанкой и Арал-Сором. Местные жители встречали степную кошку в конце 80-х гг. под Урдой. В 1981–1986 гг. её регулярно встречали на севере Волго-Уральских песков (Шевченко, из отчётов за 1996–1997 гг.). Весной 1999 г. зоологи ПЧС наблюдали степную кошку в пункте Кзыл-Капкан на востоке Джангалинского района. В. Н. Руди (2008) отмечает единичные находки диких кошек, скорее всего, степных, по р. Кадыгайты в песках Оренбургской области.

В Саратовской области степная кошка впервые была отмечена в середине 80-х гг. XX в. Считается, что в настоящее время (2010-е гг.) кошка расселилась к северу и встречается везде в пустынных, сухих и типичных степях Саратовского Заволжья – по Сыртовой равнине на запад до Волги. За 1984–2004 гг. здесь было добыто 10 степных кошек (Опарин с соавт., 2002). Расселение степной кошки на север лимитируется многоснежными зимами. В 2006–2009 гг. отмечена в Озинском, Александрово-Гайском, Краснокутском, Дергачёвском, Иванеевском районах (Шляхтин с соавт., 2009).

Всегда обитает возле водоёмов, не удаляясь от них обычно далее 1 км. Охотится в тростниках и кустарниках, может нападать на птиц с деревьев и кустов. Весной и летом активна ночью, осенью и зимой – днём. Питается мышевидными грызунами, чаще полёвками, реже птицами. На р. Или в питании основное место занимали зайцы толай, ондатра, песчанки и птицы. Логова устраивает в тростниках. Норы (иногда перестроенные из нор барсука) имеют один вход и одно гнездо; гнезда могут устраиваться и в дуплах. Половозрелость наступает в возрасте 21–22 месяца. Беременность длится 62 дня, в помёте 3–5, до 10 молодых. Возле посёлков встречаются гибриды с домашней кошкой (Млекопитающие Казахстана, 1982; Янушевич с соавт., 1972).

Пушной зверь. Может участвовать в циркуляции вируса бешенства.

2.3.3.19. Гепард

Б. А. Кузнецов (1948) приводит данные, по его мнению, сомнительные, от Н. А. Северцова (1858) о шкуре гепарда из окрестностей Уральска. Других сведений о виде в области и на сопредельных территориях нет. В конце XVIII – начале XIX в. на восточном берегу Каспийского моря и в Северном Приаралье гепард был нередок, к середине XIX в. и там это уже редкий зверь. Сейчас этот вид, занесённый в Красную Книгу Республики Казахстан (2010), в районе работ не обитает.

2.3.3.20. Манул

Во времена П. С. Палласа, И. А. Двигубского (1811–1820 г.г.) и Л. П. Сабанеева (1870-е гг.) манул в Актюбинской обл. доходил до Мугоджар, но в XX в. его ареал сократился. В 1948 г. зверь был обнаружен в среднем течении р. Эмбы. В Челкарском и Иргизском районах Актюбинской обл. к 70-м гг. XX в. был очень редок (Слудский, 1973). А. Н. Формозов (1987) отмечает, что очень редко манул встречается в Волго-Уральских песках. Красная Книга Республики Казахстан (2010) проводит северную границу распространения этого кота южнее берегов Эмбы, т.е. сейчас в изучаемой области он не обитает. То же подтверждает и специальное исследование ареала вида, проведённое А. Н. Барашковой (2011). Не исключено, что он вообще исчез с территории Республики Казахстан (Красная Книга РК).

Пушной зверь, может участвовать в циркуляции вируса бешенства.

2.3.3.21. Камышовый кот

На территории работ не отмечен, ближайшее нахождение – у ст. Досанг Астраханской области в 65 км к северу от Астрахани (Кузнецов, 1948).

2.3.3.22. Рысь

Крупная лесная кошка. По Западно-Казахстанской области проходит южная граница ареала вида. П. В. Дебело, В. Л. Шевченко (1992) указывают на недавнее появление зверя в лесах по долине р. Урал, не приводя конкретных местонахождений. В 1999 г. следы крупной кошки были обнаружены в районе Красной Школы напротив с. Дарьинское (рис. 38). А. С. Строганова (1954) сообщает о поимке 1 экз. рыси в пойменном лесу левобережья Волги у пос. Быково Саратовской области. В 80-х гг. XX в. в связи с увеличением гумидности климата рысь стала расселяться к югу в Саратовской области (Кондратенков, Опарин, 2005; Опарин с соавт. 2006). Ближайшие к Западно-Казахстанской области находки этого зверя относятся к окрестностям с. Таловка Краснокутского р-на (добыт 1 экз. в 2002 г.) и с. Малая Быковка Балаковского р-на Саратовской области. Следы рыси также найдены зимой в Дьяковском лесу в 1992 и 2003 гг. и в 2004/2005 гг. (Шилова, Неронов, 2010). В этой области в 2007–2009 гг. обитало 30–50 экз. рыси. Численность рыси зависит от обилия кормовых объектов – косуль и зайцев (Шляхтин с соавт., 2009). Активна в ночное время. За сутки может проходить до 15 км. Питается лесной дичью, белками, зайцами, реже копытными. Беременность длится 67–74 дня, в выводке 2–5 котят (Янушевич с соавт., 1972).

Пушной зверь. Может участвовать в циркуляции вируса бешенства.

Данные о питании хищных и их связях с жертвами см. отдельную главу в ч. 2.

2.3.4. Отряд Ластоногие

2.3.4.1. Каспийский тюлень

Встречен 27 апреля 1970 г. и 18 июля 1972 г. в трёх километрах к северу от посёлка Харьков (рис. 39) на правом берегу р. Урал (Джубанов, Джубанова, 1973). Зверь лежал на обрыве и грелся на солнце. По-видимому, приплыл из Каспийского моря вслед за большими косяками каспийской сельди и жереха. В реке недалеко от места нахождения тюленя как раз наблюдалось большое скопление рыбы.

2.3.5. Отряд Парнокопытные

2.3.5.1. Кабан

Западно-Казахстанская область расположена в центральной части ареала. Этот вид встречается повсеместно (фото 37). Обитает в тростниковых зарослях по берегам водоёмов и в лесах. Многочислен на Камыш-Самарских озёрах (Демяшев, 1964). С. В. Кириков (1959) пишет, что за последние 2–3 столетия область распространения кабана в степной зоне и лесостепи сильно сократилась из-за уменьшения плавней, тростниковых и камышовых крепей по берегам рек и озёр. П. С. Паллас (1773–1788, по Строгановой, 1954) считал, что кабан обитает в пойме р. Волги, на север доходит до Камышина. Во второй половине XIX столетия этот вид исчез с территории Волго-Уральского междуречья, сохранившись лишь на прилежащих к Каспийскому морю территориях. До Камышина вдоль Волги доходили лишь единичные экземпляры. Л. Г. Динесман (1960) предполагает, что это случилось из-за уничтожения тростниковых зарослей, т.к. местные жители стали использовать их для зимовки скота. Кабан снова появился в междуречье в 20–30-х гг. XX в., а в начале 50-х гг. уже стал обычным видом в прибрежных биотопах. В. С. Залетаев (цит. по Строгановой, 1954) встречал кабана в пойме Волги у г. Вольска. В 1949–50 гг. встречался у д. Валуйки, по р. Торгун Палласовского района Саратовской области, по р. Горькой. Водится в Дьяковском лесу (Шилова, Неронов, 2010). Проникает из Казахстана по рекам Б. и М. Узень. В 2007–2009 гг. в Саратовской обл. обитало 4–10 тыс. голов, численность кабана нарастает (Шляхтин с соавт., 2009).

В зиму 1936/1937 гг. кабаны были отмечены на р. Большой Узень в 12 км от пос. Фурманово охотником В. Г. Полоротовым, вновь выявлены были только в 1945 году, а с 1951 г. стали обычными. В Джангалинском р-не, по словам охотника Н. Жубатова, его наблюдали в 1931 году; в январе 1940 г. отмечен табунок из 2 самок и нескольких молодых возле пос. Новая Казанка. В 1948 г. охотинспектор Калязин путём опросов охотников установил, что на Камыш-Самарских озёрах в 1943–1948 гг. было 5 табунов кабана. В 1951–1953 гг. охотник Ташкенов там же на автомобиле убил 70 кабанов. Позже пожары тростников, усыхание озёр, охота привели к тому, что кабаны ушли к северу на разливы Узеней и Кушума до Пятимара. В 1954 г. численность кабана на Камыш-Самарских озёрах резко упала. В Чапаевском р-не, по данным охотника Н. П. Проломова, впервые отмечен у пос. Мергеневский в 1944 г. В 1948 г. их там уже было много (охотник встретил три табуна по 19, 21 и 32 экз.). Численность быстро возростала до 1954 г. по всему району, кабаны начали вредить посевам.

В Тайпакском р-не 1950 г. южнее Калмыкова были найдены следы 5 кабанов (Верещагин, Громов, 1952). Охотники А. С. Подгорнов, Т. А. Торопова наблюдали кабанов в районе сёл Красные Яры, Крутлый, Антонов. В б. Каменском районе на Чижинских разливах в октябре 1948 г. охотник К. Жубангалиев отметил следы 6 кабанов. Они там наблюдались также в 1949, 1951–1952 гг.; в 1952–1953 гг. отмечена высокая численность кабанов на разливах, в частности, у пос. Чижа. Известны кабаны были и в Зелёновском р-не напротив с. Кушум (50 км от Уральска), а также по долине р. Урал в Бурлинском р-не (с. Успенковка), по р. Буддурды возле пос. Жетькуль (Джамбейтинский р-н). В 1951 г. кабаны были обычны и в Чингирлауском р-не по р. Чингирлау и по берегам степных озёр.

В Урдинском районе, по данным зоолога УПЧС Гунько во влажные годы кабан был нередок в окрестностях Урды и у т. Бордун в тростниках у водоёмов и в песках. В 1953 г. кабанов наблюдали на среднем течении р. Горькая и у оз. Арал-Сор. За 10 лет (конец 40-х – 50-е гг. XX в.) кабаны заселили пойму р. Урал от Гурьева на 460 км к северу по прямой, Камыш-Самарские озёра, Чижинские разливы. Ареал кабана в области был восстановлен. В. А. Фоканов (1954) также отмечает присутствие кабана в пойме р. Урал от Уральска до Харькина (рис. 40). Этому способствовал запрет охоты. Тогда же, по данным зоолога Аральской ПЧС М. Н. Шилова, кабан встречался в тростниках по среднему течению Эмбы

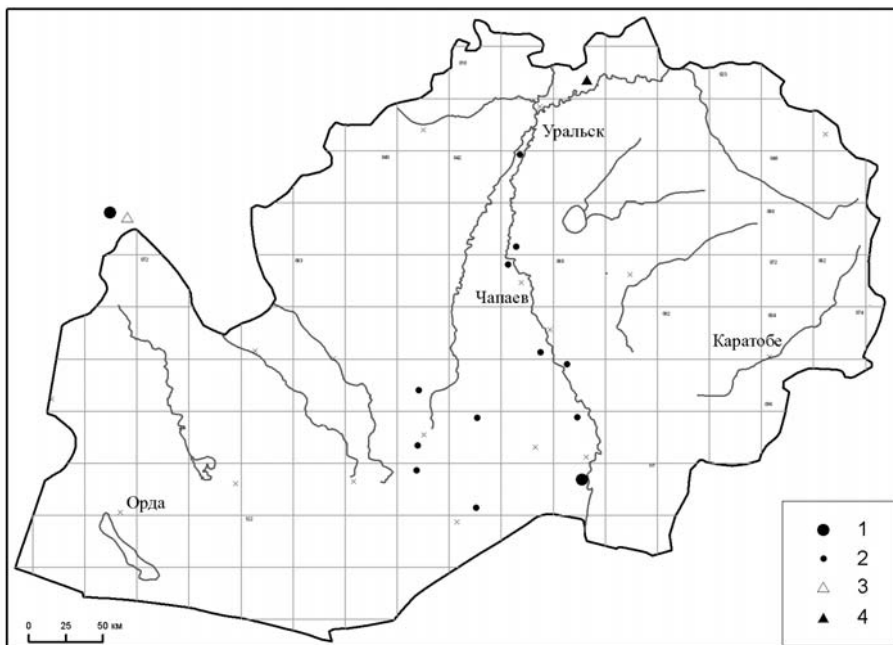


Рис. 40. Места обнаружения: 1 – кабана, литературные данные; 2 – то же, данные УПЧС; 3 – благородного оленя, литературные данные; 4 – пятнистый олень, архивные данные

(Темирский р-н Актюбинской обл.), возле устья р. Ак-Жаксы (Животный мир Казахстана, 2003).

В 60–80-х гг. зоолог УПЧС В. И. Маштаков сообщает о встречах кабана в Райгородке (северо-восток Гурьевской обл.), в тростниках по Уилу и на Камыш-Самарских озёрах. В 70-х гг. произошло снижение численности, в 80-х – рост, а в 90-х гг. – новое падение численности. Встречается по малым рекам Саратовского Заволжья (Беляченко, 2005). В Киргизии достигает плотности 0.3–0.5, до 2 экз. на 10 кв. км, в заповедниках до 150. Стадные ночные животные. В местах обитания для них характерны тропы, лёжки, грязевые ванны. Питаются разнообразной растительной пищей – корнями, корневищами, луковицами, плодами, орехами, зелёными частями. Иногда поедают и животную пищу, падаль. Беременность длится 125–130 дней, в выводке 3–11, чаще 6–8 поросят, к осени выживает 4–6, иногда меньше (Янушевич с соавт., 1972).

Имеет охотничье-промысловое значение.

2.3.5.2. Пятнистый и благородный олени

Интродуцированные виды. П. В. Дебело и В. Л. Шевченко (1992) указывают, что в лесах поймы р. Урал выпускали небольшую группу оленей, но они там плохо прижились. Пятнистые олени встречаются на юге Саратовского Заволжья, куда они были интродуцированы в 1935 г. и прижились. В настоящее время живут под охраной в Пугачёвском районе, где в окрестностях с. Таволожка их насчитывается около 100 особей (Шляхтин с соавт., 2009), рис. 40.

2.3.5.3. Европейская косуля

В Западном Казахстане проходит южная граница ареала вида (рис. 41). Этот лесной зверь на юге ареала часто обитает в пойменных тополёвых лесах. А. В. Афанасьев с соавт. (1953) проводят южную границу ареала по северной границе области, где косуля была

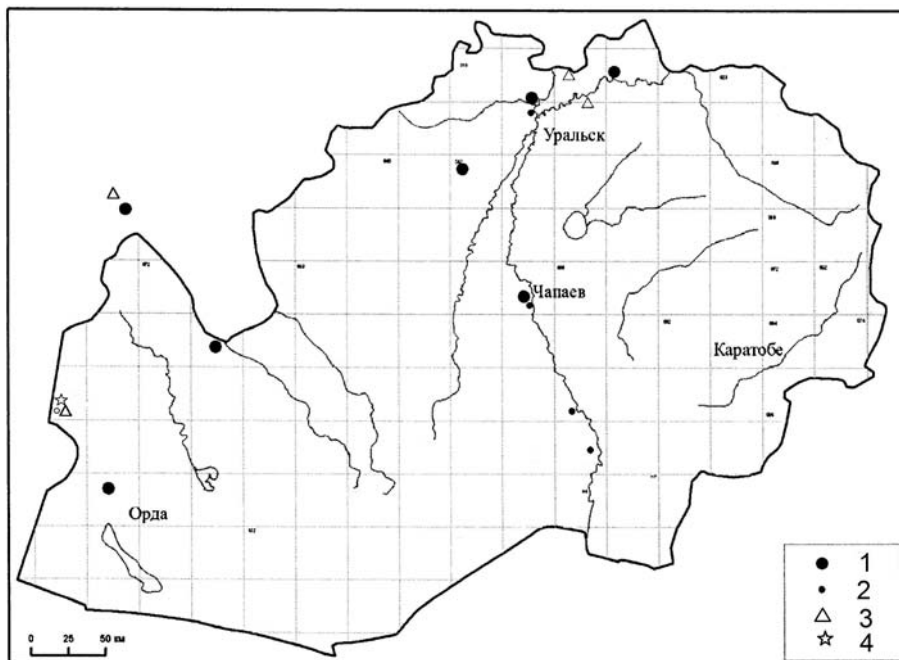


Рис. 41. Места обнаружения: 1 – лося, литературные данные; 2 – то же, данные УПЧС; 3 – европейской косули, архивные и литературные данные; 4 – сибирской косули, архивные и литературные данные

отмечена возле села Приуральный Бурлинского района. М.П. Демяшев (1964) наблюдал косулю в 1962 г. в пойме р. Урал, в урочище Булансай (50 км на северо-восток от г. Уральска). Есть сведения, что во влажные периоды по Узеньям косуля могла распространяться до Камыш-Самарских озёр, а по р. Урал – далее на юг. В 1999 г. в районе п. Кзыл-Оба была обнаружена по тростникам на заливаемых территориях. Летом ведёт одиночный образ жизни, зимой держится табунами из 5–13, реже 15 особей. Косули активны главным образом утром и вечером. Продолжительность жизни 10–12 лет. Питается травянистой растительностью, зимой поедает ветки кустов и деревьев, ягоды с кустарников, хвою, мох, грибы. Беременность длится около 9 месяцев, иногда 5–6. Молодые рождаются с середины мая до начала июля. Самки приносят по 1–2 детёныша. Половозрелость наступает через год (Янушевич с соавт., 1972). Точки находок см. рис. 41.

Ценный охотничье-промысловый вид.

2.3.5.4. Сибирская косуля

В Саратовской обл. многочисленный вид, распространена повсеместно, особенно её много по берегам Волги. На левобережье чаще встречается в Озинском районе. В Саратовском Заволжье отмечена в междуречье Узеней, в среднем течении Большого Иргиза, редко в лесополосах (Беляченко, 2005). Численность вида в области возросла от 4315 в 2001 г. до 8999 в 2007 г. (Шляхтин с соавт., 2009). В Западном Казахстане изредка заходит на территорию Джаныбекского стационара, видимо, из лесистой части поймы Волги или с севера, из поймы р. Еруслан (Саратовская обл.). В мае 1977 г. была отмечена в насаждениях Джаныбекского стационара, в 1980 г. – на Эльтоне, в 1983 г. – в верховьях р. Хара, в 1998 г. – в лесополосе у г. Улаган Волгоградской области (Линдеман с соавт., 2005). Распространение см. рис. 41. Ценный охотничье-промысловый вид.

2.3.5.5. Лось

В области проходит южная граница ареала вида (рис. 41). В прежние века, когда леса вдоль рек были более обширны, лось был многочисленнее, в XVIII в. доходил до южных границ лесостепи (Курская, Саратовская области по обоим берегам Волги, Строганова, 1954), до устьев рек Урал, Эмба, Ирғиз, Сары-Су. (Сатимбеков, 1986). Позже этот вид, видимо, из-за вырубki пойменных лесов практически исчез из этих мест. Южная граница его ареала отодвинулась далеко к северу. В 70–80-х гг. XIX в. зверь снова продвинулся к югу и встречался в Саратовском Заволжье в окр. г. Вольска, по р. Большой Ирғиз. В начале XX в. также встречался на юге Саратовской области. В 50-х гг. XX в. (1945–1949) появляется в поймах Волги и Еруслана (дд. Бережновка, Молчановка, Политотдельский, Николаевский, Кислово), идёт по р. Еруслан до Валуек (100 км от устья), обитает в Дьяковском лесу (Шилова, Неронов, 2010). В настоящее время в Саратовском Заволжье лось – широко распространённый вид, чаще всего он встречается в Энгельском, Пугачёвском районах. Численность лося в Саратовской обл. довольно стабильна и составляет 1732–2801 экз. в 2001–2007 гг. (Шляхтин с соавт., 2009).

В Западно-Казахстанской области М. П. Демяшев (1964) также отмечает нарастание числа встреч лося в 50–60-е гг. XX в. В 1948 г. лось был убит на Чижинских разливах (Строганова, 1954). Его наблюдали также в пойме р. Урал к югу до посёлка Калмыково, в окрестностях г. Уральска, на севере Казталовского и Джамбейтинского районов. К северу от широтного течения реки Урал лоси отмечались М. П. Демяшевым неоднократно. В. И. Маштаков в 70-х гг. наблюдал, как два лося переплыли р. Урал в окрестностях посёлка Калмыково и ушли на левобережье. Иногда заходит на территорию Западного Казахстана со стороны Волги или Еруслана. В 80-х гг. самцы стали встречаться на западе области ежегодно, но гибли от рук браконьеров (Линдеман с соавт., 2005). С 90-х гг. они здесь больше не встречались.

Ценный охотничье-промысловый вид.

2.3.5.6. Сайгак

В области находится северная часть ареала сайгака, и распространён он здесь повсеместно. Н. А. Северцов (1861) отмечает, что ранее сайгаки обитали по всему югу России от Прута на западе, в Киргизской же степи их было огромное множество. В XVIII в. в Нижнем Поволжье сайгаки собирались в огромные стада по 6–10 тысяч голов, особенно много их было в районе оз. Эльтон, на реках Горькая, правобережье Малого Узеня (Кириков, 1959). Цитируя старые работы зоологов, путешествовавших по Оренбургскому краю (включавшему тогда и территорию современной Западно-Казахстанской области), А. Н. Формозов (1987) пишет, что в 1769 г. по данным П. С. Палласа, очень много сайгаков было на марше Орск–Губерлинская и в районе озера Индер. Н. П. Рычков (1772) отмечает, что в 1771 г. сайгаков было много на маршруте Орск–Улы-Тау. В начале XIX в. А. М. Левшин наблюдал стада до 10 тысяч голов, а в середине того же века Г. С. Карелин видел тысячные стада сайгаков на правом и левом берегах Урала. В те годы сайгаки доходили на севере до Саратова. Широкая распашка земель стала одним из факторов сокращения ареала сайгака на севере в середине XIX в. (Кузнецов, 1948).

Северную границу ареала сайгака в XX в. А. В. Афанасьев с соавт. (1953) проводят от г. Уральска на ст. Казахстан (ныне Аксай), Орск, Атбасар. На правобережье р. Урал, в южной трети области, сайгак обитает постоянно, и там он довольно многочислен (фото 38, 39). В 60-х гг. XX в. встречались стада в 200–300 и более голов. Летом заходит на север до железной дороги (51°с.ш.). Особенно многочислен он был в те годы в междуречье Урала и Кушума и на Чижинских разливах (Иванов, 1952, цит. по Строгановой, 1954). На левобережье р. Урал сайгак малочисленнее, встречается реже и небольшими группами (Демяшев, 1964).

Наиболее пригодные для сайгака территории Б. Д. Абатуров (2007) характеризует как пустынно-степные пространства с доминированием ксерофильных двудольных травянистых растений и полукустарничков, а также антропогенно нарушенные территории (залежи, пастбища, выгоны с сорной растительностью). Здесь сайгаки находят для себя наиболее благоприятные кормовые условия. Сходные участки занимает сайгак и в Западно-Казахстанской области. Это главным образом злаково-полынные участки. Для вывода потомства сайгаки нередко откочевывают с юга полупустынь на север Волго-Уральских песков, где защитные условия мелкобугристых ползузакреплённых песков обеспечивают лучшее выживание новорожденных.

Численность сайгака очень изменчива. В 10–20-х гг. XX в. сайгаков было много и они заходили на север вплоть до Пугачевского района Саратовской области. Новое их появление там отмечено в 1949–1952 гг., когда сайгака отмечали на правом берегу Волги, в Сталинградской, а также в заволжской части Саратовской области (Валуйки, Палласовка, Гмелинский р-н), (Строганова, 1954). С конца XIX в. и до середины XX в. наблюдался спад численности, когда сайгак почти вымер, но затем, во второй половине XX в., численность вновь стала возрастать. В начале XXI в. наблюдается новый спад численности. Подробно многолетняя динамика численности сайгака в Волго-Уральском междуречье описана Б. Д. Абатуровым (Линдеман с соавт., 2005). Пик численности наблюдался в 1978–1984 гг., когда в степи на западе области (к востоку от Джаныбека) наблюдали от нескольких десятков до сотен и тысяч сайгаков на 100–200 км. В 1984 г. разразился массовый падеж, хотя полностью сайгаки не исчезли, но численность сильно снизилась.

В 1950–1954 гг. было отмечено два участка концентрации сайгаков на северо-западе области: в районе Чижинско-Балыктинских разливов и к востоку от посёлка Джаныбек до реки Горькая между 49 и 50°с.ш. Немногочисленные встречи тогда были зарегистрированы также к югу от озера Арал-Сор (Ходашова, 1960). В 1950–1953 гг. Л. Г. Динесман (1960) оценивает численность сайгаков на западе области в 2.3–6.6 экз./100 кв.км.

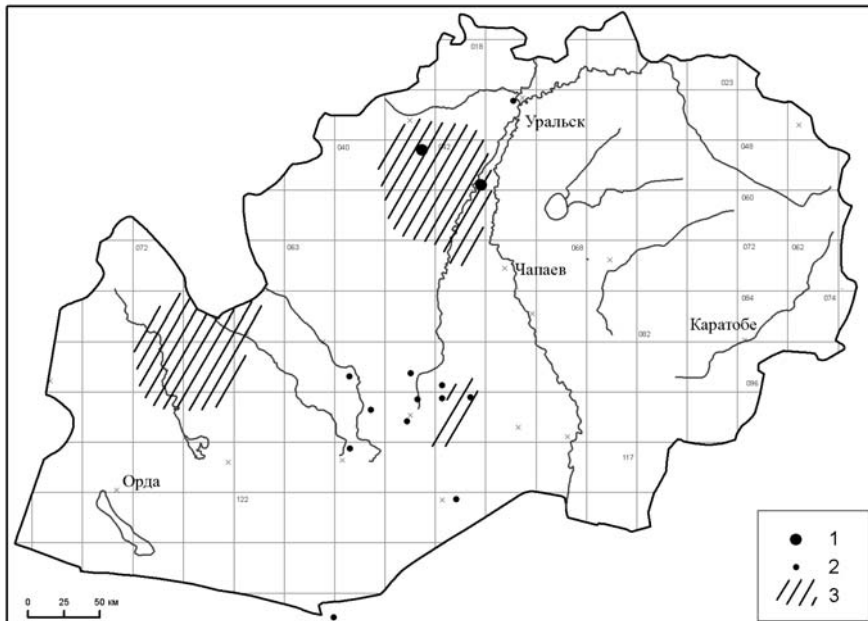


Рис. 42. Места обнаружения сайгака: 1 –литературные данные; 2 – данные УПЧС; 3 – места обилия сайгаков в 50-60-х гг. XX в., литературные данные

Место концентрации сайгака в 50-х годах было отмечено и на северо-западе Тайпакского района (Окулова, 1963), когда в одном стаде находилось по 50 и более, до нескольких сотен сайгаков. В 1971 г. на Волжско-Уральском междуречье по авиаучётам его численность составляла 50 тысяч голов, в начале 90-х гг. – 298 тысяч, а после падежа зимой 1995/1996 гг. – 40 тысяч. Учёты численности в 1998 г. показали число сайгаков в 104 тыс. голов (Грачёв с соавт., 1999).

В настоящее время сайгаки постоянно держатся в окрестностях оз. Арал-Сор. В мае 2010 г. в Джаныбекском районе погибло около 12 тыс. голов сайгаков. Основной версией падежа этих антилоп признана эпизоотия пастереллёза (Гражданов с соавт., 2011а). Возможно и влияние вредных выбросов в атмосферу (газета «Талап», № 21 от 3.июня 2010). С 1945 по 2005 г. для Калмыкии Б. Д. Абатуров (2007) указывает на присутствие двух крупных подъёмов численности: в 1955–1960 и в 1975–1985 гг. В 1999–2004 г. там произошла глубокая депрессия численности, возникшая, по-видимому, из-за смены растительных полукустарничковых полупустынных фитоценозов на степные дерновинно-злаковые, мало пригодные для сайгаков. Эта смена произошла из-за резкого прекращения выпаса скота и роста увлажнения, частично из-за браконьерства во 2-й половине XX в. Сходные процессы наблюдаются, вероятно, и на западе Казахстана. Распространение в области см. рис. 42.

Сайгак – промысловый вид, может участвовать в циркуляции возбудителя бруцеллёза.

В Казахстане известен случай заражения человека чумой от больного сайгака (Макаров, Майканов, 2012).

2.3.6. Отряд Непарнокопытные

2.3.6.1. Дикая лошадь, или тарпан

Вымерший вид. По описаниям П. С. Палласа, в XVIII в. тарпаны широко обитали в Заволжье, заходя на север до Самарской губернии (по Строгановой, 1954). Г. С. Карелин (1875) сообщает, что «водились прежде, особенно между 1771 и 1801 годами большие стада тарпанов, ныне же об этих животных не слышно». По данным Э. А. Эверсманна (1850) в первой половине XIX в. стада тарпанов встречались повсюду в степях на восток от Каспия и даже между Волгой и Уралом, доходя до Саратова и по р. Малый Узень. «Близ Большого и Малого Узеней и около Камыш-Самарских озёр табуны диких лошадей ходили и в самом начале 50-х годов прошлого [XIX] столетия» (Кириков, 1959, с.44). На территории современной Западно-Казахстанской области ранее соприкасались ареалы южно-русской формы тарпана (мышастой окраски) и джунгарской – песочного, или савранского цвета (Кириков, 1978).

2.3.6.2. Кулан

В настоящее время в Западно-Казахстанской области не встречается. В. И. Цалкин (1951, цит. по Строгановой, 1954), ссылаясь на исследования В. И. Громовой (1949), считает, что ранее кулан был распространён западнее Волги, в степях юга Русской равнины. Н. П. Рычков (1762, цит. по: Виноградов, 1952) сообщает, что в первой половине XVIII в. в Заяицкой (Зауральской) степи по рекам Сары-Су и Эмбе держались табуны куланов по тысяче и больше голов. В XVIII и XIX вв., по В. А. Селевину (цит. по: Афанасьев, 1960) кулан был распространён по всей степной зоне. А. В. Афанасьев же (1960), цитируя Н. А. Северцова, Г. С. Карелина, Э. А. Эверсманна, пишет, что и в середине XIX века куланы были нередки на р. Урал. Г. С. Карелин (1875, цит. по: Виноградов, 1952) отмечал, что в некоторые зимы они появлялись и во второй половине XIX в. на левом берегу р. Урал напротив форта Редутского (Гурьевская, ныне Атырауская обл.). 1 экз. кулана Г. С. Карелин добыл в 1855 г. в междуречье Сагыза и Эмбы. Позже заходы куланов на территорию Западного Казахстана прекратились из-за резкого сокращения их численности.

2.3.7. Отряд Грызуны

2.3.7.1. Жёлтый суслик

Время возникновения вида относится к концу среднего-позднего плейстоцена, когда он отделился от предковой формы *Citellus superciliosus*. В области известен со среднего плейстоцена, но всегда был немногочислен. В то время, главным образом в позднем плейстоцене, на Волго-Уральском междуречье обитала мелкая и более примитивная, чем современная, форма этого вида, описанная А.И. Дмитриевым как подвид *C. f. schegendensis* Dm. 1999. В условиях похолодания климата в позднем плейстоцене этот подвид постепенно преобразовался в более крупный современный подвид *C. f. orlovi*. Подвид *C. f. fulvus* сформировался, по-видимому, в конце плейстоцена-начале голоцена. Сейчас этот подвид заселяет зауральную часть области (Дмитриев, 2004).

Западно-Казахстанская область занимает северо-западную часть современного ареала вида (фото 40,41). На левобережном юге Саратовской области В.Ф. Давидович (1964) находила жёлтого суслика к северу до Большого Иргиза в 1947–1950 гг., но в 60-х гг. – только в окрестностях пос. Дьяковка Краснокутского района (юг области). Там же его отмечают С.А. Шилова, В.В. Неронов (2010). Максимальная численность его в этих краях составляет 20 нор/га. А.С. Строганова (1954) наблюдала сдвиг северной границы ареала вида к югу и снижение его численности в Саратовском Заволжье. Если в 40-х гг. XX в. северная граница ареала проходила по линии Вольск – Пугачёв, то в 60-х гг. севернее Еруслана он исчез или стал очень редок. Сейчас северная граница его ареала в Саратовском Заволжье проходит по 51°21' с.ш. (Шляхтин с соавт., 2009).

На юге Саратовской области вид образует гибриды с расселившимся сюда рыжеватым сусликом (Ермаков с соавт., 1999; 2002; Титов с соавт., 2005). В пределах Западно-Казахстанской области проходит северная граница ареала вида (рис. 43). А.В. Афанасьев

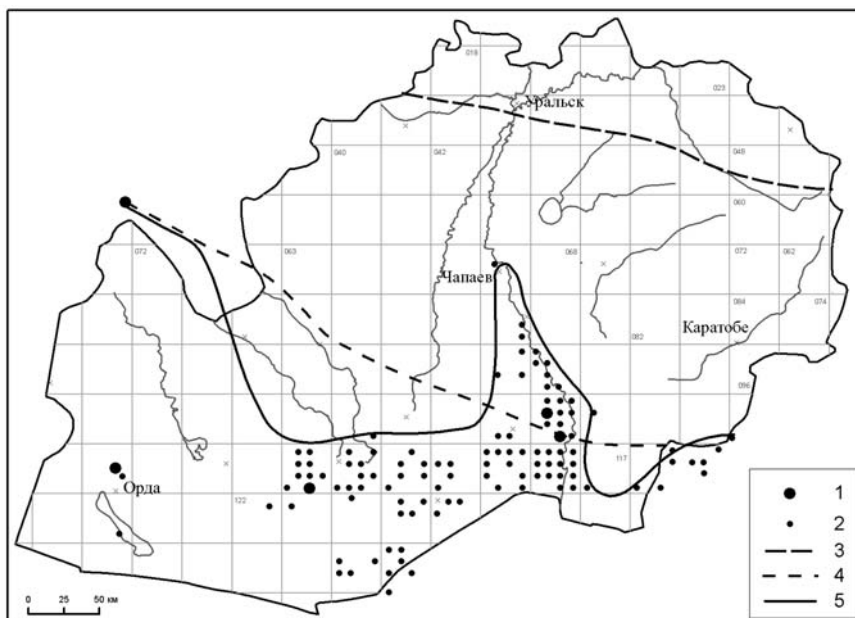


Рис. 43. Места обнаружения жёлтого суслика: 1 – литературные данные; 2 – то же, данные УПЧС; 3 – северная граница в этой части ареала по Афанасьеву, 1960; 4 – то же, по сводке «Млекопитающие Казахстана», 1978; 5 – современные данные УПЧС о северной границе ареала в области

(1960) проводит северную границу с северо-запада на юго-восток, к северу от г. Уральска. На 1978 г. (Млекопитающие Казахстана, 1978, по Беляеву, 1955) граница проводилась от Казталовского района на восток через Фурманово и Калмыково. По левому берегу Урала жёлтый суслик отмечен до широтного течения Урала и устья р. Илек, восточнее граница спускается к югу. В последние десятилетия северная граница ареала жёлтого суслика в районе р. Урал продвинулась к северу до пос. Чапаево.

В заметном количестве жёлтый суслик отмечен в Урде (Ралль, 1935), по северной кромке Волго-Уральских песков к юго-западу от Новой Казанки, в глубине песков (Шевченко с соавт., 1965). Он обитает также в «калмыковской пойме» р. Урал – на правом берегу у пос. Лебедок (северная граница Тайпакского района), у пос. Чёрная Яма, по левому – у пунктов Есенсай, Кызыл-Жар (Кондрашкин с соавт., 1970). Эти же авторы отмечают для конца 60-х гг. появление разрозненных поселений на широте пос. Чапаево. Зоологи ПЧС отмечали, что в начале 40-х гг. в Джангалинском районе жёлтые суслики были многочисленны, но интенсивные заготовки шкурок свели численность на нет. В 1944 г. зверёк был многочислен только на юго-востоке района, по границе с Тайпакским районом. В 1946 г. на юге территории работ в центре Волго-Уральских песков (окрестности пос. Новый Уштаган и особенно в районе Сасыктау) отмечался подъём численности вида. По краям соров и по зарастающим сорах плотность жёлтого суслика достигала 28 экз./га, однако участки со столь высокой плотностью занимали всего 1.5% площади. В среднем в окрестностях Сасыктау плотность этого суслика была около 16 экз./га. Тогда жёлтый суслик составил 9% среди 3544 экз. зверьков, поступивших в Уштаганскую лабораторию. В 1948–1949 гг. численность вида снизилась, составляя лишь 2–3 экз./га, и только в глубине песков на юго-востоке района сохранялась высокой (до 30 экз./га).

В 1950 г. в Южном песчаном ЛЭР, в центре Волго-Уральских песков (на территориях б. 7, 11 и 12 аулсоветов) численность зверька была низкой (весной 0.3, летом 5.2 экз./га), но в 1951 г. в том же ЛЭР (урочища Кулонбай, Пштней) возросла (весной до 6.7, летом – до 23.3). В 1952 г. к весне там же численность сохранялась на среднем уровне (2.7–4 экз./га), севернее же она была крайне низкой: в Урде – 0.2 экз./га в оба периода учёта, в Джангале – 0.04, на стационаре Байгазы – 0. В 1955 г. наметилось локальное повышение численности на западе – в Уялинском и Бурлинском аулсоветах, но в Урде суслик попрежнему не обнаруживается. В 1956 г. начался повсеместный небольшой подъём численности зверька – весной в Урде учтено 0.45, летом даже 1.1 экз./га, а на стац. Новая Казанка – 0.6. В 1957–1958 гг. численность продолжала расти, достигнув весной 2.7–3, в июне – 3.5, а южнее – 3 весной и 6.5 экз./га летом.

В 1960 г. численность жёлтых сусликов вновь упала: на территории б. 11-го а/с весной было учтено всего 1.5 экз. на га. Численность этих зверьков была повышена по границам песков и степи на севере Джангалинского района (в районе Мухора) местами до 10–12 экз./га. Число жилых нор, по учётам в 1959–1961 гг. в Джангалинском районе весной составляло 9–10.5, летом – 4.2–15 зверьков на гектар. В Урдинском районе в 1949–1964 гг. было заготовлено более 44 тысяч шкурок жёлтого суслика. В 70-х гг. XX в. численность жёлтого суслика по северной окраине Волго-Уральских песков составляла 4–5 (Урда, Терень-Кудук), а численность местами до 10 экз./га (Кзыл-Капкан). Севернее находки зверька были единичны (у оз. Солёный Сакрыл Казталовского района). В эти же годы плотность этого суслика на стационарах Новая Казанка, Кзыл-Капкан (северо-восточная часть Волго-Уральских песков) в среднем низка и составляет всего 1–2 на га.

На стационаре Байгазы численность в 1973 г., как и предыдущие 15 лет, оставалась стабильно низкой (в природных биотопах 0.6, возле землянок – 1 экз./га). В 1974 г. численность упала ещё сильнее, до 0.1–0.2 экз./га. В «Чапаевской» пойме р. Урал в 1973–1974 гг. численность зверьков сохранялась на уровне 2–3 зверька на га. В 1975 г. отмечен рост численности до 5–6 экз./га в районе посёлков Лебедок, Антоново, Занога (Тайпакский район), а в 1976 г. она вновь упала, но в «чапаевской» пойме возросла до 3–4. В конце 70-х гг. численность зверьков возрастает: на стационаре Кзыл-Капкан достигает 10, в Урде – 5, Терень-Кудуке – 5–8, а в Новой Казанке остаётся низкой (1–2 экз./га).

В Зауральной части области жёлтый суслик долгое время был очень редок. В 50–60-х гг. XX в. его добывали в урочищах Кзыл-Аскер, Жана-Одым Джамбейтинского района, а также в Каратобинском районе на границе с Актюбинской областью. В 1965 г. жёлтый суслик по левому берегу р. Урал доходил до пос. Базар-Чулан (напротив посёлка Калмыково). В 1978 г. отмечен в песках Бийрюк, пойме р. Уил, где образует островные поселения. В это время в песках Бийрюк-Тайсуган численность жёлтого суслика повышена в центре песчаного массива, где достигала 4–5 экз./га. В 70–80-х гг. XX в. этот суслик был обычен и в левобережной пойме р. Урал, где поселения носят островной или ленточный характер со стабильной численностью в 3–4, до 6–8 экз./га, в низовьях Уила – менее 1 экз./га.

В 1980 г. в южной части поймы р. Урал произошло резкое снижение численности жёлтого суслика. В Новой Казанке в 1981 г. отмечено 3–4 экз./га, в 1982 г. – на стац. Кзыл-Капкан 1–2, местами до 3–4, в Айбасе – 4–6, до 7.9 экз./га.

В 1981–1983 г. зверёк расселился на юге Чапаевского района, и под посёлком Чапаево численность его вдоль правого берега р. Урал составляла 1–2 экз./га. На левобережье вдоль р. Урал плотность суслика была чуть выше, чем на правом берегу и составляла 1–5 экз./га. В 1985 г. вновь происходит заметное снижение численности сусликов, которое захватило территорию стац. Новая Казанка, где численность упала до 2–3 экз./га, в Айбасе – до 0.5–3, в Кзыл-Капкане – до 0.5. Зверьки сохранились на западе и северо-западе последнего стационара, где отмечено 2–3 экз./га. Причина депрессии – холодная затяжная зима с заморозками до 16 апреля и позднее начало вегетации растительности. В 1986 г. сохранилась низкая численность в 0.5 экз./га; в 1988 г. она продолжает падать: в Айбасе жёлтый суслик исчез, а с 1989 г. он исчезает и на стац. Кзыл-Капкан.

В 90-х гг. XX в. численность жёлтого суслика не возрастает. В эти годы отмечена приуроченность его поселений к ашикам и участкам более плотного грунта возле зимовок по краю песков в то время как среди закреплённых песков зверёк редок. В 1992 г. в центре Волго-Уральских песков депрессия продолжается в Айбасе, в Кзыл-Капкане суслик появляется единично, плотность местами достигает 3–4 экз./га. Позже, вплоть до 1997 г. в Джангалинском районе численность вида возросла до 10–18 экз./га в благоприятных участках, а также по северной кромке песков в Тайпакском районе. В этот период вид продолжает расселяться по пойме р. Урал к северу и по пойме р. Уил. Вдоль заливаемой части поймы, на склонах второй хвалынской террасы плотность жёлтого суслика местами в 1991 г. достигала 8–10, в 1998 г. – 6–8 экз./га. На правобережье Урала в 1997 г. норы жёлтого суслика и сам зверёк были выявлены в окрестностях сёл Харькино, Антоново, Старый Центр. Зверёк стал обычным по валам оросительной системы в Коскуле, возле села Большое Доронькино, по северной кромке Волго-Уральских песков в пределах Тайпакского района (Медзыховский, Бараева, 1974).

В Зауральной части ареала в конце 80-х гг. численность вида составляет 2–3 экз./га (юго-запад песков Бийрюк). К 1992 г. численность жёлтого суслика возрастает на юге левобережья р. Урал (до 8 экз./га), в песках Бийрюк и по низовьям Уила местами составляет 6 экз./га (обычно возле поселений человека).

В целом численность жёлтого суслика флуктуировала в Волго-Уральских песках следующим образом: в начале 40-х гг. XX в. суслик был многочислен, особенно в центре песков, численность его была порядка 10 экз./га и более, хотя и на небольшой доле площади. В 50-х гг. началось снижение численности вида до 2–5 экз./га, а в 1957–58 гг. начался новый подъём до 3–5 экз./га, и далее в 1959–1961 гг. до 4–10 экз./га. В 70-х гг. численность снова снизилась до 1–2, местами 3–4 экз./га. Сходная численность наблюдалась и в 80-х гг.; небольшой подъём численности – до 3–6 экз./га выявился в 90-х гг. В пойме р. Урал численность зверька более стабильна, постепенно (до 7.9 в 90-х гг.) происходит уплотнение кружева ареала и расселение вида к северу. По данным на начало XXI в. вид заселил побережье р. Урал до Чапаева (в основном по берегам земляных валов мелиоративных каналов, песчаным грунтам поймы и окраинам Волго-Уральских песков), заселяет пески Бийрюк и низовья Уила. Современное распространение показано на рис. 42.

В Актыбинской области (Устюрт и Предустюртье) численность жёлтого суслика, как правило, невысока и составляет 1–2 зверька на га. На сельскохозяйственных участках, закреплённых песках численность может достигать 4 экз./га (Шилов, 1970). На острове Барса-Кельмес в Аральском море, куда жёлтые суслики были переселены в 1929–1931 гг. из Актыбинской и Кызыл-Ординской областей, к 1941 г. плотность их достигла 5.4–7.6 (в среднем 6.6) экз./га (Исмагилов, 1952). Общее поголовье составляло 55–60 тыс. зверьков. Промысел вели здесь вплоть до 80-х гг. XX в., при ежегодной добыче 7–30 тыс. шкурок. Сейчас, с обсыханием Аральского моря остров стал полуостровом, а жёлтые суслики многочисленны не только на прежнем острове, но и на окрестных обсохших территориях, ранее занятых морем (Елисеев, 2007). В Приаралье в Джусалинском песчаном массиве до истребления сусликов поддерживалась плотность зверьков 4–4.5 экз./га, в Аральском песчаном массиве – 1.8–6.5, в среднем 4 экз./га (Беседин с соавт., 1956). В Туркмении, где жёлтый суслик распространён главным образом на севере и северо-западе республики, обычная его численность ниже и составляет около 1 экз./га, а в оптимальных участках северо-запада – около 5, реже 10–12 экз./га. На Красноводском полуострове и в Заузбойском районе Туркмении численность зверька за последние 30 лет (1960–1992) составила 2.37 на 1 га (наши расчёты на основе рис. 15, стр.61, Ефимов, 2005а), т.е. близка к таковой в Западном Казахстане. Таким образом, плотность в 2–5 экз./га следует считать оптимальной для вида в достаточно благоприятных условиях, а 10 экз./га – это уже высокая плотность.

Детальное описание экологии вида см. ч. 2.

2.3.7.2. Большой (рыжеватый) суслик

Подобно жёлтому суслику, большой суслик возник от предковой формы *Citellus superciliosus* в конце среднего – позднем плейстоцене. Костные остатки на территории области не обнаружены (Дмитриев, 2004). Через Западно-Казахстанскую область проходит южная граница ареала вида (рис. 44, фото 42).

В. Ф. Давидович (1964) отмечает рыжеватого суслика на левобережье Волги в Саратовской области, где он распространён на юг до р. Большой Иргиз. От 1926–1929 гг. к 1959–1963 гг. большой суслик продвинулся к югу на 30–40 км. В Саратовском Заволжье вдоль Волги он проник к югу от 1977 г. до 1988–1997 гг. на 100 км, восточнее – на 50–60 км, продвигаясь со скоростью около 2 км в год (Ермаков, Титов, 2000). В 1996 г. он впервые был обнаружен в окрестностях с. Комсомольское в 20 км к югу от г. Красный Кут (Опарин с соавт., 2002). Б. А. Кузнецов (1948) встречал большого суслика в окрестностях г. Уральска, в Теректинском районе, возле г. Илек, в песках Бийрюк-Тайсуган, а также на р. Уил. По И. И. Беляеву (1955) эта граница проходит по р. Урал в 30–50 км к югу от г. Уральска.

В 1947 г. зоологи ПЧС добывали этого зверька в восточной и северо-восточной частях Джамбейтинского районов (по старому делению Марксовский и Ворошиловский аулсоветы), плотность оценивалась в 1–2 экз./га. Г. А. Кондрашкин с соавт. (1970) находили этого суслика вдоль р. Урал в широтном течении у пос. Иртек, Январцево, Гнилое – по правому берегу, а по левому – у пос. Илек, Бутурлин, а также южнее г. Уральска – пп. Чаган, Колесово, Барановка, Прорвинок, на левом берегу Урала – в окрестностях оз. Лопушистое, старица Ерёмкина. В «чапаевской пойме» те же авторы находили рыжеватого суслика на правом берегу в урочищах Медвежье, Кожехарово, на левом – у пос. Енбек. В «калмыковской пойме» эти авторы наблюдали вид по левому берегу Урала в окрестностях пунктов Есенсай, Кызыл-Жар. Обыкновенен в окрестностях г. Уральска и севернее. По правому берегу р. Урал этот суслик редок (встреча отмечена у пос. Коловертное). М. П. Демьяшев (1964) отмечает, что в зауральной части области сплошных поселений рыжеватый суслик не образует, но встречается везде и местами его численность достигает 25 экз./га. На правом берегу Урала южная граница вида доходит до 50° с.ш., но там он очень редок (хут. Пузаткин, пос. Битик Чапаевского района). Более многочислен этот зверёк к северу от 51° с.ш. В отчётах 1977 г. сообщается, что в песках Бийрюк его добывают по долине р. Куздыкара как обычный вид.

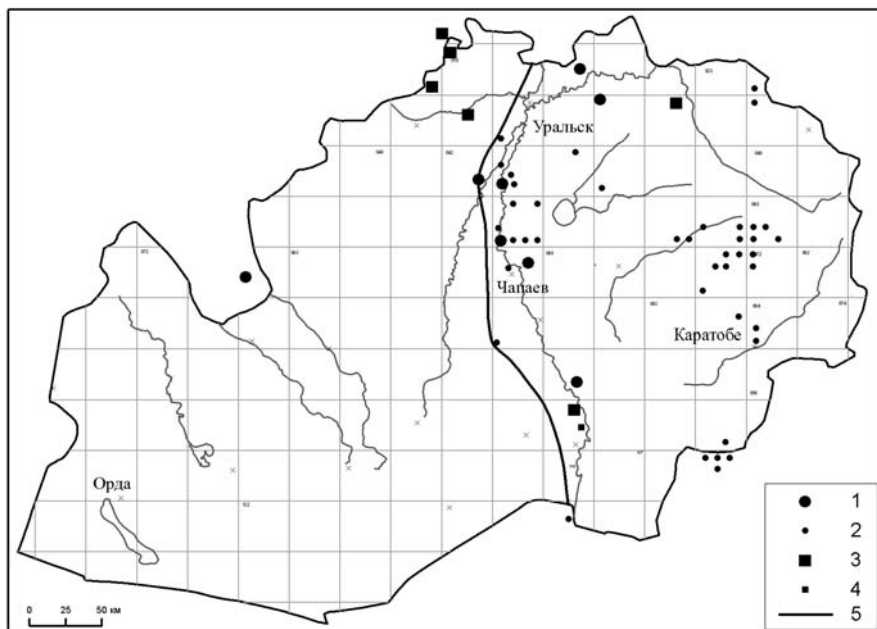


Рис. 44. Места обнаружения: большого (рыжеватого) суслика (1 – литературные данные, 2 – данные УПЧС) и сурка байбака (3 – литературные данные; 4 – данные УПЧС), 5 – западная граница ареала большого суслика в области

Его находили и в пойме р. Урал у пос. Ескиесым. Везде встречается спорадически, на северо-востоке области более обычен.

Большой (рыжеватый) суслик может давать гибриды с жёлтым, а, возможно, и с краснощёким сусликом *S. erythrognis*.

В Курганской обл. большой суслик в пределах степных и лесостепных ландшафтов тяготеет к берегам водоёмов и понижениям рельефа, где травы более сочные. Плотность его здесь достигает 30 экз/га. Размножение наиболее интенсивно идёт в годы с тёплой дружной весной. Процент размножающихся самок в среднем за 1985–1987 гг. составил 82%, при холодной затяжной весне ниже – 64%, снижен и размер выводка – 8.8 против среднего для области 11.20 ± 0.39 (Стариков, 2008). Н. Г. Юшина (1988) отмечает, что в популяции большого суслика (вероятно, из Поволжья) самки составляли 55.7%, а доля размножающихся среди половозрелых самок – 80.8%, размер выводка – 9.5. Наблюдалась эмбриональная смертность 6.2, а постэмбриональная (гнездовая) – 29.4%. Прирост популяции к моменту залегания в спячку составил 70.5%. Для Казахстана средний размер выводка составляет 9.15 ± 0.30 (Бажанов, 1948). По материалам для Куйбышевской области, Башкирии и Татарии, размер выводка сходен с этими данными и составляет 9.19 ± 0.12 (по Попову, 1960). В Самарском и Саратовском Заволжье плодовитость большого суслика составляет 10.3–10.7. В выводке остаётся 7–8 прибылых зверьков, переживших гнездовой период (Шляхтин с соавт., 2009).

В Западно-Казахстанской области в 1978 г. было отловлено 6 беременных самок со СЧЭ = 13.45 и резорбцией эмбрионов у 16.67% самок.

2.3.7.3. Малый суслик

Западно-Казахстанская область расположена в центре ареала вида (рис. 45). С конца казарского времени предки малого, большого и жёлтого сусликов обитали совместно в

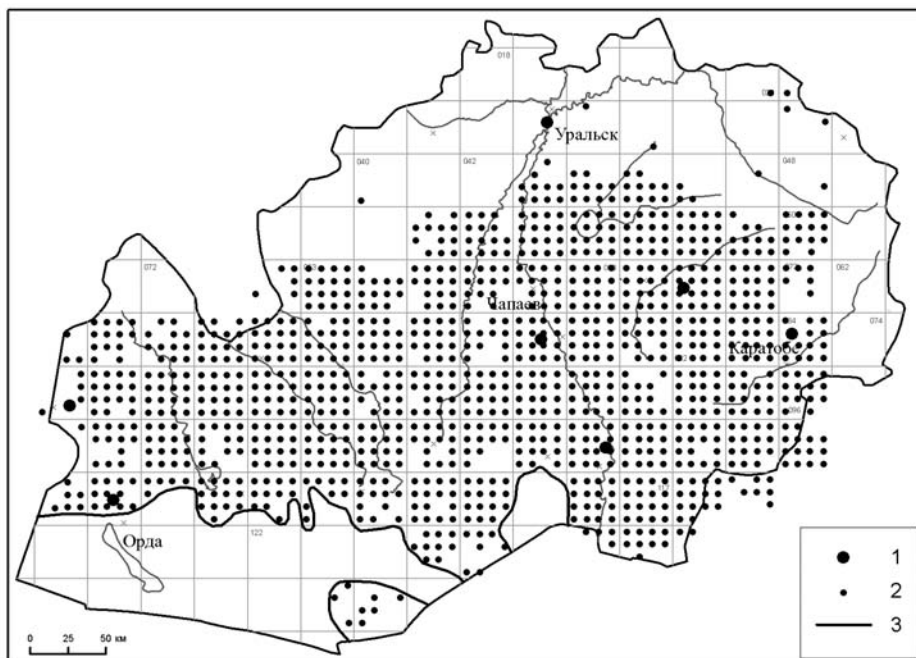


Рис. 45. Места обнаружения малого суслика: 1 – литературные данные; 2 – данные УПЧС; 3 – южная граница ареала в области

районе среднего, а может быть, и верхнего течения р. Урал. Среди них суслик Бирули *Citellus birulai* I. Gromov, древнекаспийский малый суслик *C. pygmaeus palaeocaspicus* Gr. (находки возле современного пос. Мергеновский в послехвалынских и древне-лоценовых отложениях), среднечетвертичный малый суслик *C.p. musicoides* Gr. (впоследствии *C. musicoides*) в верхне-хазарских отложениях у пос. Мергеновский, а затем и из других точек междуречья. Остатки мелких сусликов находили от устья Кушума до юга Гурьевской области. Вместе с жёлтой пеструшкой и водяной полёвкой это были самые массовые виды в сборах И. М. Громова (1957) от среднего до верхнего плейстоцена. На протяжении верхней половины плейстоцена на юге Волго-Уральского междуречья обитали две формы сусликов, из которых более древняя сильнее отличается от более молодой, чем современный малый суслик от современного крапчатого. Со среднего плейстоцена на территории области начинают встречаться формы сусликов из группы «*pygmaeus*». В Волго-Уральских песках к ним относится *C. musicoides* Gromov, 1957. От него произошёл *C. pygmaeus palaeocaspicus* Gr. 1957, который существовал до позднего плейстоцена (до завершения ниже-хвалынской трансгрессии) и раннего голоцена. От этого суслика в начале голоцена в аридных условиях мангышлакской регрессии, когда сформировались полупустынные ландшафты, произошёл *C. p. ellermani*. В Волго-Уральских песках в среднем голоцене от того же древнего подвида произошёл номинальный подвид *C. p. pygmaeus*, который обитал в полупустынных ландшафтных урочищах среди песков (Дмитриев, 2004).

В настоящее время малый суслик встречается повсеместно (фото 43, 44, 50). Это самый многочисленный и широко распространённый вид грызунов. Плотность его поселений возрастает при продвижении с юга на север области от 5–10 до 25–35 (максимум 100 и более) экз./га (Демяшев, 1964). В Саратовской области проходит северная граница ареала вида. До 70-х гг. XX в. этот суслик расселился на север до 53°20' с.ш., в Заволжье до г. Вольска. С середины 80-х гг. наступила депрессия численности малого суслика, север-

ная граница его ареала стала отступать к югу. На границе России с Казахстаном (г. Озинки) численность в настоящее время составляет не более 10–12, до 18 экз./га, севернее – 5–7. Известны гибриды с крапчатым и рыжеватым сусликами (Шляхтин с соавт., 2009).

Детали биологии малого суслика рассматриваются в последующих главах.

2.3.7.4. Сурок байбак, или степной сурок

Костные остатки с территории области относятся к позднему плейстоцену и более поздним периодам (Узенский и Зауральский палеоценозы), (Дмитриев, 2001). Г.Е. Гроссет с соавт. (1965) считают, что около 2 тыс. лет тому назад байбак был распространён в степных ландшафтах на север до Оки и Камы. За последние 200 лет, по данным С.В. Кирикова (1959), ареал байбака сильно сократился. В степях Казахстана сурки были обычны до конца XIX в. Автор отмечает обитание байбака по западному берегу р. Илек в конце XIX и первой четверти XX в. В Актюбинской обл. в 50-х гг. южная граница ареала байбака проходила около 50° с.ш., а в 60-х гг. эта граница отступила к северу и находилась на широте Актюбинска. Причины сокращения ареала – развитие земледелия с 90-х гг. XIX в. и в начале XX в., но главным образом – промысел. В разреженных поселениях на юге ареала восстановление численности затруднено (Варшавский, Гарбузов, 1964). В Оренбургской области байбак известен в 80 км к северо-западу от г. Уральска, у пос. Илек, а также по р. Илек на 55° в.д. с севера (Руди, 1994). В Саратовской области ранее был широко распространён к северу от 50° с.ш., в 30-х гг. обитал в Пугачёвском р-не. Небольшая колония сурков в 50-х гг. XX в. существовала в окр. г. Ершова, а единичные шкурки попадали при заготовке пушнины из приуральских степей (Саратовская обл., Строганова, 1954). В настоящее время в Заволжской части Саратовской области, по данным М.Л. Опарина (личное сообщение) байбак обитает в пределах Общего Сырта и его отрогов на территории Перелюбского, Озинского районов. Около 80% особей популяции левобережья Саратовской области обитает в Озинском р-не близ границы с Казахстаном (Кондратенков и др., 1999). Общая численность зверька здесь составляет около 3 тысяч особей. В соседней Оренбургской области, в Оренбургском заповеднике в участке «Таловская степь» колонии сурков занимают около 55 га (1.7% территории), там живёт около 12 семей, или около 400 животных. В тех местах выход сурков из спячки приходится на 10 марта, длится до 14 апреля, массовый выход длится около месяца, с середины марта. Залегание в спячку начинается с середины июля (Научные исследования в заповедниках... 2006)

В настоящее время в Западно-Казахстанской области проходит южная граница ареала вида (рис. 44, фото 45). Сурок встречается отдельными колониями на севере области (к северу от г. Уральска). Б.А. Кузнецов (1948) встречал байбака возле посёлков Круглоозёрный и Красный близ Уральска, а также в Каменском, Приуральном и Теректинском районах. Южная граница ареала находится несколько южнее 51° с.ш. В.А. Фоканов (1952) также отмечает сурка в Каменском районе; им же обнаружено 18 сурчин в районе дер. Серебряково). В Зауральной части Б.А. Кузнецов (1948) указывает сурка для Теректинского района, а по А.В. Афанасьеву с соавт. (1953) возможно его обитание (фото 46) также в Бурлинском и Чингирлауском районах. Для 1964 г. М.П. Демяшев указывает, что байбак встречается в Приуральном, Зеленовском и Каменском районах области. Как исключительный случай М.П. Демяшев (1964) приводит находку сурка в 3 км севернее от пос. Котельный Тайпакского района (около 49° с.ш. по р. Урал). В 1950 г. там было поймано 2 экз. Р.П. Зимина и Ж.А. Полевая (1977) считают, что и в Западно-Казахстанской обл. южная граница ареала байбака сместилась к северу. По их данным, в 1969 г. здесь ещё обитало 2–3 тыс. экз. сурка. В 1979–1980 гг. В.И. Маштаков встречал сурка только на правобережье р. Урал, возле железной дороги Уральск-Москва. Наиболее поздняя встреча сурка на территории Западно-Казахстанской области приходится на начало XXI в. (2004–2010 гг.), когда вновь были обнаружены его небольшие поселения недалеко от северной границы области (пос. Большая Ичка, фото 45, 47; Бидашко с соавт., 2009).

2.3.7.5. Бобр речной

На территории Западно-Казахстанской области является аборигенным видом. Древних бобров находили в устье р. Кушум, у пос. Мергеневский, и под г. Уральском. Все остатки имеют возраст не древнее верхнего плейстоцена, а, может быть, и голоцена. Остатки бобра, относимые к доисторическому периоду, когда пойма р. Урал была более облесённой, найдены по берегу р. Урал. Эти полуископаемые бобры близки к раннеисторическим бобрам – обитателям Дона и Волги. П.П. Сушкин (1908, цит. по Формозову, 1987) обнаружил кости бобра на реке Эмбе, а Р.С. Сатимбеков (1986) сообщает об обитании бобров в VIII–XII вв. в бассейне р. Иргиз, поскольку в те времена берега этих рек были покрыты урёмными широколиственными лесами. О промысле бобров яицкими казаками писал П.С. Паллас. До XVIII в. бобр был многочислен в бассейне р. Урал, но в 80-х гг. XIX в. южнее устья р. Илек он уже не встречался.

В конце XIX в. на р. Урал, видимо, обитал сибирский подвид *C. f. pohlei* Serebrennikov (1929). В XX в. из Оренбургской области стали проникать потомки бобров номинативного подвида *C. f. fiber* из Воронежского заповедника.

Вновь в Западно-Казахстанскую область бобры проникли в 1963 г. (Бурлинский р-н, пос. Жана-Гилай и Затонный). В 1973 г. бобр был обнаружен в 90 км южнее г. Уральска (с. Бударино). В 1974 г. у пос. Кирсаново был создан заказник (фото 47). Бобры обитают вдоль р. Урал до сёл Дарьинское и Январцево. Вне поймы р. Урал бобров находили по речкам Быковка, Ембулатовка, (правые притоки Урала), в низовьях рек Утва и Берёзовка (левые притоки Урала). В 1975 г., когда была сильная засуха, много бобров погибло (Млекопитающие Казахстана, 1977). В 1996–1997 гг., по данным Ф.Г. Бидашко, А.А. Джубанова (1998), граница ареала бобра достигла южной границы области. Самое южное поселение бобра на левом берегу р. Урал отмечено между посёлками Жанама и Сарман, где оно располагалось на небольшой старице примерно в 500 м от основного русла р. Урал. Другие поселения были обнаружены в районе Чёрной Ямы, напротив пос. Базар-Чулан и на левом берегу, у старицы Бекет в 10 км

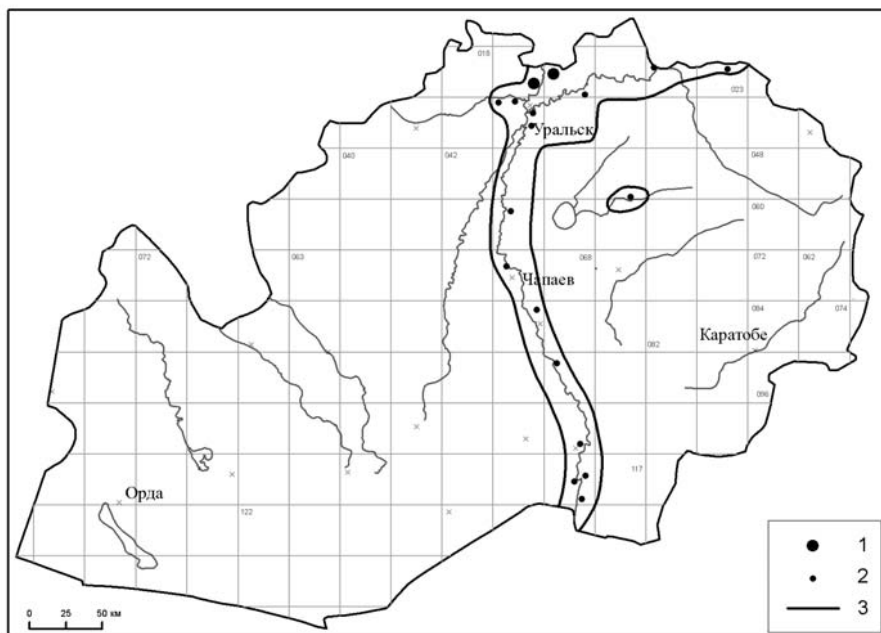


Рис. 46. Места обнаружения речного бобра: 1 –литературные данные; 2 –данные УПЧС; 3 –граница распространения в области

южнее пос. Калмыково (Тайпак). По опросам местных рыболовов и охотников, бобры появились в этих местах совсем недавно, скорее всего, после паводков 1993 и 1994 гг. Современное распространение см. рис. 46. Бобр обитает также в среднем течении р. Б. Ирғиз в Саратовской области (Беляченко, 2005). Размер выводка составляет 2.2–2.4, реже до 2.9 (Кудряшов, 1975; Фомичёва, 1959).

2.3.7.6. Степная мышовка

Костные остатки вида обнаруживаются в Зауральском палеоценозе с ранне-среднего голоцена (Дмитриев, 2001). В настоящее время область представляет собой среднюю и южную (до границы) части ареала (рис. 47). Ю. М. Ралль (1935) указывает на присутствие степной мышовки в Волго-Уральских песках. Б. А. Кузнецов (1948) регистрировал её в Урде и низовьях р. Урал. М. П. Демяшев (1964) отмечает, что вид встречается повсеместно, но довольно редок (фото 48). К югу от 50° с.ш. сотрудники УПЧС в 50-х гг. XX в. добывали ловушками Геро от 5 до 35 зверьков в год. В. А. Фоканов (1952) добыл степную мышовку у дер. Рожкова (север области). К. С. Ходашова добывала мышовок в окрестностях пос. Урда и Джаныбек, а также на Чижинских разливах. Чаще встречается в Чапаевском, Фурмановском районах. Нередка по берегам р. Урал по всей области (Кондрашкин с соавт. 1970) и на севере Гурьевской обл. (Ротшильд с соавт., 1969). В ЗММУ имеется экземпляр степной мышовки из пункта Кызыл-Куга на северо-востоке Гурьевской обл. Отмечена также в Заволжье Саратовской области: там она найдена у с. Песчаное Ровенского района и в Приурусланской степи у пос. Дьяковка Краснокутского р-на (Баскевич с соавт., 2003, 2005). В песчаной части более редка, чем на глинистых грунтах. По данным за 1947–1963 гг. из Фурмановского, Урдинского и Теректинского районов выводок состоит из 4–7 молодых, в среднем 5.7 ($n = 11$).

Сведения о виде приводятся в последующих главах.

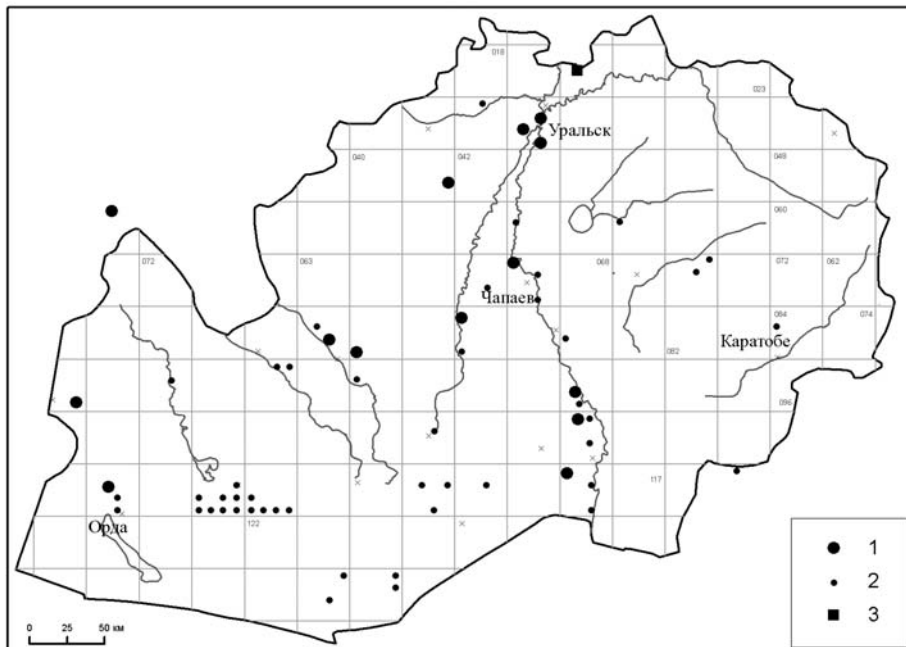


Рис. 47. Места обнаружения мышовок: степная: 1 – литературные данные; 2 – данные УПЧС; 3 – лесная мышовка, литературные данные

2.3.7.7. Лесная мышовка

Одна беременная самка с 5 эмбрионами была поймана в Приуральном районе в 1962 г. работниками ПЧС (рис. 47). Не исключено, что определение ошибочно¹.

2.3.7.8. Малый тушканчик

Один из наиболее многочисленных и широко распространённых видов тушканчиков в области (фото 49). Отсюда он известен с ранне-среднего голоцена (Узенский, Волго-Уральский и Зауральский палеоценозы), (Дмитриев, 2001). Ископаемые остатки малого тушканчика обнаружены в окрестностях пос. Мергенёвский, Чапаево, Харькин (Громов, 1957). Современное распространение в области и проходящая по ней северная граница ареала вида показаны на рис. 48. Е. И. Орлов, Г. А. Кайзер (1933, цит. По Огнёву, 1950) отмечали этого тушканчика возле с. Дьяковка Краснокутского района Саратовской области, А. С. Строганова (1954) – в Николаевском районе Сталинградской обл. (на широте г. Камышина). Б. А. Кузнецов (1948) встречал малого тушканчика у Новой Казанки, Калмыкова, в окрестностях оз. Индер, в песках Бийрюк, у Джамбейты, а также в Приерусланских песках (Саратовская обл.). М. П. Демяшев (1964) отмечает, что в южных районах области вид распространён повсеместно, а севернее 51° с.ш. его находки не известны. В ЗММУ имеются экземпляры из окрестностей оз. Индер и Джангалинского района. В. А. Фоканов (1954) отмечает собственные встречи малого тушканчика на север до Калмыкова – в пунктах Индер, Елтай, Харькин, Горы. Г. А. Кондрашкин с соавт. (1970) встречали малого тушканчика в «калмыковской пойме» р. Урал по об-им берегам – в том числе и к северу от Калмыкова у пос. Лебедек, Чёрная Яма, на левом берегу – Есенсай, Кызыл-Жар.

Согласно сводке «Млекопитающие Казахстана» (1977) северная граница распространения вида проходит иначе: по линии пос. Чапаево – низовья Эмбы; наши данные (рис. 48) подтверждают эти материалы. В середине XX в. в Саратовской обл. малый тушканчик был отмечен к югу от линии Дьяковка – Новоузенск; в начале XXI в. стал встречаться реже, не более чем 4–5 экз. на 100 км (Шляхтин с соавт., 2009). Как редкий, сокращающий свою численность вид известен из водораздельных территорий Саратовского Заволжья (Беляченко, 2005). В 50-х гг. XX в. малый тушканчик не был обнаружен севернее пос. Калмыково.

Для малого тушканчика оптимальны разреженные полынно-злаковые и эфемеровые ассоциации на плотных грунтах. В Актюбинской области занимает среди тушканчиков второе место, составляя 28,03% от всех в многолетних отловах (n=5031). Чаще встречается в Северном Приаралье (45,35% от зверьков этого вида) и на Заэмбинской равнине (28,1%). Приурочен к антропогенно изменённым участкам (Алашбай, 2012). В Западно-Казахстанской обл. малый тушканчик приурочен к окраинам песчаной части, встречается реже большого тушканчика. В Северных Кызылкумах, Каракалпакии и на Устюрте (Ротшильд с соавт., 1967; Бекенов, Мырзабеков, 1977; Сабилаев, 1967; 1971а) это массовый вид, чаще встречающийся на плотных грунтах, чем в песках. Численность его там высока и составляет 14–16 экз. на 10 км автомобильных учётов, а в Северных Кызылкумах (Каракалпакия) даже 30–50 на 10 км автомобильных учётов. В Ферганской долине малый тушканчик живёт на небольших участках целины среди полей. Плотность его там составляет около 3 экз./га. На северо-востоке Киргизии в марте-августе встречалось 1.2–6.6, в среднем 2.6 малых тушканчиков на 10 км маршрута, на гектар отмечается 11.7 нор и 4.8 экз./га. Здесь этот вид предпочитает глинистые участки с полынно-эфемеровой растительностью, нередко по границам полей (Янушевич с соавт., 1972).

¹ В Саратовском Заволжье и на северо-западе Западно-Казахстанской области возможно присутствие **тёмной мышовки**, *Sicista strandi* (группа *betulina*) или **мышовки Северцова** *S. severtzovi* (группа *subtilis*), однако это требует подтверждения (Баскевич с соавт., 2005).

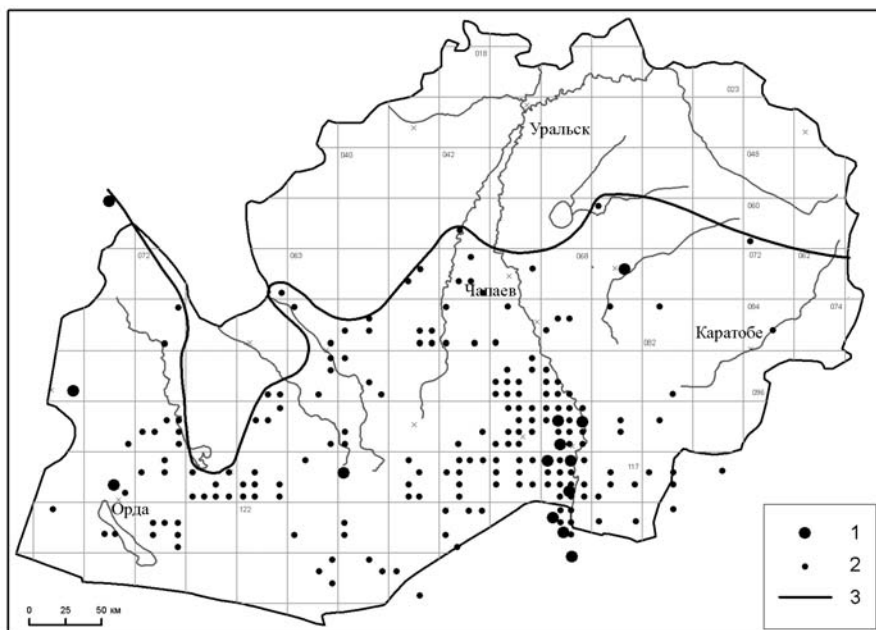


Рис. 48. Места обнаружения малого тушканчика: 1 – литературные данные; 2 – то же, данные УПЧС; 3 – северная граница ареала в области

Вид с довольно разнообразным питанием, в основном зеленояден. На Устюрте и в северо-западных Кызылкумах малый тушканчик питается почти исключительно зелёными частями растений (Сабилаев, 1971а). В Ферганской долине поедает также много насекомых (встречаемость желудков с насекомыми – 80%), (Павленко, Давлетшина, 1971; Павленко, 1975). Энергетическая обеспеченность популяции в Дагестане составляет в суточном потреблении 12–24 ккал (Магомедов, 1986).

Малый тушканчик – ночной зверёк, активен с 21 ч. вечером и ночью до 4 ч. утра. Для него характерна зимняя спячка. Зимний сон прерывистый, при температуре +2.6°C наблюдали выход на поверхность и зимой. (Сабилаев, 1971а).

На Устюрте спячка малого тушканчика продолжается 3.5–4.5 месяца (с 1 декады ноября до середины марта), южнее, на юго-западе Кызылкумов – 3–3.5 месяца (с 3-й декады ноября до 1 декады марта). В Западном Казахстане первые пробудившиеся весной зверьки известны с 16 марта. Конец активности во второй декаде декабря. В Кызылкумах и на Устюрте в холодные годы отмечена активность с конца марта, в тёплые – раньше, (Бекенов, Мырзабеков, 1977). В Фергане зверёк пробуждается в феврале (Павленко, Давлетшина, 1971; Павленко, 1975).

Беременность у малого тушканчика обычно длится 25–28 дней (Сабилаев, 1971а), в Фергане – 22–24 дня (Павленко, 1975). Половозрелость наступает в возрасте 3–3,5 мес. Часть самок созревает в июле-августе, самцы – к осени. Сеголетки не размножаются, участие отдельных сеголеток в размножении отмечено только в Ферганской долине (Павленко, Давлетшина, 1971). Процент повторных беременностей у взрослых самок невелик. Процент размножающихся самок в Северных Кызылкумах составляет 54.5–87.2%, а на Устюрте 31–84.3% (Сабилаев, 1971а; Бекенов, Мырзабеков, 1977), в Киргизии в месяц максимального размножения размножается 80% самок (Янушевич с соавт., 1972). В Актюбинской области среди зверьков преобладают самцы; беременные самки встречаются со второй половины апреля до июня. Максимум размножения (до 48,8% беременных самок) отмечен в начале мая. Один пик размножения, спад до сентября. Средний выводок – 4,2 детенышей на одну самку, в пик размножения – 4,8 (Алашбай, 2012).

В Западном Казахстане беременные самки малого тушканчика встречаются с середины апреля до первой декады июня. Южнее, в Фергане, размножение длится от марта до октября, бывает два пика размножения – в апреле и августе. Молодые появляются там в 20-х числах марта до начала апреля. Вторая беременность в Фергане бывает только осенью, а осенний пик размножения длится с середины августа до 20 сентября (встречи беременных самок), (Павленко, Давлетшина, 1971; Павленко, 1975). В Кызылкумах и на Устюрте первые беременные самки известны с середины марта. Там тоже бывает два пика размножения – в апреле и августе. Второй пик размножения приходится на 2-ю половину июня – июль (иногда июль – август), (Бекенов, Мырзабеков, 1977). Первые рожавшие самки наблюдались около 18 апреля, молодые появлялись 15 мая – 7 июня (Сабилаев, 1971а). Наиболее интенсивное размножение на Устюрте и в северо-западных Кызылкумах наблюдается в апреле – мае. В случае обилия осадков в размножении не бывает летнего перерыва (Павленко, 1975). В сильную засуху по всему ареалу возможно прекращение размножения или полное его отсутствие в течение всего сезона.

В Западно-Казахстанской области, по данным зоологов УПЧС, размер выводка у малого тушканчика невелик: в среднем встречается 3.52 ± 0.18 эмбрионов на 1 беременную самку ($n = 67$). Южнее выводок бывает более крупным. Так, средний выводок в Туркмении насчитывает 3.6–4.2, на Устюрте – 4.0–4.6, в Северных Кызылкумах 4.7–5.15 эмбрионов (Шенброт соавт., 1995; Бекенов, Мырзабеков, 1977; Сабилаев, 1971а). В первом выводке у самок больше эмбрионов, чем во втором (в Северных Кызылкумах 4.5 и 3.7). Молодые выходят на поверхность при весе 18–20 г (Бекенов, Мырзабеков, 1977).

В Дагестане интенсивность размножения тем выше, чем выше упитанность самок ($r = 0.95$), а также тем выше, чем лучше были кормовые (по урожаю семян) условия предыдущей осенью ($r = 0.89$), по Магомедову (1986).

Дальнейшие сведения об этом и прочих тушканчиках см. в последующих главах.

2.3.7.9. Большой тушканчик

В Западно-Казахстанской области находится центр ареала вида (фото 51). Большой тушканчик встречался в Западном Казахстане с конца хазарского времени, проникая к югу

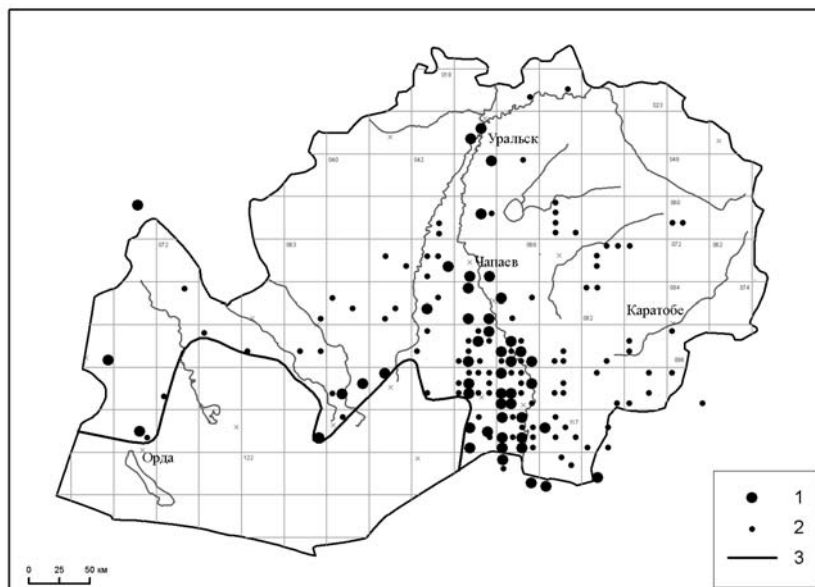


Рис. 49. Места обнаружения большого тушканчика: обозначения см. рис. 45.

до пос. Красный Яр. Плейстоценовые формы этого вида близки к таковым с юга Русской равнины. Для окрестностей оз. Индер известны находки и более древних форм (Громов, 1957). С территории области известен в Узенском палеоценозе (с ранне-среднего голоцена), а также в Волго-Уральском и Зауральском палеоценозах (с позднего плейстоцена) (Дмитриев, 2001). Б. А. Кузнецов (1948) также отмечает большого тушканчика для Саратовской области (Пугачёв, Приерусланские пески). Для современных условий А. С. Строганова (1954), В. Ф. Давидович (1964), А. В. Беляченко (2005) отмечают, что на юге левобережья Саратовской области это обычный вид. Численность большого тушканчика в Саратовском Заволжье составляет 7–9, до 15 экз. на 10 км ночного учёта (Шляхтин с соавт., 2009). Обнаружен, как и малый тушканчик, в погадках сов у горы Богдо (Строганова, 1954). В Актюбинской обл. большой тушканчик занимает третье место среди тушканчиков (11.17% от 5031 экз.), предпочитает полынно-биюргунные и полынно-итцигекские пустыни на глинистых грунтах, края соров, солончаков, саксаульники, иногда встречается на окультуренных участках по краю песков. На северном побережье Арала и в Предустюртье обычен. За 2 часа ночных учётов в свете фар встречалось 1–2 зверька. На северном Устюрте, где проходит южная граница его ареала, численность изреживается. Доля вида среди других тушканчиков составила в Северном Приаралье 48.2%, в полупустынной зоне области – 35.4%, в других районах меньше (Алашбай, 2012). Отмечен Б. А. Кузнецовым (1948) для Западного Казахстана (пос. Урда, Фурмановском, Казталовском, Теректинском, Тайпакском районах, в окрестностях Уральска, Чапаево, по рр. Илек, Чингирлау, в Каратобинском районе, у оз. Индер, в песках Бийрюк). В ЗММУ есть экземпляры из Джаныбека, Джангалинского района, Кара-Узенья, юго-западнее Терека.

На западе области в последние годы чаще держится у населённых пунктов. В. А. Фоканов (1954) отметил большого тушканчика возле оз. Индер и пос. Харькин. Г. А. Кондрашкин с соавт. (1970) наблюдали его на севере области по правому берегу Урала в окрестностях пос. Иртек, Январцево, Гнилое, по левому – Иртек, Бутурлин; южнее Уральска – на правом берегу в окрестностях посёлков Чаган, Колесово, Барановка, Прорвинок, по левому берегу – вблизи оз. Лопушистое и старицы Ерёмкина. В «чапаевской» пойме, те же авторы отмечают зверьков в урочищах Медвежье, Кожехарово на правом и Енбек – на левом берегу. В «калмыковской пойме» большого тушканчика наблюдали возле пос. Лебедок, Чёрная Яма, Есенсай, Кызыл-Жар. Распространён в области повсеместно (рис. 49). В Приуральном районе встречается изредка (Фоканов, 1952), как и на западе области.

В отличие от всех прочих тушканчиков этот вид предпочитает наиболее влажные и прохладные условия. Уровень потребления корма в Западном Прикаспии составляет 5.7–14.7 г сухого вещества в сутки на 1 особь. Питательность кормов составляет 400–590 ккал на 100 г абсолютно сухого веса корма, энергетическая обеспеченность 26.5–63.7 ккал/сут/особь, потребность – 54.7 ккал/ос/сут. По сравнению с обитающими там же малым тушканчиком и тарбаганчиком у большого тушканчика все показатели уровня потребления питания, энергообеспеченности и потребности в корме максимальны, а численность наиболее стабильна (Магомедов, 1990). Численность в Западном Казахстане составляет около 1.3 экз. /10 км ночного учёта в свете фар автомобиля. Активен с середины марта до начала ноября. Беременные самки встречаются с марта до мая. Среднее число эмбрионов на 1 беременную самку – 3.89 ± 0.46 ($n = 19$), что несколько выше, чем отмечал для Нижнего Поволжья Б. К. Фенюк (1929) – 3. В Актюбинской области беременные самки встречаются с начала апреля до середины июня. Размер выводка – 2–7 детенышей, чаще 3, до 3,5 в пик размножения (Алашбай, 2012).

Активно участвует в циркуляции чумы.

2.3.7.10. Тарбаганчик, или земляной зайчик

Тарбаганчик на территории области обитал в пределах Волго-Уральского и Зауральского палеоценозов с ранне-среднего голоцена (Дмитриев, 2001). Его ископаемые остатки находили от Чапаева до Индера (Громов, 1957).

Современное распространение и проходящая по области северо-западная граница ареала представлены на рис. 50. В ЗММУ есть коллекционные экземпляры из Джаныбека и Нового Уштагана. Б. А. Кузнецов (1948) отмечает тарбаганчика для Волго-Уральских песков, Урды, по р. Урал на север до 49° с.ш., у оз. Индер, по р. Илек, и в окрестностях Чингирлау. Вид отмечен этим автором также для Саратовской области (Приерусланские пески, окр. г. Вольска). Согласно сводке «Млекопитающие Казахстана» (1977), северная граница распространения проходит у с. Коловертное (75 км к югу от г. Уральска) (Фоканов, 1954), у сёл Пузаткин, Красный Октябрь (40–45 км к юго-востоку от г. Уральска) Зеленовского района, далее – к пос. Новороссийский Актюбинской области. В ее пределах тарбаганчик немногочислен и занимает четвертое место среди тушканчиков (1,9% от всех тушканчиков в отловах противочумной станции). Здесь он наиболее обычен в Северном Приаралье (42,6% от пойманных здесь тушканчиков) и в зоне полупустыни (38,2%) (Алашбай, 2012). Г. А. Кондрашкин с соавт. (1970), исследуя пойму р. Урал, находили тарбаганчика гораздо севернее – по правому берегу Урала у пунктов Иртек, Январцево, Гнилое, по левому – Илек, Бутурлин (фото 52). Те же авторы южнее Уральска отметили вид возле пунктов Чаган, Колесово, Барановка, Прорвинок по правому берегу Урала, в «чапаевской» пойме – по обоим берегам (Медвежье, Кожехарово, Енбек), в «калмыковской» пойме – также по обоим берегам (Лебедок, Чёрная Яма, Есенсай, Кызыл-Жар). По М. П. Демяшеву (1964) южнее Уральска вид встречается повсеместно, при этом он многочисленнее большого и малого тушканчиков. К. С. Ходашова (1960) отмечает, что тарбаганчик при учётах с автомобиля в свете фар на северо-западе области встречался от 0.6 до 12.4 раз на 10 км маршрута. В 50-х гг. XX в. он и там был самым многочисленным из тушканчиков, Ю. М. Ралль (1935) находил его возле Урды. А. С. Строганова (1954) отмечает, что в Саратовском Заволжье тарбаганчик обычнее, чем малый тушканчик. Там его ареал доходит до широты Вольска, его отметили в окрестностях Валуек, у горы Богдо. В начале XXI в. на водоразделах юга Саратовского Заволжья зверек имеет статус очень редкого исчезающего вида (Беляченко, 2005). Отмечен в Новоузенском, Краснопартизанском районах (обилие

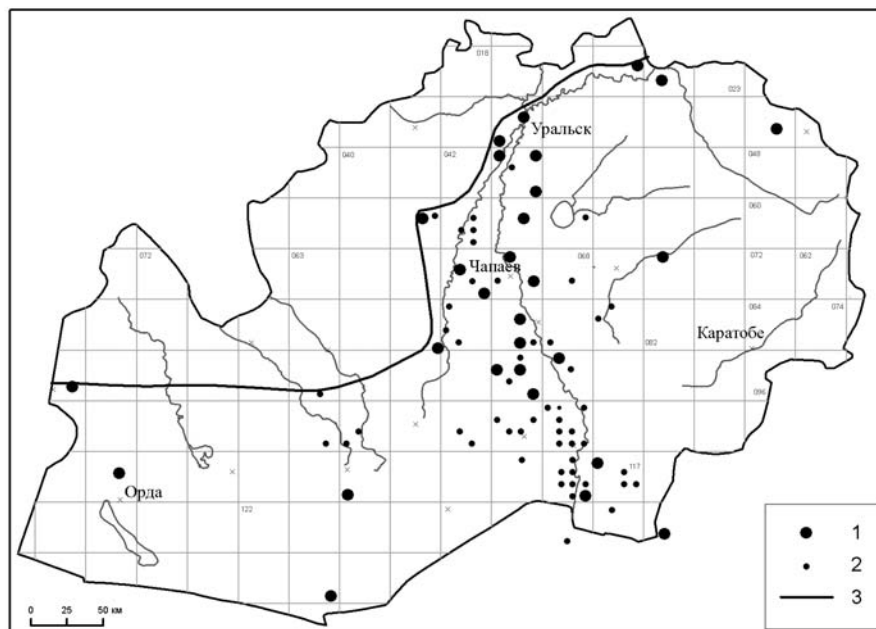


Рис. 50. Места обнаружения тарбаганчика: 1 – литературные данные; 2 – то же, данные УПЧС; 3 – северо-западная граница ареала в области

менее 1 экз. на 10 км ночного учёта (Шляхтин с соавт., 2009). Сопоставляя наши и литературные данные, можно предположить, что в западной части Западного Казахстана также происходит изреживание, а, может быть, и сокращение ареала тарбаганчика.

Тарбаганчик чаще встречается на плотных грунтах, на левобережье р. Урал в Западном Казахстане – на takyрах, пухляках с редкой полынно-солянковой растительностью. В средней части дельты Волги зверёк обитает на склонах и у подножья Бэровских бугров, устраивая свои норы на уплотнённых, почти лишённых растительности участках. Чем гуще растительность, тем меньше нор. Число нор на голых солончаках составляет 12–16 на га (Кондрашкин, Едыкина, 1957). Южнее, на Устюрте и в Кызылкумах зверёк также приурочен к твёрдым засоленным грунтам, takyрам, где плотность его жилых нор в благоприятных участках примерно такая же – 10–15 на га, (Сабилаев, 1967). В Северных Кызылкумах тарбаганчик придерживается плотных грунтов, избегая больших песчаных массивов; норы часто устраивает в развалинах глинобитных строений, могил, на пустырях у посёлков (Ротшильд с соавт., 1967). Длина нор составляет летом 250–425 см при глубине гнезда у кормящих и беременных самок около 50 см, у остальных – 37–39 см. Зимовочные норы имеют длину 480–500 см, а гнездовая камера помещается на глубине 60–91 см. «Камеры спячки» расположены заметно ближе к поверхности земли, в разных условиях на глубине 16–84 см, тогда как гнездовые камеры в тех же условиях – на глубине 78.9–138.5 см. (Кондрашкин, Едыкина, 1957). В Туркмении тарбаганчик спит также не в гнезде, а в специальной камере без подстилки, расположенной на глубине 30–50 см. Гнёзда располагаются глубже – на расстоянии 50–90 см от поверхности земли (Скворцов, 1955).

В дельте Волги залегание тарбаганчиков в спячку происходит в октябре-ноябре, когда температура воздуха опускается ниже 0°C (Кондрашкин, Едыкина, 1957). На Устюрте и в Северо-Западных Кызылкумах залегание молодых зверьков отмечается 10–12, а иногда и 20 ноября, когда ночами температура становится регулярно ниже –5°C. Г.Н. Скворцов (1964) отмечает, что в Новом Уштагане (центр Волго-Уральских песков) тарбаганчик регулярно впадает в спячку, тогда как южнее нередко при каждом потеплении он выходит на поверхность. В Туркмении тарбаганчик залегает в спячку в целом позже, в середине ноября – конце декабря, пробуждается в конце февраля – начале марта. В феврале – марте пробуждаются тарбаганчики и в дельте Волги. В Северо-Западных Кызылкумах земляной зайчик активен с начала апреля. Пробуждение происходит, когда температура воздуха превысит +2+3°C (Сабилаев, 1967). Продолжительность спячки в Туркмении составляет 3–3.5 месяца (Камнев с соавт., 1959), в дельте Волги – 4–4.5 месяца. В районе дельты Волги первыми залегают и первыми пробуждаются от зимней спячки взрослые самцы, затем – взрослые самки, и, вероятно, последними – молодые осенних выводков (Кондрашкин, 1959).

В Волго-Уральских песках обмен кислорода у тарбаганчика минимален летом и составляет в июле 649–2050 мл/кг/час. В области низких температур (5–10 °C) терморегуляция нарушается. Критическая точка обмена выражена чётко: летом +35 °C, осенью +30 °C. При внешней температуре +5 °C температура его тела значительно ниже, чем при +20 +35 °C. В целом потребление кислорода у тарбаганчика ниже, чем у мохноногого или малого тушканчиков из тех же мест (Скворцов, 1959).

Для севера Гурьевской области К. А. Роговин (1985а) указывает, что величина индивидуальных участков тарбаганчика возрастает с увеличением плотности населения вида ($r=0.9$), вплоть до полного перекрытия территорий участков. В территориальных группировках плотность тарбаганчиков может достигать 15–20 экз. на га, вне их – 1 экз./га; зверьки, встречающиеся вне территориальных группировок, обычно не имеют индивидуальных участков. Пробежки самок составляют 37–50 м при высокой и 49–50 м – при низкой численности, у самцов – около 75 м.

Вид в основном зеленояден, предпочитает биюргун. А.С. Сабилаев (1971б) установил, что слепая кишка (ответственная за переваривание клетчатки и зелёной массы) у тарбаганчика вдвое длиннее, чем у живущего здесь же малого тушканчика. Насекомых тарбаганчик ест гораздо реже, чем малый тушканчик. В Западном Прикаспии уровень потребления

энергии у тарбаганчика ниже, чем у живущих здесь же малого или большого тушканчиков, составляет 2.5–5.2 г сухого вещества/сутки/особь. Питательность его корма близка к таковой малого тушканчика и составляет 370–560 ккал, как и энергетическая обеспеченность (13–25 ккал), но потребность в корме меньше, чем у других видов (15 ккал/ос./сутки). Наблюдается тесная корреляция плотности популяции с упитанностью ($r=0.89$), Магомедов (1990).

Размножение в Туркмении происходит с марта по май, обычно отмечается 1, реже 2 помёта – весенний и летне-осенний (Камнев с соавт., 1959). В весеннем размножении участвуют все самки, в летне-осеннем – меньшее количество. Г. И. Шенброт (2005) для Туркмении уточняет, что при численности 2–3.5 на 1 км учёта тарбаганчик размножается с апреля и имеет два выводка, редко три. Выводок обычно состоит из 2–5 детёнышей. В дельте Волги наблюдается два подъёма интенсивности размножения – в мае и в августе. В осеннем размножении участвует до 100% самок, в весеннем – до 75%. Летний перерыв в размножении, как и в Астраханской области по данным Н. И. Лариной (1939, цит. по Г. А. Кондрашкину, Едыкиной, 1957), составляет 1–1.5 месяца. Размер выводка составляет 2.7 весной и 3.6 – осенью. Осенью размер выводка меньше (3.3 на 1 самку), чем число эмбрионов или плацентарных пятен (3.7–3.8). Авторы считают, что каждая самка приносит один помёт за сезон. (Кондрашкин, Едыкина, 1957). В Гурьевской области, как и южнее, также наблюдается два сезонных пика размножения, во втором иногда участвуют и самки-сеголетки. Второго помёта весной в Гурьевской области не наблюдается. В размножении участвует 93–100% половозрелых самок, независимо от уровня плотности, а в осенней волне участвует 88–100%. Максимальный процент беременных самок наблюдался в апреле на Устюрте (34.4) и в мае – в Кызылкумах (50%). Осенью отмечалось размножение сеголеток, а у отдельных самок наблюдались повторные выводки. Процент размножающихся самок составляет 88.8% в июне и 45.6 – в сентябре на Устюрте, 40% и 90% соответственно – в Кызылкумах. Число эмбрионов 1–6, в среднем 3.4 на 1 беременную самку на Устюрте и 3.3 – в Кызылкумах (Сабиллаев, 1971б).

При низкой плотности средний размер выводка в Гурьевской области оказывается более крупным за счёт большего участия в размножении старых, более крупных самок.

В Западно-Казахстанской области среднее число эмбрионов равно 3.08 ± 0.08 (от 2 до 6, $n = 116$). По нашим расчётам на основе данных цитированных выше авторов, в Кызылкумах интенсивность размножения ИР (СЧЭ*% размнож. самок) составляет 132 весной и 327 – осенью, на Устюрте – 299, а в Гурьевской области – 329 молодых на 100 самок.

Таким образом, для тарбаганчика на большей части ареала самки дают по одному помёту в год (что требует уточнения), а молодые самки размножаются почти везде осенью в сезон рождения.

Среди врагов тарбаганчика в дельте Волги – змеи (водяной уж и узорчатый полоз), а также другие хищники. Основной фактор гибели – неблагоприятные температурные условия зимы (Кондрашкин, Едыкина, 1957).

2.3.7.11. Приаральский толстохвостый тушканчик

В Западно-Казахстанской области проходит северо-западная граница ареала (рис. 51). Вид встречается в зауральной части области. На север проникает до широты пос. Чапаево (Громов, Ербаева, 1995). В Каратюбинском районе отмечен у б. совхоза «Аккоза» и возле пос. Джамбейты (Афанасьев, 1960). М. П. Демяшев (1964) считает, что вид в зауральной части доходит к северу до оз. Челкар. Г. С. Карелин, по В. А. Фоканову (1954) находил этого тушканчика в районе оз. Индер, В. И. Маштаков – в Зауралье на северо-востоке Гурьевской области (Кара-Бау). На юго-востоке области численность приаральского толстохвостого тушканчика достигает 5 экз./км маршрута (Настюков, 1973). В Урало-Эмбинском междуречье (Сильверстов с соавт., 1969) предпочитает плотные глинистые биюргуново-полынные плато с поташником и солянками. Избегает мест с густой растительностью, обитает в полупустынях и сухих степях вдали от дорог и троп. Зверёк широко распространён на севере Устюрта, в Приаралье, где придерживается разреженных биюргунников на глинистых такырах и других плотных грунтах (Сабиллаев, 1971б).

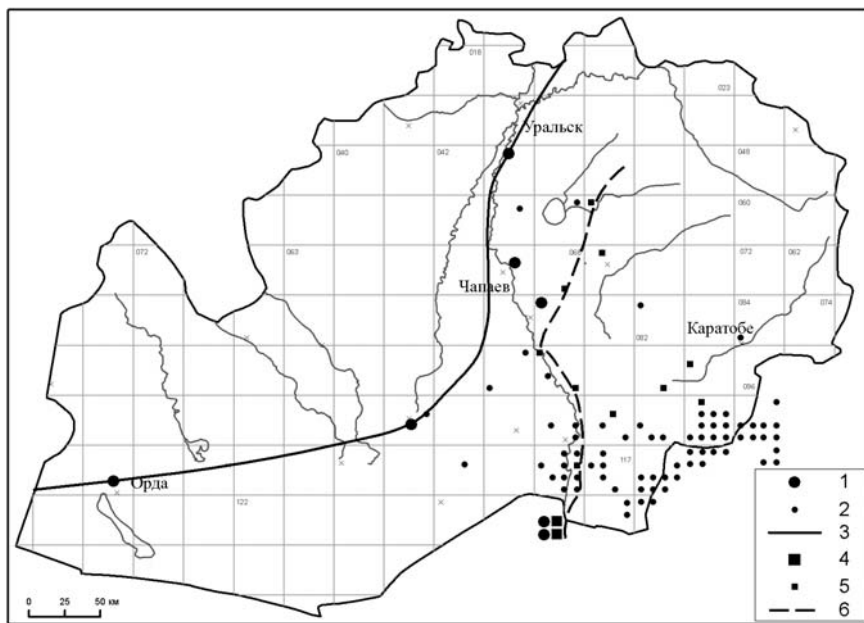


Рис. 51. Места обнаружения емуранчика (1 – литературные данные; 2 – то же, данные УПЧС 3 – западная граница ареала в области) и приаральского толстохвостого тушканчика:(соответственно, 4, 5 и 6)

лаев, 1967). В Актюбинской области 83,3% представителей вида поймано в полупустынной зоне, остальные – в Северном Приаралье. Везде, кроме Урало-Уильского междуречья, обилие вида довольно высоко – около 10 особей на 10 км ночного учета, в Северном Приаралье – 17,3 (минимум 5,3). Избегает колоний больших песчанок (Алашбай, 2012). На юге Западно-Казахстанской обл. для 1964 г. В. Б. Сильверстов с соавт. (1969) отмечают плотность 17–20 зверьков на 100 км учёта. Здесь этот вид также предпочитает такыровидные солонцы и другие твёрдые субстраты среди песков. Весной выходит из спячки после 12 апреля, а в июле – августе уже почти не встречается на поверхности (Шенброт, 1982). Наиболее активен в тёмное время суток в апреле-июне и сентябре. По характеру питания преимущественно зеленоядный вид (предпочитает зелень биюргуна). Самки дают один выводок в год. Размножается с конца апреля до начала июня. Молодые появляются с конца мая до конца июня. В выводке 4 детёныша, южнее – наблюдались самки с 5 и 6 эмбрионами (Шенброт, 1980; 1982); в Актюбинской области поймана также 1 самка с 4 эмбрионами (Алашбай, 2012).

2.3.7.12. Емуранчик

Зверёк известен на территории области из Узенского и Зауральского палеоценозов с ранне-среднего голоцена (Дмитриев, 2001). Полуископаемые формы емуранчика были обнаружены в погадках филина на оз. Индер (Громов, Парфенова, 1950).

По области проходит современная северная граница ареала (рис. 51). И. М. Громов и М. А. Ербаева (1995) очерчивают ее от Камышина в направлении на Уральск. Б. А. Кузнецов (1948) встречал емуранчика в Урде, у оз. Индер, в песках Бийрюк. Вид был найден в 10 км к югу от г. Камышина и возле с. Валуйки в Саратовском Заволжье (Строганова, 1954). К. С. Ходашова (1960) обнаружила емуранчика у пос. Мухор. М. П. Демяшев (1964) отмечает, что емуранчик широко распространён в Зауралье. В степной части он немногочислен, придерживается такыров и слабо заросших редкой полынно-солянковой растительностью пухляков. Южнее, в Каратюбинском районе его плотность в 50-е

годы составляла 8–12 экз./га. В Приуралье вид встречается реже; отмечен в Джангалинском и Чапаевском районах. В Рын-песках его наблюдал Ю.М. Ралль (1935). Самая северная находка емуранчика, согласно М.П. Демяшеву (1964) – известна из урочища Ханкуль в 40 км к юго-востоку от г. Уральска. Г.А. Кондрашкин с соавт. (1970), изучая фауну поймы р. Урал, нашли его только на левом берегу. Они отметили, что поселения встречаются к северу до низовьев р. Барбастау. К югу от Уральска те же авторы нашли емуранчика возле оз. Лопушистое, старица Ерёмкина, а в левобережной «чапаевской пойме» – возле пункта Енбек, и ниже – у пунктов Есенсай, Кызыл-Жар. На севере Гурьевской обл. Е.В. Ротшильд с соавт. (1969) встречали емуранчика только на левом берегу Урала. В Актюбинской обл. емуранчик – самый многочисленный вид среди тушканчиков (составил 55.7% от всех). Чаще всего наблюдается на Заэзбинской равнине, там поймано 62.6% от всех емуранчиков и в Северном Приаралье (21.03%), реже – в полупустынной зоне области (16.2%); на Северном Устюрте его почти нет (Алашбай, 2012). Обитает повсюду, предпочитает глинистые пустыни с полынно-биюргунной растительностью, встречается по берегам соров, солончаков, в саксаульниках, по шлейфам песков, на супесных и суглинистых участках.

Норы этот тушканчик устраивает на плотных песчаных суглинках, ашиках или такырвидных солончаковых плешинах среди барханных гряд в песчаной части области. На таких участках его численность достигает 2.5–7 экз./га. О.Н. Шекарова и В.В. Неронов (2003) показали, что на Чёрных землях в Калмыкии в условиях восстановления растительности после скотобоя поселения емуранчиков были приурочены к высокотравно-злаковым растительным ассоциациям и закреплённым пескам с плотностью 5–6 зверьков на га летом и 20–22 – осенью. Благодаря особенностям локомоции они могут заселять более заросшие участки (с проективным покрытием до 50%), чем другие тушканчики.

Наземная активность начинается обычно с апреля. В Ильменной подзоне Северо-Западного Прикаспия Н.Я. Мокроусов (1957) за 8 лет наблюдений один раз отметил пробуждение емуранчиков в конце февраля, дважды – в начале апреля, чаще же – в марте (трижды – в середине месяца). Беременные самки отмечены с 3-й декады марта по 1 августа, пик числа встреч беременных самок в конце апреля – начале мая. Среднее число эмбрионов в Западном Казахстане – 4.33 ± 0.43 (от 3 до 7, $n = 12$), в Ильменной подзоне Северо-Западного Прикаспия меньше – от 3.9 до 4.08 (от 1 до 8). Первая рожавшая самка отмечена 16 апреля, а первые молодые – с 15 мая. Половозрелые самки приносят 1 выводок в год в отличие от мохноногого тушканчика, у которого самки иногда приносят и второй выводок. Молодые емуранчики в год своего рождения не размножаются (Мокроусов, 1957; Шенброт, 1982). В Актюбинской области в третьей декаде апреля бывает пик размножения (до 60,2% беременных самок). Размер выводка – 4,7 эмбриона на одну самку (2–9). В местах, где вид многочислен, активно участвует в циркуляции возбудителя чумы (Алашбай, 2012).

2.3.7.13. Мохноногий тушканчик

Древний подвид мохноногого тушканчика *D. s. caspicus* Dm. 1999 обитал в Волго-Уральских песках с конца плейстоцена до раннего голоцена. После магышлакской регрессии постепенно трансформировался в современный подвид *D. s. innae* Ogn. 1930 (Тропин, 1977; Дмитриев, 2004), фото 53.

В области проходит современная северная граница ареала (рис. 52). Б.А. Кузнецов (1948) отмечает мохноногого тушканчика для Волго-Уральских песков, Урды, окрестностей оз. Индер, Сор-Куль, песков Бийрюк, а также в окрестностях Чингирлау. В ЗММУ имеются сборы из Нового Уштагана и Джангалинского района (урочище Кум-Берген). В Волго-Уральских песках его отмечают Ю.М. Ралль (1935), Ю.М. Казанцева Б.К. Фенюк (1937). Б.С. Виноградов (1937) считает, что на север мохноногий тушканчик проникает до песков Кокджида. И.М. Громов, М.А. Ербаева (1995) проводят северную границу ареала вида через пос. Урда и Индерборский. М.П. Демяшев (1964) отмечает, что в приуральной части распространение мохноногого тушканчика совпадает

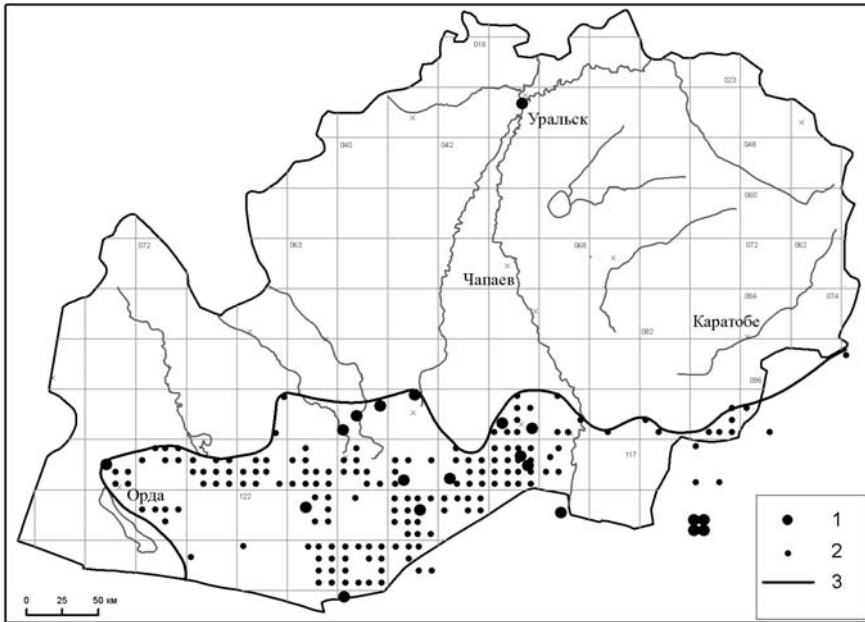


Рис. 52. Места обнаружения мохноногого тушканчика: обозначения см. рис. 48

с границей песков (на север до 49° с.ш.), что ближе к истине; он распространён широко и довольно равномерно, с плотностью 2–6 экз./га. Восточнее реки Урал он обитает в песках Каратюбинского и Джамбейтинского районов; зоологи УПЧС здесь не отлавливали зверька севернее 46° с.ш. Этот вид ежегодно встречается в песках Южного и Северо-Восточного песчаного ЛЭР (территория Джангалинского района), примерно в 2/3 лет – в песках окрестностей пос. Урда, в Тайпакском районе и в песках левобережья. Зверек имеет островные поселения, разбросанные по всей Актюбинской области; они приурочены к пескам. В песках Большие Барсуки и по Уилу на 25 капканов попадалось 3–4 (до 7) мохноногих тушканчиков (Алашбай, 2012).

Мохноногий тушканчик – типичный псаммофильный вид. В центре ареала, в Западных Кызылкумах и на Устюрте (Сабилаев, 1967; 1971в) чаще всего приурочен к полужакрепленным пескам, поскольку зверькам необходимы оголенные вершины песчаных бугров или гряд. Средняя численность составляет в этих условиях 2–5 экз./га, нор – 1.5–3.2 и более на га. Весной отмечается 2–3, а в сезонный пик численности – 7.9 экз./га. В южной части этого региона зверёк придерживается мелкобугристых и грядово-ячеистых песков, где его численность выше (в среднем 5–8 экз./га). В Северных Кызылкумах (Ротшильд с соавт., 1967) чаще встречается на такырах, чем в песках, чаще в восточных районах, чем на западе, где простираются значительные массивы песков. В Центральных Каракумах (Камнев с соавт., 1959) мохноногие тушканчики придерживаются слабо заросших песков. Поедает различные части растений, характерна сезонная смена кормов.

В Западно-Казахстанской области спячка мохноногого тушканчика длится 4–5 месяцев, тогда как южнее, в центре ареала (Западные Кызылкумы) – от 31 до 60 дней в январе и феврале. В Туркмении, в отличие от более северных районов, спячки практически нет, т.к. корма достаточно, а низкие температуры редки (Виноградов, Аргиропуло, 1931; Камнев с соавт., 1959). Зверьки бодрствуют и при снеге толщиной 3–5 см при температуре -2 – 2.5° С. Суточная активность начинается через 20–40 минут после захода солнца и длится до 4–5 часов утра в апреле или до 2–3 ч. утра в июне (Сабилаев, 1971в).

Г.Н. Скворцов (1964) установил, что на западе Казахстана потребление кислорода мохноногим тушканчиком составляет летом 1702–1672, а весной и осенью больше – 2104–2238

мл/кг веса тела/час. Критическая точка обмена выражена нечётко. Обмен O_2 более интенсивный, чем у тарбаганчика. Предпочитаемая температура возрастает от весны к осени: в апреле 30,6, в июне – 33,1, в октябре – 42,3°C. Количество гемоглобина также выше, чем у тарбаганчика. Температура тела более устойчива, чем у тарбаганчика. При снижении внешних температур в Туркмении обмен поддерживается на более низком уровне, чем в Волго-Уральских песках. Норы в Туркмении по сравнению с Западно-Казахстанской обл. глубже и зимой (до 175 против 150 см) и летом: 60–80 против 40–70 см (Казанцева, Фенюк, 1937).

Беременность длится 22–25 дней. В Актобинской области размер выводка 3,3 ($n=10$), Алашбай, 2012. В Западно-Казахстанской области в мае обычно встречается около 20% беременных самок, а средняя величина выводка составляет 3.11 ± 0.06 ($n=306$) на одну беременную самку. Размножение длится в Волго-Уральских песках с апреля по август, бывает два помёта в год. Во время второго пика в размножении участвуют и зверьки – сеголетки. В Кызылкумах размножение длится с марта по июль, реже с февраля, с максимумом в марте – апреле. Слабый второй пик размножения бывает летом. В апреле – мае беременными бывают около 40% половозрелых самок. Рождение детёнышей совпадает с массовым плодоношением эфемеров. В июне среди самок отмечается 66% рожавших. Молодые появляются с начала июня. В выводке бывает 1–8, чаще 4 детёныша. В первом помёте до 8, во втором – 2–3 детёныша. В Туркмении размножение начинается с конца февраля. Далее там возможен летний перерыв в размножении, снова оно начинается в августе и идёт до конца месяца. Размер выводка гораздо больше, чем в Западно-Казахстанской области – 4,5 детёныша (Шенброт с соавт, 1995).

2.3.7.14. Гигантский слепыш

Слепыш – стенобионт, предпочитающий географически ограниченные увлажнённые и сухие песчаные массивы (Демяшев, 1964; Млекопитающие Казахстана, 1978), в связи с чем образует островные поселения на небольшой территории (рис. 53, фото 54, 55).

В засушливые периоды плейстоцена и голоцена ареал вида сокращался, а во влажные и холодные периоды – расширялся. Существенно влияли на эти процессы также трансгрессии и регрессии Каспия (Формозов, 1938). На большей части ареала плотность вида составляет сейчас 0,2–2,3 экз./га (Махмутов, 1980). Р.М. Иркалиева (1990) считает, что современный ареал гигантского слепыша охватывает в Казахстане Западно-Казахстанскую, Актюбинскую и Гурьевскую области. Б.А. Кузнецов (1948) отмечал присутствие слепыша у впадения р. Темир в Эмбу. ЗММУ располагает образцами с правого берега р. Калдыгайта (Каратобинский район Западно – Казахстанской обл.), пунктов Ак-Коль, Шалгын, Кара-Тюбе того же района, а также с берегов р. Шиили и пункта Тыкыш-Тыбай. В настоящее время река Калдыгайты, а также пункты находок Жаксыбай, Жекензысай (к северо-западу от впадения р. Киил в Уил) относятся к Актюбинской области (Гарбузов, 1964). Р.М. Иркалиева – Хибашева (1986) наблюдала гигантского слепыша в песчаном массиве Кутузюк-Кум в окрестностях пос. Таныштыбай и пос. Кос-Куль. В песках Кутузюк-Кум максимальная плотность отмечена на прилежащих к пескам равнинах и в межбугровых понижениях (2 экз./га, до 3 поселений на га). На западе и севере этот массив пересекают реки Булдуурта и Шиили.

В среднем течении р. Эмба по правому берегу в районе притока Темир (Гурьевская обл.) Ю.С. Лобачёв (2004) повторно обнаружил поселения слепыша. В Западно-Казахстанской области проходит северо-западная граница ареала. На правобережье р. Урал в 1809 г. его добывал П.С. Паллас, а во времена Э.А. Эверсманна (1850) в междуречье Волга – Урал его уже не встречали. Э.А. Эверсманн (по Афанасьеву, 1960) добывал слепыша в низовьях реки Урал. В зауральной части области гигантский слепыш обитает южнее 50° с.ш. Встречается и на юге Чингилауского района Западно-Казахстанской области, отмечен в песках на лесной даче Кара-агач в 90 км от пос. Джамбейты, где заселяет лесную опушку и остепенённые участки; максимальная плотность здесь наблюдается в мелко-бугристых песках

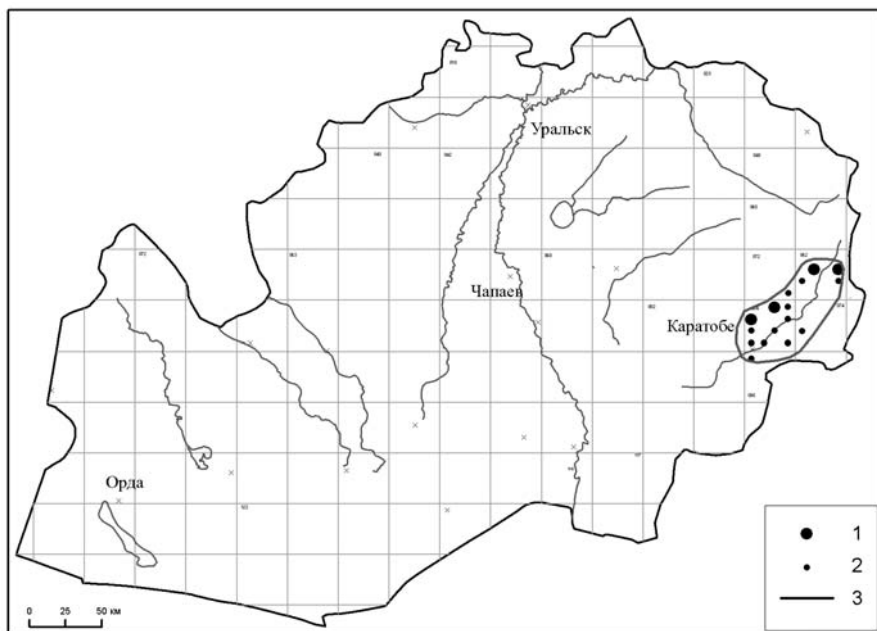


Рис. 53. Места обнаружения гигантского слепыша: 1 – литературные данные; 2 – то же, данные УПС; 3 – места его распространения в области

по краю леса. В 1973–1982 гг. максимальная отмеченная здесь численность составляла 0.3 экз./га, в отдельные годы около 0.8 экз./га на участке в 10 тыс. га.

Зверёк обитает также в окрестностях пос. Джембейты, в устье р. Темир и в Каратюбинском районе – в песках Карагандыкум между реками Калдыгайты и Жаксыбай, (Млекопитающие Казахстана, 1977). Обитает также в Актюбинской обл., где его плотность достигает местами 2–4 экз./га.

Этот слепыш встречается в крупнобугристых песках, на опесчаненных равнинах и в долинах рек. На некоторых участках бугристых песков и в киячниках плотность его поселения составляет 2–2.5 экз. на га. Крупнобугристые и бугристые пески Ак-Кумы всхолмлены, разрушены ветровой эрозией. Зверьки здесь чаще встречаются на равнинах около бугров и склонов оврагов. Численность ниже. В целом учёт гигантского слепыша на заселённой площади в 30 тыс. га выявил обитание около 3600 особей, т.е. 0.12 экз./га (Иркалиева, 1990). В Актюбинской области обитает возле песчаных массивов на супесях со значительной влажностью и обилием злаков (пырей, кияк, еркек, тростник), в чивьниках встречается реже (Махмутов, 1986). Максимальная плотность слепыша в этих местах составляет 0.3–1.2 экз./га, на барханных песках – 0.6. В спячку не впадает. Индивидуальные участки имеют размер от 0.9 до 5.7 га. Осенью общая длина ходов одного зверька составляет около 250 (до 700) м. Окружность выброса 172 см, высота – 26 см (Махмутов, 1980).

В песчаном массиве Кутузюк-Кум (Иркалиева-Хибашева, 1986) слепыш наиболее активен весной, до конца мая, когда он делает до 12 (чаще 2–3) выбросов земли за сутки. Обычно роющая деятельность приурочена к дневному времени суток. Осенью зверьки часто чистят и углубляют норы. Зимой роющая деятельность выражена слабо. Выводок состоит из 2–6 детёнышей. Расселение молодых происходит в 2–3 месячном возрасте.

Зверёк занесён в Красную Книгу Республики Казахстан (2010), которая рекомендует организовать заказник по охране вида на территории дачи Карагач.

Материалы об этом и последующих видах грызунов содержатся также в других разделах книги.

2.3.7.15. Серый хомячок

Распространение и история изучения вида в области. По А. И. Дмитриеву (2001), хомячок обитал на территории Узенского и Зауральского палеоценозов с ранне-среднего голоцена, а в Волго-Уральском палеоценозе – с позднего плейстоцена. И. М. Громов (1957) находил его остатки на отмелях на Подшиваловском перекате р. Урал.

В настоящее время Западно-Казахстанская область представляет собой северную часть ареала серого хомячка (рис. 54). Б. А. Кузнецов (1948) регистрировал вид в Фурмановском, Казталовском, Теректинском, Приуральном районах, в окрестностях Новой Казанки, Урды, в Волго-Уральских песках, в Каратобинском районе, а также возле г. Вольска (Саратовская обл.). К. С. Ходашова (1960) находила кости серого хомячка в погадках хищных птиц недалеко от Джаныбека. Ю. М. Ралль (1935) отмечает вид для Урды, а Н. В. Щепотьев (1970) – для Нового Уштагана (фото 56), песков Джангалинского и Тайпакского районов. М. П. Демяшев (1964) указывает, что на плотных грунтах (к северу от 49° с.ш., особенно на севере области), серый хомячок редок. Г. А. Кондрашкин с соавт. (1970) в пойме р. Урал наблюдали серого хомячка по левому берегу южнее г. Уральска (окр. оз. Лопушистое, старица Ерёмкина), в «чапаевской пойме» (урочища Межвежье, Кожехарово, Енбек) и в «калмыковской пойме» (Лебедек, Чёрная Яма, Есенсай, Кызыл-Жар); ещё ниже в пойме Урала, уже на севере Гурьевской области серого хомячка отлавливали Е. В. Ротшильд с соавт. (1969). В песках Западного Казахстана этот зверёк обычен – осенью в давилки попадает около 1 серого хомячка на 100 ловушко-суток. На юге Западно-Казахстанской области за 1957–66 гг., в песках отловлено 85% зверьков ($n=1828$). В Саратовском Заволжье был обнаружен в Пугачёвском районе (Строганова, 1954), а также в Краснопартизанском и Краснокутском районах, где его численность не превышает 0.1–0.3 экз. на 100 лс (Шляхтин с соавт., 2009).

Прерывистый зимний сон начинается в октябре (Щепотьев, 1959б). В погребах, жилых домах и скирдах этот хомячок может оставаться активным и даже размножаться всю зиму.

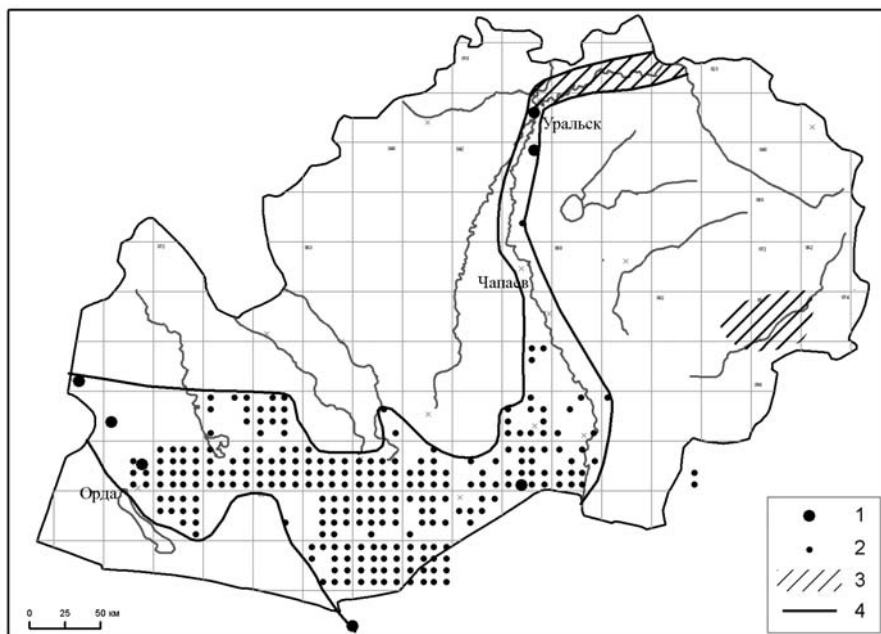


Рис. 54. Места обнаружения серого хомячка: 1 – литературные данные; 2 – то же, данные УПЧС; 3 – места его распространения в области; 4 – граница ареала вида в области

Так, цитируемый автор наблюдал в Александрово-Гайском Саратовской области и в Чингирлауском районах Западно-Казахстанской области самок, размножавшихся в январе и феврале в скирдах и жилых помещениях. Зимнее размножение серого хомячка отмечает также Г. С. Давыдов (1964) в Таджикистане. В Северных Кызылкумах этот зверёк придерживается главным образом районов древнего поливного земледелия, особенно часто встречается на старозалежных землях, реже – по сухим руслам рек. Единично попадает в этом районе и в домах человека (Ротшильд с соавт., 1967). В Каракалпакии (Кызылкумы, Устюрт) среди песков заселяет такыры, щебнистые равнины, в оазисах – залежные земли и поселения человека. Численность на Устюрте составляет 0.5–1, до 4 экз. на 100лс (Асенов, 1988). В Туркмении серый хомячок синантропен, но встречается в оазисах и по берегам водоёмов (Маринина, 2005а).

В Киргизии обитает на целинных степных участках с преобладанием злаковой растительности, нередок в древесно-кустарниковых биотопах, садах и парках, особенно заросших бурьянами. Наиболее многочислен на злаковых полях и в постройках человека. Численность везде невысока, не превышает 2–6% попадания. В норах обычно бывает одно гнездо на глубине 30–50 см с мягкой выстилкой, 1–2 кладовые с семенами, плодами и листьями. Часто использует норы других грызунов (сусликов, песчанок, мышевидных). В постройках человека обитает в подпольях и пустотах стен. В спячку здесь не впадает, зимой активен при глубоком снеге и температуре –15–20°С как в природных биотопах, так и в скирдах и постройках человека. Зимой активность резко снижена, хомячок не покидет нор, живёт за счёт запасов (Янушевич с соавт., 1972).

В Западном Казахстане за счёт запасов часто выживает зимой лучше других грызунов (Гражданов с соавт., 2011б).

Весной в пищу хомячка часто встречается зелень, всходы злаков и двудольных растений, побеги тюльпанов и караганы. В конце лета чаще питается семенами, реже плодами и корнеплодами; семена встречены в 86% желудков, в 25% была найдена зелень, в 13% – и зелень, и семена, в 9% – животная пища, в 2% – ягоды (ежевика, паслён, облепиха, жимолость). Из насекомых поедает муравьёв, саранчовых, жуков, гусениц совок, моллюсков. В состав пищи серого хомячка в Киргизии входит 40 видов растений, из которых 17 – культурные (на основе анализа содержимого защёчных мешков и кладовых в норах). Ходит за пищей на расстояние 50–120, до 500 м. от норы. Вес содержимого защёчных мешков составляет 3.5–10.5 г, в сутки зверёк съедает до 20 г корма. Запасает до 500–800 г зерна, семена арбуза, дыни, тыквы, подсолнечника, ягоды тёрна, колосья пшеницы; в домах – кусочки хлеба, рис, корнеплоды (картофель, морковь, свёкла), сухие фрукты (Янушевич с соавт., 1972).

Размножение в Западном Казахстане продолжается с февраля по октябрь. В марте–июне 30–39% самок участвует в размножении. За год могут давать до трех пометов. В 1969 г. отмечено размножение в поселке: обнаружены 1 беременная самка с 5 эмбрионами (Гражданов с соавт., 2011в). Средний размер выводка составляет 5.70 ± 0.14 , от 2 до 10 (по 153 самкам), т.е. размер выводка меньше, чем на большей части ареала. В Туркмении серый хомячок размножается с марта – апреля до ноября, средний процент размножающихся самок 46.7, а размер выводка 5.9 ($n = 45$). В Каракалпакии в оазисе этот зверёк размножается со 2-й половины февраля, в Кызылкумах – с конца марта, на Устюрте – со 2-й декады апреля до конца октября. При этом процент беременных самок в Кызылкумах составляет 24.5%, на Устюрте – 23.8%, в оазисе – 22.6%; среднее число эмбрионов равно соответственно: 4.8 (2–8), 6 (2–10) и 6 (4–8). Видимо, в этих местах серый хомячок даёт по 2–3 помёта в год. Здесь отмечено три пика размножения: 1-й – в конце марта – начале апреля, 2-й – в начале мая – июне и 3-й – в середине сентября – октябре, когда наблюдается до 50–60% беременных самок (Маринина, 2005а).

На Украине в лесостепи размножение идёт более интенсивно, чем в степной части (80 и 38% беременных самок соответственно), осенью до 50–60% за счёт включения самок-сеголеток. В степи серые хомячки размножаются с апреля (50% беременных самок), в лесостепи – только с июня. Конец размножения в обоих ландшафтах приходится

на сентябрь. В степи бывает два сезонных пика размножения – в мае и июле, в лесостепи – только в июле. Размер выводка составляет 6.39. Резорбция эмбрионов пока никем не отмечена (Зоря, Крамаренко, 2003). В Киргизии размножение идёт круглогодично: в феврале-марте размножается 50%, в апреле-августе – 70% самок, в сентябре – ноябре – 38%, в декабре – 1–27%. Зимой размножается чаще в жилых постройках и скирдах, реже – в природных биотопах (заросли бурьянов). Беременность короткая – 11–13 дней. В размножении участвует до 100% самок, могут размножаться и сеголетки в возрасте более трёх недель при весе от 22.2 г. Размер выводка в Киргизии – 5.8, от 3 до 12 молодых. (Янушевич с соавт., 1972), что несколько меньше, чем в Европейской части России – 7.98 ± 0.21 ($n=189$, по Башениной, 1951) или в Таджикистане (Давыдов, 1964) и на юге Украины – 6.1. В Казахском нагорье средний выводок составляет 6.7 (Млекопитающие Казахстана, 1977).

В местах и в периоды высокой численности (например, Казахское нагорье, 1953, Млекопитающие Казахстана, 1977) останки серого хомячка часто встречаются в погадках филина (19%), степного луны (10), реже в помёте корсака и лисицы (2.7–3%).

От серого хомяка и его блох в Западном Казахстане выделяли возбудителя чумы (Гражданов с соавт. 2011в).

2.3.7.16. Хомячок Эверсмanna

Доисторические костные остатки хомячка Эверсмanna И. М. Громов (1957) находил на отменях р. Урал на Затонном перекате (между Мергеневским и Калмыковым). Известен из костных остатков на территории области с позднего плейстоцена (Волго-Уральский и Зауральский палеоценозы) и с ранне-среднего голоцена – с территории Узенского палеоценоза (Дмитриев, 2001).

В Западно-Казахстанской области проходит современная юго-западная граница ареала вида (рис. 55, фото 57). Б. А. Кузнецов (1948) находил этого хомячка возле д. Дьяковка и у г. Вольска (Саратовская обл.), у оз. Баскунчак (ныне Астраханская обл.), в Волго-Уральских песках, возле Новой Казанки, в Фурмановском, Казталовском, Теректинском, Приуральном районах, в окрестностях Уральска, Чапаево, в Джамбейтинском и Кара-Тюбинском районах, в песках Бийрюк. В Саратовском Заволжье известен из Пугачёвского района, д. Валуйки, где зверёк обитал на бахчах, посевных полях и по берегам каналов. Его остатки находили в погадках болотной совы и пустельги (Строганова, 1954). Позднее этого хомячка находили в Александрово-Гайском, Краснопартизанском районах и севернее с. Таловка Краснокутского района. На необработанных парах отмечается до 25% попадания зверька в ловушки Геро, в среднем же – 0.9 на полях и 0.2 на 100 лс в других местообитаниях (Опарин, 2007).

Для Западно-Казахстанской области это обычный зверёк, в основном приуроченный к плотным грунтам. На западе области он селится на полях, редко заходя в лесные насаждения стационара Джаныбек. В 1964–1970 гг. был редок, в лесах ловилось не более 1 на 100 лс. С 80-х гг. стал более обычным. В 1980–1991 гг. в однородных лесополосах попадало 0.5–2 зверька на 100 лс, в многорядных и в глубине леса – меньше. Ловили зверька и в зарослях кустарников на берегу оз. Эльтон (Волгоградская обл.). С начала 90-х гг. численность его в окрестностях Джаныбекского стационара снижается, встречи стали не ежегодными и единичными (Линдеман с соавт., 2005). Ю. М. Ралль (1935) отметил его в Урде, В. А. Фоканов (1952) – у пос. Январцево на севере области. Н. В. Щепотьев (1970) указывает этого зверька для Нового Уштагана, Чапаевского, Казталовского, Фурмановского, Джаныбекского районов, севера Джангалинского района, посёлков Урда, Мустафа, Калмыково. Г. А. Кондрашкин с соавт. (1970) для поймы Урала отметил хомячка Эверсмanna на севере области (Январцево, Иртек, Гнилое на правом берегу и Илек, Бутурлин – на левобережье). Южнее Уральска вид отмечен теми же авторами по правому берегу у пос. Чаган, Колесово, Барановка, Прорвинок, на левом берегу – у оз. Лопушистое, старицы Ерёмкина. В «чапаевской пойме» те же авторы наблюдали зверька в урочищах Медвежье, Кожехарово, Енбек. В. А. Фоканов (1954) находил этого зверька в 60 км к западу от посёлка Кал-

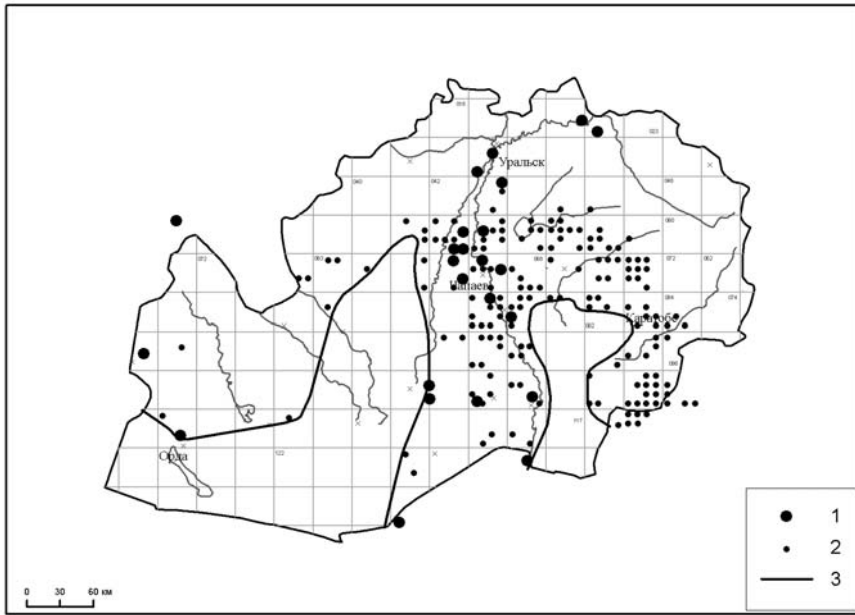


Рис. 55. Места обнаружения хомячка Эверсмманна: обозначения см. рис. 45

мыково в песках, а Е. В. Ротшильд с соавт. (1969) – в пойме р. Урал на севере Гурьевской области. Хомячок Эверсмманна, как и полевая мышь, в Волго-Уральских песках встречался чаще до 1970 г.; в Урде он отмечен только в 1940, 1951, 1952 и 1971 гг., в Новом Уштагане в довольно большом числе – в 1942–1943 гг., мало его было в 1952 г. На северо-востоке Волго-Уральских песков (5-й, 11 и 12-й аулсоветы) – в 1942, 1943, 53 и в 1960–1961 гг., в Байгазе – в 1975 и 1985 гг. единично, на стационаре Новая Казанка – в 1941, 1950, 1961 и 1967 гг.

В целом можно сказать, что хомячок Эверсмманна наиболее обычен в Зауралье (константность вида там 0.909, т.е. он встречается там почти ежегодно). В Волго-Уральском междуречье зверёк встречается довольно регулярно до конца 50-х гг. XX в.: в 30–40-х гг. в песках – 7 точко-лет и 48 зверьков, в полупустыне – 6 точек и 89 зверьков; в 50-х гг. он обнаруживается чаще: в песках 11 точко-лет и 28 зверьков, а в полупустыне соответственно 10 точек и 262 зверька. За 30–50-е годы прослеживается тенденция, что распространение в песках и полупустыне имеет примерно одинаковую частоту (по числу мест поимки), но в местах присутствия вида в полупустыне хомячок более многочислен, чем в песках.

В 60-х гг. хомячок Эверсмманна исчез из Волго-Уральского междуречья, появился вновь в 70-х гг., когда показал себя как более редкий зверёк, но с той же тенденцией (число пойманных зверьков на 1 точку присутствия больше в глинистой полупустыне, чем в песках): в полупустыне 1 точка (174 зв.), пески – 2 точки и 7 зверьков.

В дальнейшем он был обнаружен только в 1985 г., при этом в глинистой полупустыне в 3 точках (28 зверьков), а в песках – в 2 точках (28 зверьков).

Число точек поимок хомячка Эверсмманна направленно падает в песках от 30-х гг. к началу XXI в., а в полупустыне тот же процесс начинается с 50-х гг. При этом число зверьков на 1 точко-год присутствия вида в песках за период наблюдений закономерно не меняется, а в полупустыне максимум наблюдался в 50-х гг.

Таким образом, нет чётко выраженной тенденции к исчезновению или росту присутствия вида, имеют место лишь циклические колебания численности популяций в условиях пессимума, подобно тому, что мы наблюдали у полевой мыши.

Хомячок Эверсманна более многочислен на плотных грунтах, где осенью отмечается 0.1 экз. на 100 лс (Демяшев, 1964). По наблюдениям в области за 1957–1966 гг. чаще всего (около 2% попадания) хомячок Эверсманна попадает по берегам водоёмов и в зарослях чия, реже – на пашнях и залежах (1–1.5%), в бурьянах и степных биотопах (0.7–0.8%), ещё реже – в тростниковых зарослях и песках (Гражданов с соавторами, 2011в). В мелко-бугристых участках Волго-Уральских песков предпочитает ашики. Г. Б. Рюриков с соавт. (2003) в Саратовском Заволжье наблюдали максимальную плотность до 18 на 100лс на молодых одно-трёхлетних залежах после зерновых и бахчевых культур. Более низкая плотность в той же местности наблюдалась в непаханой степи и на закреплённых песках (до 0.7 на 100 лс). В Зайсанской котловине (Прокопов, 1980) хомячок Эверсманна наиболее многочислен в чивёвниках и джидгильниках на плотных грунтах (до 12 на 100 лс), достаточно часто встречается среди кияка, ковылей, полыни, еркека на песках и пухлых солончаках (4–5 на 100 лс), реже – на щебнисто-глинистых почвах с полынно-злаковой растительностью, по окраинам полей (2–3 экз. на 100 лс). Наземная активность длится 3–5 часов за ночь. Агрессивный зверёк, ведёт одиночный образ жизни, активен главным образом ночью. В спячку не впадает, лишь снижает активность в зимнее время. Запасы небольшие. Предпочитает высококалорийные корма – ест семена, насекомых, мелких позвоночных. Зелень употребляет реже других хомяков, обычно вместе с семенами или цветами. (Млекопитающие Казахстана, 1977). В мае-июне зелень встречается примерно в половине желудков, ближе к осени процент встреч зелени в желудках падает до 5.9%. Семена встречаются в 84–95% желудков. На полях поедает семена культурных злаков, бахчевых и огородных культур.

Размножение длится около 6 месяцев. На севере Казахстана выводок составляет 6.2–7.2 молодых, на юге Казахского нагорья больше – 8.9. В Тургайской области весной выводок составляет 8.2 молодых на 1 самку, позже выводки становятся меньше (Млекопитающие Казахстана, 1977). В Зайсанской котловине было поймано 2 беременных на 9 самок при среднем выводке 6.4 (Прокопов, 1980). На севере ареала (Волжско-Камский край) выводок велик – 8.4 ± 0.65 ($n=10$, по Попову, 1960). В Западно-Казахстанской области, размножение начинается, скорее всего, в марте, т.к. в апреле уже 27% самок ошенилось. Максимальный процент беременных самок (40.5%) наблюдался в апреле при среднем числе эмбрионов на 1 самку 7.4 (от 2 до 14). В мае этот показатель снижается до 34% и СЧЭ = 6.2, а к сентябрю падает до 0.7% и 3.0. В Западно-Казахстанской области зверёк даёт обычно два, реже три помёта в год (Гражданов с соавт., 2011в). По данным УПЧС, среднее число эмбрионов меньше, чем в других частях ареала и по многолетним данным составляет 5.68 ± 0.24 (от 2 до 14, $n=37$). Около половины самок-сеголеток участвует в размножении. На размер выводка влияет питание: на посевах в Северном Казахстане выводок всегда больше (8.8–9.2), чем вне их (5.6–6.2), Млекопитающие Казахстана (1978).

Враги хомячка Эверсманна – четвероногие и пернатые ночные хищники, змеи. От зверька неоднократно выделяли культуру чумы (Гражданов с соавт., 2011в).

2.3.7.17. Обыкновенный хомяк

Обыкновенный хомяк обитает на территории области с конца среднего плейстоцена до современности. Крупный нижнеголоценовый обыкновенный хомяк не доходил до р. Урал. Современный вид не встречается южнее Калмыкова, но в погадках филина на оз. Индер найдена его кость (Громов, Парфёнова, 1950). В Узенском палеоценозе известен с ранне-среднего голоцена (Дмитриев, 2001). В современный период проникает в сухую степь по полям и поймам рек. На юге левобережья Волги в Саратовской области обычен (Давидович, 1964). Обнаружен в окрестностях горы Богдо, есть он и в других местах Саратовского Заволжья (Валуйки, Дьяковка), где обитает на увлажнённых участках – по опушкам лесопосадок и внутри них, в берёзовых колках, по берегам каналов, на посевах, в зарослях ивы шелюги. Известен из Приерусланской степи, живёт в лесополосах вдоль железной дороги (Шляхтин с соавт., 2009). ЗММУ располагает сборами вида из окрест-

ностей г. Уральска, Джаныбека, Джангалинского района Западно-Казахстанской обл. (рис. 56, фото 58). Б. А. Кузнецов (1948) указывает на находки обыкновенного хомяка в окрестностях Урды, Н. Казанки, в Фурмановском, Казталовском, Теректинском, Приуральном районах, в окрестностях Уральска, Чапаево, Калмыково, по р. Илек, в долине среднего течения р. Урал. Южная граница ареала, по А. В. Афанасьеву (1960), идёт через посёлки Сломихино [Фурманово] и Калмыково. Однако, Г. С. Карелин (1875, цит. по Виноградову, 1952) обнаружил его в Индерборске (север Гурьевской обл.); там же, в погадках филина его нашли И. М. Громов, Н. М. Парфёнова (1950). 4 экз. обыкновенного хомяка было добыто в 1940–1959 гг. возле пос. Индер и в пойме р. Урал на севере Гурьевской обл. (Ротшильд с соавт., 1969). На севере Западно-Казахстанской области, в Бурлинском, Казталовском, Теректинском, Каменском районах (Северный и луго-степной ЛЭРы) этот хомяк обычен (Фоканов, 1952; Демяшев, 1964; Кондрашкин с соавт., 1970; Млекопитающие Казахстана, 1978). Обитает также в Чапаевском, Джангалинском, Урдинском районах. На севере Западно-Казахстанской области плотность обыкновенного хомяка составляет 5–7 экз./га.

Вероятно, распространению этого хомяка значительно способствует развитие земледелия. В Западно-Казахстанской области вид наиболее многочислен в пойме реки Урал (Демяшев, 1964). В 50-х гг. в Западно-Казахстанской области он встречался главным образом на огородах, пашнях и в падинах, чаще на севере области. На стационаре Джаныбек постоянно обитает в лесных посадках и в степных садах, плотность его достигает там 8 экз./га (Зубкова, Линдеман, 1971). Лесные посадки и сады этого стационара, прилежащие поля, дворы и хозяйственные постройки хомяк заселил в 1965–1968 гг. Гнёзда хомяка там располагаются среди густых кустарников. В 80-х гг. в оптимальных биотопах на территории стационара плотность жилых нор составляла 1.4–2.6 на га, он стал обычным видом, но в лесонасаждениях редок, чаще встречается в лесополосах с преобладанием лоха (там насчитывалось до 6 нор на 1 км), также живёт в садах, на подворьях и у зернохранилищ. В естественных местообитаниях крайне редок. Так, известна одна находка в кустарниках

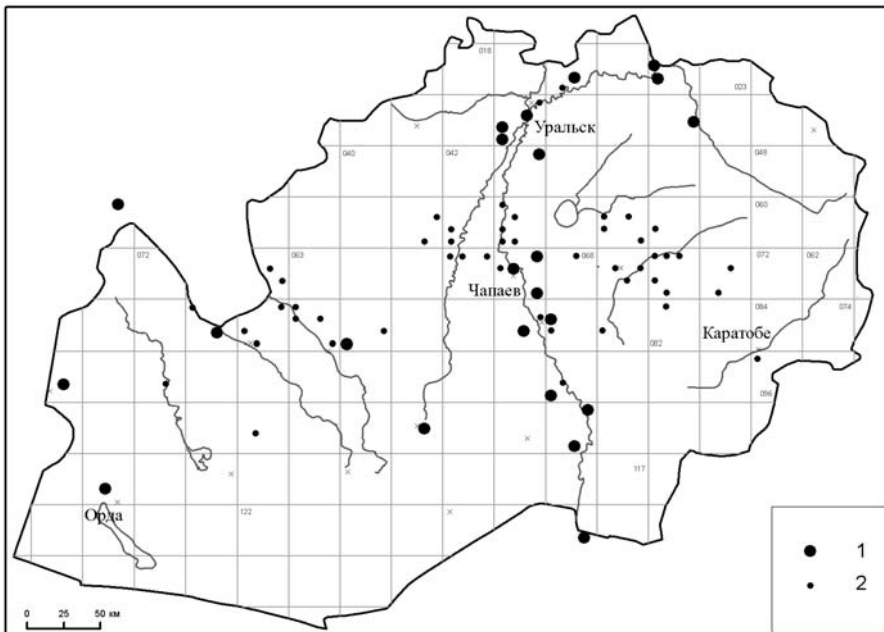


Рис. 56. Места обнаружения обыкновенного хомяка: 1 – литературные данные; 2 – то же, данные УПЧС

у оз. Эльтон и две находки останков зверька в гнёздах хищных птиц. С 1990 г. численность хомяка вновь снижается и до 2004 г. его на стационаре обнаружить не удаётся. Причину авторы видят в распаде хуторского хозяйства, прекращении падинного земледелия. Приурочен к поселениям человека (Линдеман с соавт., 2005). Всеяден, на зиму собирает запасы корма до 10–18 кг, часто в нескольких норах. Это зерно, семена кукурузы, гороха, корнеплоды, семена диких растений. За зиму пробуждается несколько раз и выходит на поверхность, совершая переходы по снегу. Траву нередко затаскивает в нору, но поедает её тут же. Норы располагаются группами. Может запастись и яйца наземно гнездящихся птиц. Летом в питании обыкновенного хомяка в Казахстане преобладает зелень, семена и насекомые встречаются реже (Млекопитающие Казахстана, 1977). Драчливый, агрессивный зверёк.

Размножение происходит в мае-июле. В степной зоне Казахстана может приносить до трёх выводков за сезон. Сеголетки весом тела 213 и более г также могут участвовать в размножении. В зависимости от условий года размножается от трети до 100% половозрелых самок. Размер выводка очень велик: в Актюбинской обл. отмечено до 24 молодых в выводке, в среднем 17.4 (Млекопитающие Казахстана, 1977). Резорбция в неблагоприятные годы может наблюдаться у 40% самок, гибнет до 5% эмбрионов. В Саратовском Заволжье беременные самки встречались с конца апреля до начала мая. Размножение протекает более интенсивно в холодные, влажные вёсны. Число эмбрионов там составляет 8–13, до 20 (Строганова, 1954). По данным В. А. Попова (1960) выводок составляет в Московской обл. 9.00 ± 1.08 ($n=14$), в Самарской и Саратовской областях – 10.13 ± 1.17 ($n=8$), в Волжско-Камском крае – 10.25 ± 0.74 ($n=16$). Виварное разведение обыкновенных хомяков, отловленных в Черниговской и Хмельницкой областях Украины (Самош, 1975) показало размер выводка в 6.5 детёнышей. Длительность беременности 19–20 дней. На Украине, по данным той же статьи, в природе у обыкновенного хомяка бывает 3–20 детёнышей. В первые дни постэмбрионального развития те же авторы не наблюдали уменьшения выводка. В Западно-Казахстанской области среднее число эмбрионов 13.16 ± 1.06 (от 7 до 19, $n=12$). Весной зверёк часто погибает при интенсивном таянии снега, когда талые воды заливают норы хомяка, а также после очень холодных зим. Главный враг хомяка в Казахстане – степной хорь. Останки хомяка найдены также в погадках болотной совы, коршуна, камышового луня, пустельги (Строганова, 1954).

2.3.7.18. Европейская рыжая полёвка

Корнезубую полёвку *Mimomys* sp. находили у с. Бурлинское. Этот зверёк – предок современных лесных полёвок *Clethrionomys*, но крупнее, зубы его напоминают таковые современных *Microtus* (Громов, 1957). На юге Саратовской области по левобережью Волги рыжая полёвка редка (Давидович, 1964). В. С. Бажанов (1930, цит. по Строгановой, 1954) встречал её в пойменных биотопах по р. Большой Иргиз в Пугачёвском р-не.

Н. Н. Щепотьев и Н. А. Спицын (1963) показали, что рыжая полёвка в Нижнем Поволжье расселилась на юг на 120–150 км за 1951–1962 гг. до Камышина и Пугачёва. В водораздельных островных лесах её доля в населении мелких млекопитающих велика (30–60%). Далее к югу рыжая полёвка сохраняется только в пойменных, балочных, байрачных лесах, её доля в населении мелких зверьков постепенно снижается от 50–70% на севере до 4–9% на юге. Лесополосы рыжая полёвка заселяет только там, где островных лесов уже нет. Вне лесов не встречается.

Б. А. Кузнецов (1948) считает, что в Западно-Казахстанской области рыжая полёвка распространена по долине р. Урал возле устья р. Илек, а также до г. Уральска, и, возможно, южнее. В Западно-Казахстанской области проходит южная граница ареала вида (рис. 57, фото 59). По И. М. Громову, М. А. Ербаевой (1995) она лежит несколько южнее г. Уральска. Г. А. Кондрашкин с соавт. (1970) встречали рыжую полёвку у посёлков Иртек, Январцево, Гнилое, Илек, Бутурлин, а южнее г. Уральска – у оз. Лопушистое, старица Ерёмкина на левом берегу. Те же авторы считают её обычным видом по р. Урал на юг до

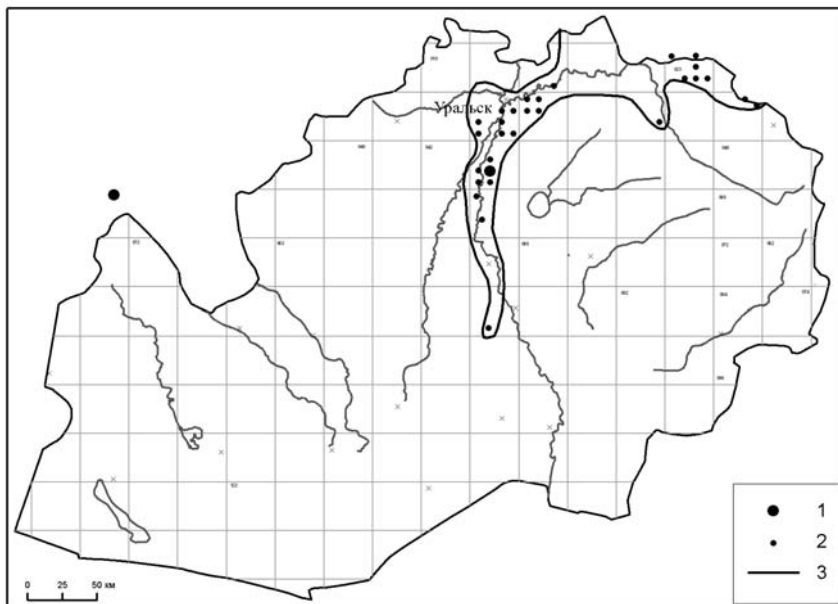


Рис. 57. Места обнаружения европейской рыжей полёвки, обозначения см. рис. 45.

посёлка Серебряково. В. А. Фоканов (1952) встречал рыжую полёвку в поймах рек Урал, Ембулатовка, у сёл Дарьинское, Январцево, Утвинское Приурального района в пойменных осиновых и дубовых лесах. С. И. Огнёв (1950) указывает обитание вида по р. Илек. М. П. Демьяшев (1964) считает, что южнее 51° с.ш. рыжая полёвка, по-видимому, отсутствует. Севернее она местами многочисленна, достигает иногда численности в 25 экз. на 100 ловушко-суток (Залесский, 1962). На картах монографии «Млекопитающие Казахстана» (1978) рыжая полёвка отмечена к северу от г. Уральска в пойме реки Урал, а в Саратовской обл. — у с. Дьяковка, а также в изучаемой области у с. Володарское. (20 км к югу от Уральска). Однако последние исследования в XXI в. показали, что в окрестностях с. Дьяковка её нет (Шилова, Неронов, 2010). В настоящее время европейская рыжая полёвка обитает в пойменных лесах Б. и М. Иргизов и в Краснопартизанском районе, где её обилие составляет до 6.5 экз. на 100 лс, а также в лесополосах (Шляхтин с соавт., 2009). Отмечена при лабораторных вскрытиях противочумных лабораторий в Уральском (вероятно, Приуральном) р-не (1959, 1966 гг. до 340 экз. в год, отловы вели выборочно, не постоянно), Зелёновском (1947, 1995 гг.), Чапаевском — 1947, 2001, 2002, Бурлинском и Чингирлауском районах (1961, 1992, 1995 гг.), в Теректинском, Приуральном, Таскалинском р-х, в окрестностях г. Уральска (1992, 1995).

Обитает в лесных биотопах на юге ареала чаще всего пойменного типа. Размер выводка в пределах области, по данным ПЧС, колеблется от 3 до 12, в среднем составляет 6.13 ± 0.29 ($n = 40$). А. И. Залесский (1962) по своим материалам указывает размер выводка в 7.5 эмбрионов на 1 беременную самку (Пак с соавт., 2004). Севернее, в Коми республике, размер выводка рыжей полёвки на равнинах меньше, составляет 5.47 ± 0.14 ($n=94$, по Бобрцову и др., 2004). Участвует в циркуляции хантавирусов — возбудителей геморрагической лихорадки с почечным синдромом у человека (Гражданов, с соавт., 2001; 2002б).

2.3.7.19. Ондатра

Интродуцированный из Западного полушария вид-гидробионт. Осенью 1953 г. в районе пятимарской плотины у пункта Кушпан-мола (Фурмановский р-н) выпустили 195 ондатр;

через 2–3 года они расселились по Кушуму на расстояние 10–15 км. В Бурлинском и Приуральном районах области, а также на реке Малая Анкатишка Чапаевского р-на была выпущена в 1955 г. в количестве 207 особей. За 6 лет ондатра расселилась по реке и по берегам озера Челкар. Зверёк расселяется по глубоким пресноводным озёрам с густой прибрежной растительностью (Жалтыр-Куль, Орус-Купа, Пыркадам и др.). В конце 50-х гг. ондатра была выпущена также на р. Кушум, в окрестностях посёлков Рыбный Сакрыл и Пятимар, в Джангалинском районе – на Камыш-Самарских озёрах, в Чапаевском районе – по рекам и водно-оросительной системе. Выходит на лиманы и посевы. Всего за 1955–1957 гг. было выпущено 1086 экз. зверька (фото 60). В 1958 г. её численность составляла около 6 тысяч зверьков, тогда был открыт её промысел. В 1960 г., по грубым подсчётам, численность её на левобережной части области составляла 12 тысяч штук, а летом 1961 г. достигла 30 тысяч.

В отловах ПЧС встречается с 1961 г. После акклиматизационного пика в 1960-х гг. численность ондатры снизилась. В 1970 г. был пойман всего 1 экз. в окр. пос. Калмыково. На западе области появилась в 70-х гг. в результате обводнения. На конец 70-х гг. в целом по области ондатра – немногочисленный вид (Млекопитающие Казахстана, 1978). Зафиксированные находки в области показаны на рис. 58. Новый подъём численности отмечен в 1990–2003 гг. В 1991 г. на 10 км отрезка канала к западу от Джаныбека охотник в марте добывал 24 ондатры. (Линдеман с соавт., 2005). С 1953 г. расселяется и в Саратовской обл. Сейчас обитает в поймах Б. и М. Иргизов, Б. и М. Узеней, по р. Еруслан. В пойменных старицах обитает до 1.9 семей на 1 км (Шляхтин с соавт., 2009). Фото 60.

Ондатра предпочитает заросшие тростниками заливы мелких озёр и болота. Обитает на каналах, разливах, местах сброса воды, прудах. Для зверька губительны высокие паводки и эпизоотии туляремии (Страутман, 1963). На севере Казахстана сроки активной жизни определяются ледовым режимом водоёмов. Расселение из зимовочных нор и гон происходят сразу после вскрытия водоёмов. В Киргизии для ондатры выявлено 22 вида кормовых растений, главным образом околотоводных и водных, корневища тростников, рогоза, камыша, клубеньки рдеста. Охотно поедает рыбу, водяных жуков, двустворчатых моллюсков. Размножается с середины марта. В апреле обычно все самки беременны.

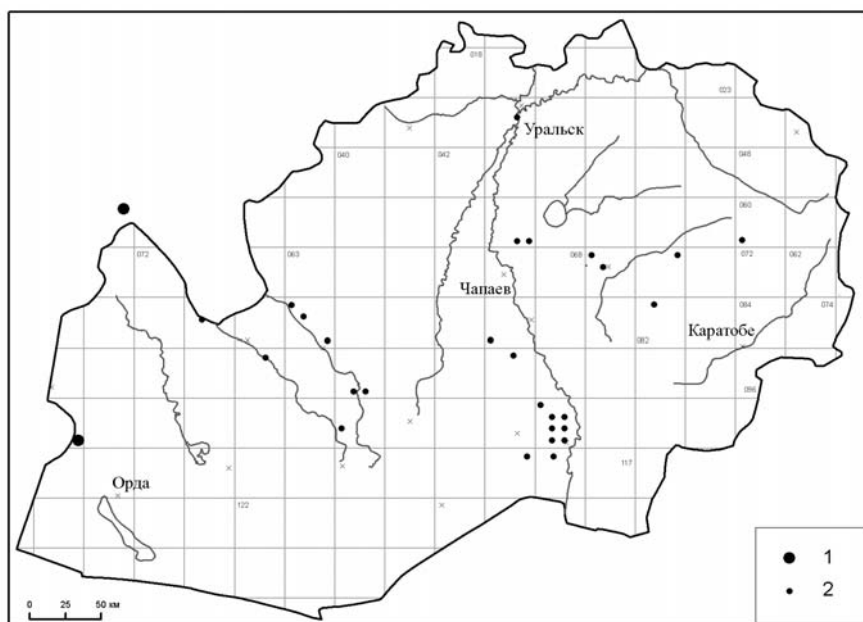


Рис. 58. Места обнаружения ондатры: обозначения см. рис. 56

Молодые появляются в конце апреля – начале мая. В год возможны 2–3 помёта. Среднее число эмбрионов на 1 беременную самку составляет 8–9 (от 2 до 14). Молодые отселяются от родителей на следующую весну (Янушевич с соавт., 1972). На севере Казахстана молодые появляются в середине мая. Вторые помёты обычно бывают в конце июля, последние выводки – в конце сентября. В Казахстане в течение лета одна самка приносит от 4 до 25 молодых (в среднем 16.4), судя по числу постимплантационных пятен в матке самок, севернее (Курганская обл.) – более 20. По одному помёту дают немногие самки, чаще по 2. В помете 4–7 молодых, осенью больше – 8–10. Молодые в год рождения дают не более одного помёта (Млекопитающие Казахстана, 1978). В Окском заповеднике (Рязанская обл.) размер выводка равен 8.21 ± 0.22 (Кудряшов, 1975). Суточная активность в ясные дни в основном двувёршинная (утренняя и вечерняя). В местах обитания ондатры она, особенно молодые зверьки, часто становится добычей болотного лурия (Страутман, 1963), горноста, степного хоря.

2.3.7.20. Жёлтая пеструшка

Довольно крупный зверёк, весом до 100 г. По области проходит северная граница древнего (субфосильного) ареала вида (Млекопитающие Казахстана, 1978). Однако ныне он здесь не обитает. На территории Волго-Уральских песков обитала с нижнего плейстоцена, вплоть до XIX в. В среднем и позднем плейстоцене была господствующим видом на территории Волго-Уральских песков (по Дмитриеву, 2001 – Волго-Уральский палеоценоз). Жёлтая пеструшка из Волго-Уральских песков относилась к подвиду *L. l. volgensis*. Позднее, в голоцене, её численность снижается, а в позднем голоцене она здесь практически вымирает. Севернее, на территории Узенского палеоценоза (в районе верхнего и среднего течения современных рек Малый и Большой Узень) и в Зауралье всегда была немногочисленна, обитала с позднего плейстоцена до позднего голоцена. Там обитал подвид *E. l. luteus* Eversmann, 1840 (Дмитриев, 2004). Максимум численности и распространения вида к востоку и юго-востоку от реки Урал в историческое время приходится на 1662–1762 гг., а первое проникновение на юго-восток Прикаспия датируется сроками в 2800–4000 лет тому назад. Регрессии Каспия способствовали расселению, а трансгрессии – вымиранию жёлтой пеструшки (Масловец, 1965).

На север до Уральска известны плейстоценовые и голоценовые находки вида (далеко не полные субфосильные находки см. рис. 59). В коллекциях ЗМ ЗИН есть 4 шкурки жёлтой пеструшки, добытых В. И. Далем (современник Эверсманны) в низовьях Урала. Один экземпляр был добыт самим Э. А. Эверсманном в Волго-Уральских песках. В Гурьевской области жёлтая пеструшка обитала до 48° с.ш. ещё в XIX в., но севернее не была известна.

В Приаралье (Лобачёв В. С., 1966) жёлтые пеструшки в XIX в. чаще встречались в полупустыне, в зоне северных солянковых и полынных пустынь и южных степей. Э. А. Эверсманн считал северной границей распространения жёлтой пеструшки в Приаралье 47° с.ш. В XVIII–XIX вв. она здесь была широко распространена. В годы депрессий численности часто встречалась на поселениях больших песчанок. Последние находки жёлтых пеструшек в Приаралье относятся к 1870 г. Процесс вымирания вида на территории Приаралья произошёл в течение нескольких десятилетий, вероятно, в результате неблагоприятных климатических сдвигов, из-за конкуренции с большой песчанкой, которая выжила благодаря своей устойчивости к чуме, тогда как жёлтая пеструшка, вследствие высокой чувствительности, вымерла повсеместно.

В настоящее время сохранилась только на небольшом участке бывшего ареала на востоке Казахстана в Зайсанской котловине. В период многолетнего пика численности плотность нор там составляет 6–7, а колоний – до 5–7 на гектар в оптимуме ареала. В центре ареала образует сложные поселения, напоминающие таковые большой песчанки. Поселения в Зайсанской котловине неустойчивы, подъёмы численности происходят раз в 3–7 лет, когда плотность зверьков составляет 24–130 экз./га. В периоды депрессий зверьки мало заметны, их поселения разобщены. Жёлтая пеструшка – подвижный, драчливый зверёк с круглосу-

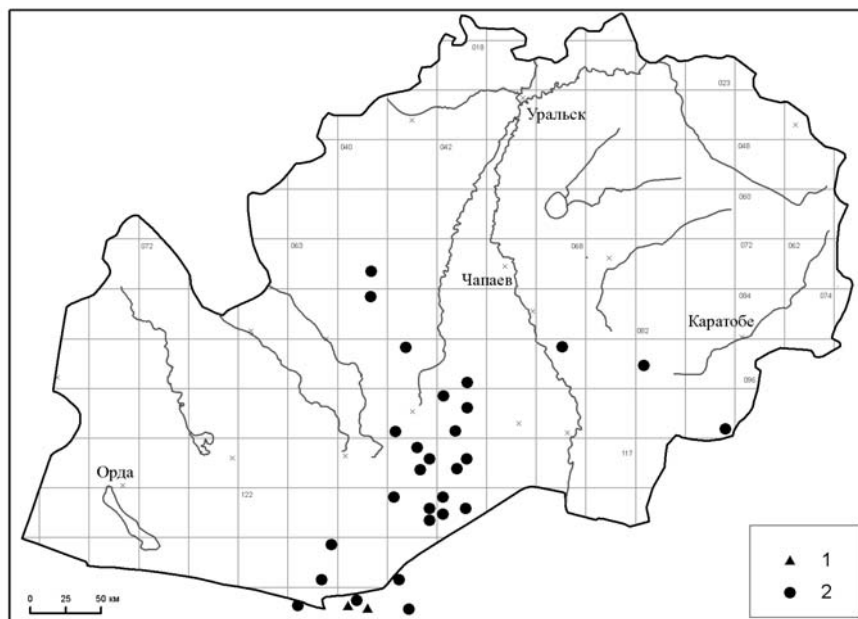


Рис. 59. Места обнаружения субфоссильных остатков в области: 1 – большой песчанки; 2 – жёлтой пеструшки

точной активностью. Для оптимума ареала жёлтой пеструшки характерны сезонные перекочёвки и крупные миграции. На краю ареала, в Зайсанской котловине поселения сходны с таковыми степной пеструшки, но норы отличаются многокамерностью, большей сложностью и длиной (Исмагилов, Бекенов, 1969). В выводковой норе могут обитать молодые от двух – трёх помётов. В Зайсанской котловине обитает в щебнистых, глинистых полупустынях, местами на песках в межбарханных понижениях. Предпочитает участки, занятые поlynно-злаковой растительностью с преобладанием биюргуна и кокпека.

Для жёлтой пеструшки характерно довольно позднее созревание – в возрасте около 3 месяцев. СЧЭ больше, чем у степной пеструшки и составляет 6.8 на 1 беременную самку против 5–6 у степной пеструшки в тех же условиях. В период пика размножения процент беременных самок составляет около 50%. В последующие годы наблюдений у жёлтой пеструшки в Зайсанской отловине отмечена некоторая стабилизация популяции и снижение плодовитости до 4.9, подъёмы численности отмечены в 1978 и 2010 гг. (Прокопов, 2011).

Занесена в Красную Книгу Республики Казахстан (2010).

2.3.7.21. Степная пеструшка

На территории области известна со среднего плейстоцена до наших дней (фото 61). Современный (номинальный) подвид сформировался на границе плейстоцена – голоцена (Дмитриев, 2004).

Место работы находится в центре современного ареала вида (рис. 60). В наше время распространение пеструшки в Волго-Уральском междуречье очень изменчиво. Б. А. Кузнецов (1948) встречал степную пеструшку в приурусланских песках и в окрестностях г. Пугачева (Саратовская обл.), в Волго-Уральских песках, Урде, Новой Казанке, Фурмановском, Казталовском, Теректинском районах, в Чапаевском районе в окрестностях оз. Соркуль, в междуречьях рек Урал – Илек, в Джамбейтинском, Каратобинском районах, в песках Бийрюк, по р. Уил. А. С. Строганова (1954), ссылаясь на данные Н. А. Зарудного

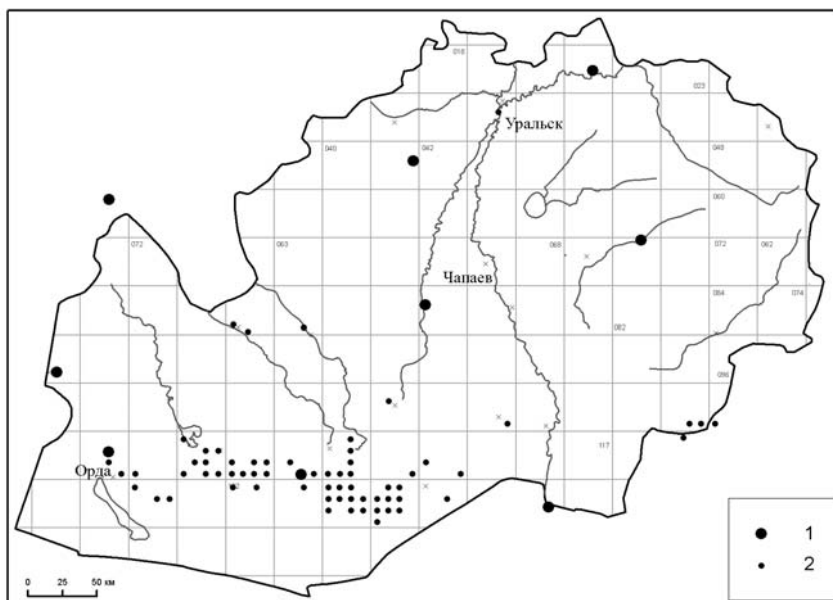


Рис. 60. Места обнаружения степной пеструшки в области: обозначения см. рис. 56

(1897) и М.К. Серебрянникова (1929), указывает, что за период с конца XIX до 20-х гг. XX в. вид распространился от Оренбурга (Чкалова) на север на 250 км. Она приводит результаты опросов старожилов Куйбышевской (Самарской) области, которые выявили, что раньше пеструшки у них не было, она появилась только в 50-х гг. XX в. с расширением пахоты и травосеянием. В этот период она была обычна в южной части Куйбышевской области на залежах, полях, лугах, по опушкам лесов.

Южная граница ареала, по А.С. Строгановой (для середины XX в.), также продвигается к северу. В то же время она отмечает, что в Саратовском Заволжье зверька мало. Это снижение численности автор объясняет опустыниванием степей из-за интенсивного выпаса. А.С. Строганова сообщает также о массовом размножении вида в Сталинградской (ранее Царицынской, позже – Волгоградской) области в 1923, 1927 и 1933 гг. и о росте численности возле д. Валуйки (Саратовская обл.) в 1952 г. По последним данным, на юге Саратовского Заволжья сейчас в годы пиков численности попадает 5.7–16.8 пеструшек на 100 лс, а годы депрессий – 0.3–0.5. В Ровенском и Краснокутском районах в начале XXI в. наблюдался отрицательный тренд численности вида (Шляхтин с соавт., 2009).

В Западно-Казахстанской области может наблюдаться повсюду, однако более постоянно встречается в песках. В последние 50 лет отмечалась почти исключительно только на юго-западе и юге области. ЗММУ располагает двумя образцами из Нового Уштагана и Джангалинского района, по р. Куль-Берень. В.Л. Шевченко (1965) считает, что южная граница ареала степной пеструшки в годы пика в середине XX в. значительно сдвинулась к югу до центра Волго-Уральских песков (рис. 61). Впоследствии, со снижением численности, граница снова поднялась к северу. Это подтверждают и зоологи, работавшие на территории Гурьевской области (Агунькин с соавт., 1967). В коллекциях Г.С. Карелина (ЗМ ЗИН) имеется степная пеструшка из Индерборска, Яманхалинки (север Гурьевской области). Э.А. Эверсманн указывает на неё как на вид, часто встречающийся по обоим берегам Урала (Виноградов, 1952). Её же находил В.Н. Бостанжогло в 1906–1907 гг. у Индерборска и в 200 км к востоку от него, но в 1949–1950 гг. в Гурьевской области Б.С. Виноградов её не обнаружил (1952). В.И. Агунькин с соавт. (1967) южную границу распространения вида в Северном Прикаспии проводят по гра-



Рис. 61. Южная граница ареала степной пеструшки в Волго-Уральском междуречье. 1 – в 1960; 2 – в 50-х гг. XX в (по Шевченко, 1965)

нице Западно-Казахстанской и Гурьевской областей. В пределах Гурьевской области степная пеструшка в пойме Урала не достигала высокой численности: за 1940–1959 гг. было добыто всего 4 экз. (Ротшильд с соавт., 1969), но в других местах севера Гурьевской области в 1953–1955 гг. пеструшек было много. В годы пиков численности (например, в 1955 г.) заходит и в другие районы, потом исчезает. В Саратовской обл. в 1945–1946 и 1954–1955 гг. степных пеструшек было много по Узеньям и Еруслану, где вид преобладал над остальными мышевидными (Давидович, 1964).

2.3.7.22. Обыкновенная и восточно-европейская полёвки

Находки ископаемых полёвок группы *Microtus arvalis* s.l. известны с территории области из Узеньского и Волго-Уральского палеоценозов – с позднего плейстоцена, а с территории Зауральского палеоценоза – с ранне-среднего голоцена (Дмитриев, 2001).

В современных условиях, по данным хромосомного анализа вид *Microtus arvalis* (форма *obscurus*) был найден на северо-западе области между г. Уральском и р. Большой Узень (Тихонов с соавт., 1996), рис. 62. Имеется одна точка находки в 100 км к востоку от границы области, на территории Актюбинской области (Ковальская, 1994); также известны кариологически подтверждённые экземпляры формы *obscurus* в Саратовском Заволжье (с. Дьяковка Краснокутского района, Баскевич с соавт., 2005). Можно предполагать, что полёвки формы *M. arvalis obscurus* обитают на плакорных участках области и составляют основную массу полёвок группы обыкновенных полёвок вне понижений рельефа и влажных мест.

В Ставрополье полёвок группы *M. arvalis* в 1947–1962 гг. изучала З. В. Прокофьева (1963). Она обнаружила полёвок на лугах среди леса, в лесостепи, разнотравно-злаковой

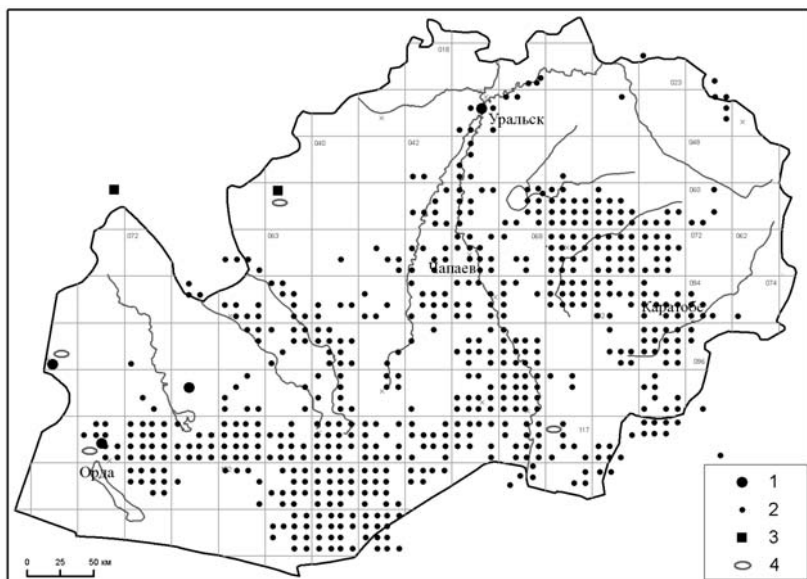


Рис. 62. Места обнаружения видов-двойников обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* s.l. 1 – литературные данные; 2 – данные УПЧС; 3 – *M. arvalis obscurus*, литературные данные; 4 – *M. rossiaemeridionalis*, литературные данные

и засушливой злаковой степи, в полупустыне. С ростом засушливости численность полёвок, число занимаемых ими биотопов, степень вреда, приносимого посевам, уменьшается. Более редкими на юге становятся подъёмы численности (на севере края пики случались 10 раз, в разнотравно-злаковой степи – 6 раз, в засушливой злаковой степи – всего 4 раза за 21 год). В полупустыне обыкновенные полёвки приурочены к посевам и скирдам, численность их всегда ниже, чем у сопутствующих общественной полёвки и домовый мыши; в засушливой степи поселения вида отмечены и в природе, но они диффузны и малочисленны. В лесостепи условия наилучшие, пики численности наступают раньше, в конце лета, а не глубокой осенью, малейшее улучшение условий вызывает подъём численности, вид нередко доминирует в населении мелких зверьков. Освоение целины способствовало расселению обыкновенных полёвок со скоростью 20–100 км за 21 год. В новых участках ареала обычно придерживаются антропогенных биотопов (фото 62).

В ЗММУ имеются коллекционные экземпляры восточно-европейских полёвок из Джаныбека и Каменского района на севере области (р. Чижа-2, Ковальская, 1994). М. Н. Мейер с соавт. (1996) относят находки полёвок из группы видов-двойников *M. arvalis* у пос. Джаныбек, Урда на основе кариологических данных также к восточно-европейским полёвкам. Туда же отнесена и полёвка, добытая на северо-западе области между Уральском и Б. Узенём вместе с *M. arvalis* (Тихонов с соавт., 1996), рис. 61. По-видимому, в основном к этому виду относятся зверьки, которые обитают по всей области и до 1994 г. причислялись к виду «обыкновенная полёвка». Б. А. Кузнецов (1948) отмечает этих зверьков в Приурусланских песках (Саратовская обл.), Волго-Уральских песках, Урде, Новой Казанке, Фурманово, Казталовском, Теректинском районах, возле г. Уральска, пос. Калмыково, в Испульском р-не Гурьевской области, по р. Илек, в Джамбейтинском, Каратобинском районах, песках Бийрюк и в междуречье рек Урал-Уил.

Эти зверьки отмечены по реке Урал, у пос. Джаныбек, в Волго-Уральских песках (Урда-Ралль, 1935), в Фурмановском и Чапаевском районах (Млекопитающие Казахстана, 1978). В. А. Фоканов (1952) ловил зверьков группы *M. arvalis* в пойменных лугах, понижениях и колках севера области (Приуральный район), К. С. Ходашова (1960) встречала их в

окрестностях пос. Джаныбек, у оз. Сорколь, на р. Горькой в 80 км от Джаныбека, на р. Хара и лесных полянах колхоза им. Ленина. Обитают в микропонижениях, реже в зарослях кустарников, в лесополосах (Зубкова, Линдеман, 1971). На северо-западе области в 50-х гг. эта полёвка была малочисленнее, чем общественная полёвка и степная пеструшка, и сильнее, чем последние виды, приурочена к понижениям рельефа. К. С. Ходашова (1959) для 1953 г. в балках у р. Хары указывает плотность входов нор зверьков группы обыкновенной полёвки до 185 на га. *Microtus rossiaemerdionalis* обычна в котловине оз. Эльтон, по речным долинам и балкам, солончаковым лугам на западе области. В середине 80х – начале 90-х гг. зверьки начали расселяться в плакорные местообитания, но уже к середине 90-х гг. исчезли оттуда (Линдеман с соавт., 2005). По мнению этих авторов, полёвки обитают здесь вне пределов своего экологического оптимума. В 1950–1960-х гг. их численность здесь не поднималась выше 1% попадания. В 1974 г. наблюдался подъём до 10% попадания, затем, после депрессии численности в 1976–1980 гг. новый подъём возник в 1984–85 гг., когда численность местами достигала 8 экз./100лс. Её пик приходится на 1987 г. Высокая численность сохраняется до 1990 г., после чего полёвки исчезли, и вплоть до 2004 г. не было поймано ни одной. При высокой плотности зверьки могут заселять колонии общественной полёвки. Авторы наблюдали конкуренцию между этими видами, когда общественные полёвки изгоняли восточно-европейских из кормных участков.

М. П. Демяшев (1964) пишет, что вид (т. е., в современном понимании, группа обыкновенных полёвок *M. arvalis* s.l. в целом) распространён по области широко и равномерно, предпочитая более влажные забурьяненные места. Автор характеризует эту полёвку как один из многочисленных видов области. По пойме р. Урал обыкновенные полёвки отмечены Г. А. Кондрашкиным с соавт. (1970) на севере области (Иртек, Январцево, Гнилое, Илек, Бутурлин). К югу от г. Уральска эти авторы ловили обыкновенных полёвок у пунктов Чаган, Колесово, Барановка, Прорвинок, оз. Лопушистое, старица Ерёмкина. В «чапаевской пойме» те же зоологи отметили вид в урочищах Медвежье, Кожехарово, Енбек, в «калмыковской пойме» – в окрестностях пос. Лебедок, Чёрная Яма, Есенсай и Кызыл-Жар. Ещё ниже в пойме р. Урал на севере Гурьевской области вид многочислен по обоим берегам Урала (Ротшильд с соавт., 1969), хотя В. А. Фоканов (1954) считает, что эта полёвка многочисленнее в пойме р. Урал на севере, чем в южной части Западно-Казахстанской области. Обыкновенная полёвка *M. arvalis* s.s., форма *obscurus* – обычный вид-субдоминант на юго-востоке Саратовского Заволжья. Обитает на лугах, опушках, по краю леса, на полях, предпочитая залежи. Восточно-европейская полёвка – также обычный вид в тех же краях, предпочитает более влажные биотопы (Шляхтин с соавт., 2009).

2.3.7.23. Водяная полёвка

С территории Волго-Уральского палеоценоза известна с позднего плейстоцена (Дмитриев, 2001). Согласно данным И. М. Громова (1957), водяная полёвка хазарского времени обнаружена под Уральском и во многих других пунктах области. На севере междуречья обитали полёвки, чаще рывшие землю, что сказалось на строении их черепа; зверьки были крупнее, они чаще, чем современные, использовали резцы для рытья почвы. Верхнеплейстоценовые водяные полёвки существовали в условиях большего облесения поймы.

Западно-Казахстанская область расположена в средней части современного ареала вида (рис. 63). Южную границу ареала И. М. Громов, М. А. Ербаева (1995) проводят по 48° с. ш. Особенно высокая её численность наблюдалась в Чижинско-Балыктинской лиманной депрессии. В период засухи 1951 г. водяная полёвка заселяла все заболоченные лиманы (фото 63). Число нор на 1 км учёта в 1951 г. составляло 168, в 1952 г. – 16, в 1953–28. Важный фактор гибели водяной полёвки в Чижинско-Балыктинской депрессии – обильный весенний сток талых вод, когда зверьки уцелевают только на гривах (Ходашова, 1960). В Джангалинском районе её находили М. М. Тихомирова, М. В. Загорская, Б. Д. Ильин (1935). Б. А. Кузнецов (1948) отмечает водяную полёвку по р. Урал в Приуральном районе, возле Уральска, Чапаева, а также по рекам Илек и Чаган, в Фурмановском и Казталовском районах. В. А. Фоканов

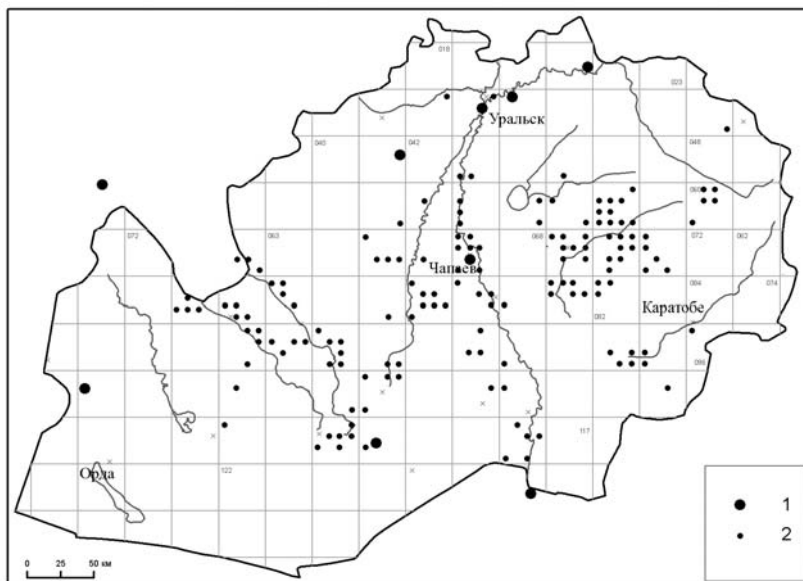


Рис. 63. Места обнаружения водяной полёвки, обозначения см. рис. 56.

(1952) обнаруживал водяную полёвку по р. Урал на севере области на старицах, озёрах и речках поймы, особенно много – у пос. Студёновский. В Приуральном и Бурлинском районах тот же автор (1954) находил её очень многочисленной в 1949 г., но в 1950–51 гг. возникла депрессия численности из-за низкого паводка р. Урал.

Г. А. Кондрашкин с соавт. (1970), специально изучавшие фауну поймы р. Урал, отлавливали водяную полёвку на севере области (посёлки Ирте́к, Январцево, Гнилое, Илек, Бутурлин), южнее Уральска – возле пунктов Чаган, Колесово, Барановка, Прорвинок, оз. Лопушистое, старица Ерёмкина и в «чапаевской пойме» – возле пунктов Медвежье, Кожехарово, Енбек; в «калмыковской пойме» – по левому берегу (Есенсай, Кызыл-Жар). В 60-х гг., по мнению этих авторов, водяная полёвка доходила по правому берегу на юг до пос. Калмыково, а изредка и до оз. Индер, но в 70-х гг. её не стало на правом берегу Урала. Е. В. Ротшильд с соавт. (1969) для севера Гурьевской области в пределах поймы Урала также отмечают, что в 60-х гг. было поймано всего 6 экземпляров зверька, тогда как раньше она была намного многочисленнее. Севернее, в районе оросительной системы в Чапаевском районе (окр. пос. Дунгулюк) зоолог В. И. Маштаков встречал эту полёвку вплоть до 90-х гг. М. П. Демяшев (1964) считает, что этот зверёк встречается повсюду, кроме Волго-Уральских песков, постоянно живёт у Камыш-Самарских озёр. Населяет только берега водоёмов. На берегах р. Урал, по данным этого автора, её численность может достигать 50 и более на 1 км береговой линии, а в Чижинских разливах число нор и гнёзд – 170 на 1 км берега. На западе области водяная полёвка появилась с развитием орошения и была обнаружена по берегам солёных рек у оз. Эльтон. Её остатки находили в гнёздах филина и степного орла в районе Джаныбекского стационара (Линдеман с соавт. 2005). Обитает по берегам всех рек и крупных водоёмов юга Саратовского Заволжья (Шляхтин с соавт., 2009).

2.3.7.24. Общественная полёвка

С территории области известны костные остатки: из Волго-Уральского палеоценоза – со среднего плейстоцена, Зауральского – с позднего плейстоцена, а из Узенского палеоценоза – с ранне-среднего голоцена (Дмитриев, 2001).

Вид был обычен на территории нынешней Западно-Казахстанской области до середины или конца XIX в., а затем вымер; зверёк был отмечен у пос. Харькин Г. С. Карелиным (Млекопитающие Казахстана, 1978). В ЗМ ЗИН имеется 1 экземпляр общественной полёвки, пойманной на р. Урал В. И. Далем в 1840 г., а также 1 экз., добытый Э. А. Эверсманном в Волго-Уральской степи. Б. А. Кузнецов (1948) отмечает вид для низовий р. Урал и верховий р. Уил. Позже в Гурьевской области общественную полёвку не находили (Виноградов, 1952). На левобережье Волги (юг Саратовской области) у с. Ветёлки Александрово-Гайского района по границе с Западно-Казахстанской областью небольшие поселения общественной полёвки впервые обнаружили в 1962 г. Обитает она и теперь по валам оросительной системы, численность её невелика: 0,8–5,2 экз./га (Шляхтин с соавт., 2009). В Западно-Казахстанской области находится северная часть ареала (фото 64). Здесь единично, изредка с небольшими вспышками численности её находили до 1970 г. в песках и до последнего времени – в глинистой полупустыне. Последний небольшой подъём численности в области и более западных частях ареала отмечен в 2001–2002 гг. Основные части ареала общественной полёвки находятся западнее реки Волги и у юго-восточных границ области. Современные находки вида в области показаны на рис. 64.

На западе области известны вспышки численности в 1923, 1927/28, 1932/33 и 1941/42 гг. (Ходашова, 1960). В 1940–1941 гг. на территории Фурмановского района в стогах было отловлено 7 экз. этого вида. В начале 1940-х гг. зверёк был довольно обычен и на территории Джангалинского района, но в 1942 г. численность общественной полёвки резко упала и до 1944 г. в песках её не было. В глинистой полупустыне в 1948 г. 10 экз. этих полёвок были пойманы в Джамбейтинском районе. Численность оставалась невысокой до 1953 г. В 1953–1955 гг. на Волжско-Узенской равнине отмечается новый подъём численности общественной полёвки. Весной 1953 г. там средняя площадь колонии составляла 43 кв. м, а на одного зверька приходилось 5 входов, весной 1954 г. соответственно 174 и 17, а весной 1955 г. – уже 1650 кв. м и 98 входов (Ходашова, 1960). Тогда эта полёвка встречалась только между реками Волга и Большой Узень, а плотность её нор

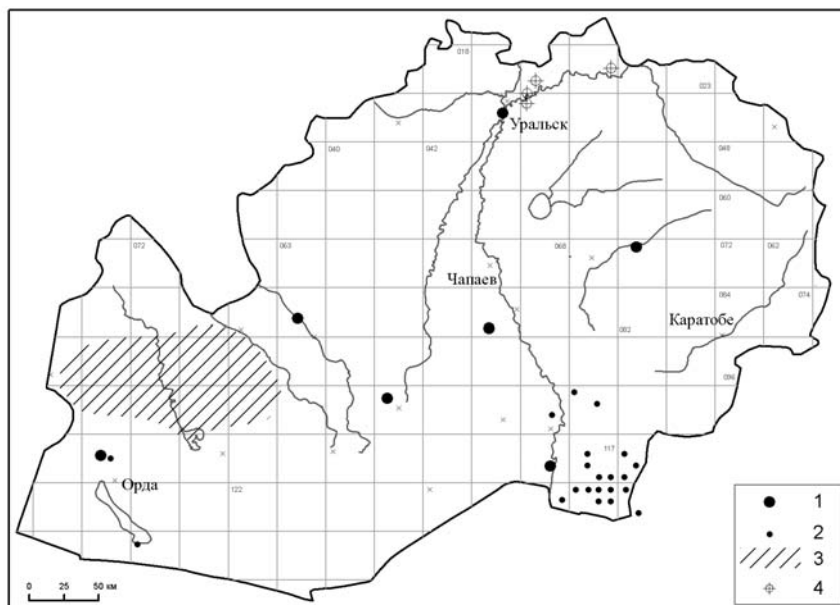


Рис. 64. Места обнаружения в области: 1 – общественной полёвки, литературные данные; 2 – то же, данные УПЧС; 3 – место массового размножения общественной полёвки в 1953–1955 гг.; 4 – находки полёвки-экономки, литературные данные (4)

осенью составляла до 1120 входов на 1 га (лугово-бурьянная растительность между лесополосами). В 1956 г. подъём сменился депрессией численности. В 1958 г. одного зверька поймали в Джамбейтинском районе. В Урдинском районе общественная полёвка не отмечалась в 1950–1954 гг., но потом была зафиксирована в 1955, 1958–1960, 1962, 1963 и 1965 гг. В 1960 г. эту полёвку единично ловили также в Джамбейтинском и Фурмановском районах. В 1961 г. в Каменском районе было поймано 159 экз., а в Урдинском районе – 60 экз., в 1962 гг. – более 60 экз. на юге Фурмановского и в Урдинском районах. Таким образом, можно говорить о возникновении нового небольшого подъёма численности в 1961–1962 гг. на западе области.

В 1963 г. полёвки стало меньше: в Тайпакском и Кызыл-Кугинском районах было поймано по 10, в Урдинском районе – только 8 экз. Некоторый подъём отмечался и в 1965–1966 гг. В Урдинском и Джаныбекском районах (Зубкова, Линдеман, 1971) общественных полёвок было много зимой 1965/1966 гг., когда они объедали кору молодых деревьев. В Тайпакском районе в 1965 г. также было поймано 120 экз. общественной полёвки.

В те годы М. П. Демяшев (1964) проводил восточную границу распространения общественной полёвки в области по реке Аще-Узек, впадающей в озеро Арал-Сор. Однако находки зверька зоологами противочумной станции отмечены не только в Урдинском, Джангалинском, Джаныбекском, но и в Тайпакском, и в Джамбейтинском районах, а также на юге Зауралья – в Кызыл-Кугинском районе. В дальнейшем численность общественной полёвки начинает снижаться. В 1965 г. 11 экз. было отловлено в Джангалинском районе и 1 – в Джамбейтинском, в 1966 – по 1–2 экз. в Джангалинском и Тайпакском районах. В депрессию численности 1969 г. известна поимка 4 особей в Кызыл-Кугинском районе Гурьевской обл., в 1970–6 экз. из-под Урды, где численность общественных полёвок составляла 1.5 экз./100 лс во влажных биотопах (объём учётов 400 лс). В 1970–1971 гг. зверька отлавливали единично в песках Бийрюк и по р. Уил. В 1974 г. 1 экз. был пойман в окрестностях пос. Калмыково. Г. В. Линдеман с соавт. (2005) сообщают, что в 1970 г. общественная полёвка исчезла с равнин Джаныбекского района, где не встречается до сих пор. Она сохранилась только по понижениям рельефа. В Джаныбекском районе детальные многолетние наблюдения выявили небольшие подъёмы численности этого вида в понижениях рельефа в 1974/1975, 1987/1988, 1999/2000 гг.

Глубокая депрессия отмечена в 1980 и 1993/1994 гг. (Линдеман с соавт., 2005). В 1980 г. полёвку снова удалось отловить в песках и степи на юге Зауралья. Затем после длительного перерыва 1 экз. общественной полёвки был пойман в Тайпакском районе в 2002 г. Повышенная численность общественных полёвок, по данным разбора погадок Ф. Г. Бидашко, отмечалась в 2002 г. на западе области. На Чёрных Землях – на юге Калмыкии и по правобережью Волги в Астраханской области (Матросов с соавт., 2003а, 2003б) в 1999–2001 гг., а особенно весной 2001 г. также наблюдалась вспышка численности. В этих условиях заселённость территории возросла от 6 до 13%, а численность – от 1.39 до 11,1 экз./га (в 8 раз). К 2002 г. вновь произошло снижение численности. В этих условиях на сплошных массивах рыхлых песчаных и супесных земель возникли крупноостровные поселения полёвок размером в несколько сотен га. Этот подъём численности случился на данной территории впервые за последние 50 лет. В мае 2011 г. Б. Б. Касабеков (2011) проводил учёты грызунов на юге Актюбинской области. Этот автор считает общественную полёвку массовым пустынно-степным видом в районе своих работ.

В 40–50-х гг. XX в. на западе Западно-Казахстанской области общественные полёвки чаще всего обнаруживались на старозалежных землях и в поймах рек, хотя зверьки могут обитать и в песках (Бийрюк-Тайсуган). В те годы осенью их иногда находили в стогах сена. В периоды депрессий вид исчезает на равнине, сохраняясь лишь в некоторых станциях переживания – спирейниках падин и в озёрных котловинах, по долинам рек в более увлажнённых местах, откуда при росте численности зверьки расселяются более широко. В 40–70-е гг. XX в. попадание общественной полёвки в ловушки Геро составило в годы повышенной численности вида в открытых станциях, особенно влажных, 0.07–0.13, до 1.5; около 0.02 – в домах и надворных постройках, 0.28 – в открытых биотопах и 0.14 – в

скирдах. При этом необходимо учитывать, что ловушки Геро мало привлекательны для степных полёвок. В 1953 г. на Джаныбекском поднятии общественная полёвка встречалась в местах слабого выпаса. В период пика (от осени 1952 до весны 1953 г. в посёлке Джаныбек доля её в населении домашних грызунов составляла 10%, остальное – домовая мышь). Плотность общественных полёвок в 1954 г. составила 12 экз./га на солонцах и 24 – на базицах (заросшие сорняками остатки развалин бывших посёлков), Динесман (1960).

С проникновением больших песчанок в долину Уила общественные полёвки стали селиться по краям их колоний. Так, весной и летом 1967 г. общественные полёвки возле колоний имели плотность 0.6 экз./га, а вне их – 0.2.

В Ленкоранской низменности (Кадацкий, 1964) в постройках человека общественная полёвка составляет 12.7% населения зверьков. Среди природных биотопов она предпочитает заросли татарника, посевы и целинные участки. В горно-лесном районе немногочисленна, тогда как в поясе горных степей преобладает на лугах, в зарослях татарника и составляет 80–97% от всех грызунов.

В Аскании-Нова (Полищук, 1986) зверёк занимает биотопы ковыльной и типчаковой степи (3.5–5.8% территории) при плотности 40–65 колоний на га. В других степных ассоциациях плотность ниже – 0.5 колоний на га. На залежах полёвки занимают около половины площади. Большие скопления зверьков возникают в зарослях костра кровельного и костреца безостого; на территориях бывших овцеферм полёвки занимают всю территорию, а плотность их нор составляет более 150 на га. Наибольшая фитомасса травостоя здесь наблюдается в октябре-ноябре, а зелень сохраняется до конца мая-начала июня. Это наиболее кормный биотоп в зимнее время. В пик численности общественная полёвка оказывается здесь фоновым видом целинной степи. Так, в 1981 г. её плотность достигала 790 экз./га (Емельянов, Золотухин, 1990).

В Астраханской области и на юге Калмыкии в период подъёма численности вида максимальное скопление зверьков наблюдали в зарослях кустарников среди сухой разнотравной степи (27.4 экз./га) и в антропогенных биотопах (19 экз./га). В разнотравной степи зверьки были менее многочисленны – 16.2, в белопольно-солянковой полупустыне – 3 экз./га. Полёвка встречалась и в жилищах человека (Матросов с соавт., 2003а, 2003б).

По данным С.Б. Папаняна (1963) в термо-градиент приборе общественные полёвки предпочитают весной температуру в +30.1°C, летом +27.7°C, осенью +26.7°C. Мы разместили данные по численности полёвок в климатическом поле в пределах её ареала в изучаемой области и Калмыкии, т.к. отсюда мы располагали дополнительными данными по численности вида (Шилова, Касаткин, 2000; Неронов, устное сообщение). Привлечены были также данные Л.Г. Динесмана (1960) по Урдинскому району. В ряде случаев точных показателей учёта нет (по пикам и ряду лет с присутствием вида данные охарактеризованы численно, в случае же низкой численности таких данных иногда нет), поэтому мы использовали следующие градации: 1) зверьков нет; 2) зверьки присутствуют (обычно до 1 экз./га; 3) зверьков много (2 и более на га).

Из рис. 65 видно, что подъёмы численности вида наблюдаются при среднегодовых температурах +7+10°C и годовой сумме осадков от 134 до 314 мм, в среднем 9°C и 250 мм.

В более сухих и прохладных условиях доля вида в населении зверьков резко падает.

Таким образом, в изучаемой части ареала для общественной полёвки благоприятны наиболее жаркие условия со средним увлажнением.

Среднее число эмбрионов в Западно-Казахстанской области составляет 4.53 (от 2 до 6, $n = 17$). Данные по распределению числа эмбрионов за 40–60-е годы в Западном Казахстане показаны в табл. 6.

Характерно, что в данном случае распределение числа эмбрионов не соответствует нормальному, а имеет отрицательный эксцесс – норма реакции необычно расширена – выводки и в 3, и в 6 эмбрионов встречаются одинаково часто. В годы низкой численности (1947, 1948) выводки обычно состояли из 3-х детёнышей, в годы пика (1961, 1962) – из 4.7–5, а в год спада численности (1963) размер выводка возрос до 6.5. Средний процент размножающихся самок составляет 71.4% (по 21 самке), откуда ПИР на месяц максимального размно-

Таблица 6 . Распределение числа эмбрионов у общественной полёвки в Западном Казахстане

Размер выводка	2	3	4	5	6	7	Число самок	M±m
Встречаемость	1	5	3	6	5	2	22	4.59±0.

жения составляет 323,4, что соизмеримо с аналогичным показателем для степной пеструшки (373) и значимо выше, чем у обыкновенной полёвки (до 193). Согласно литературным данным (Млекопитающие Казахстана, 1978), небольшие выводки, подобные таковым на территории наших работ, обычно наблюдались у общественной полёвки в горах, а на равнинах в районе ст. Иргиз величина выводка больше и составляет 5,5–6 (1968 г.). В Калмыкии размножение весной идёт в марте-мае, а осенью с конца августа и в сентябре, размер выводка тоже довольно велик – 5,1 на 1 беременную самку (Касаткин с соавт., 1998).

Для Дагестана М. В. Касаткин (1990) отмечает, что размножаться полёвки-сеголетки начинают не ранее 4-х месячного возраста. Во влажные годы самки приносят по 4–5 помётов в год, а в засушливые – всего 1–2 (Матросов с соавт., 2003б). Если осень, весна, начало осени засушливы, размножения не происходит (Ходашова, 1960). Недосток витаминных зелёных кормов ограничивает размножение полёвок (Хашаева, 1993, цит. по: Матросов с соавт., 2003б). М. В. Касаткин (1997) также полагает, что общественная полёвка размножается лучше, если предшествующий год был влажным, с обилием сочной зелени, а осенью наблюдалась бурная вторичная вегетация. Осенью – в августе – сентябре засушливого 1987 г. в условиях низкой численности в Дагестане М. В. Касаткин (1990) наблюдал размножение 81% половозрелых самок при среднем числе эмбрионов (СЧЭ) = 2,8. В итоге к весне численность возросла более чем в 5 раз. В апреле – мае 1988 г. размножались все самки, при СЧЭ=6,2. Далее размножение длилось до октября при СЧЭ=5,2, но роста чис-

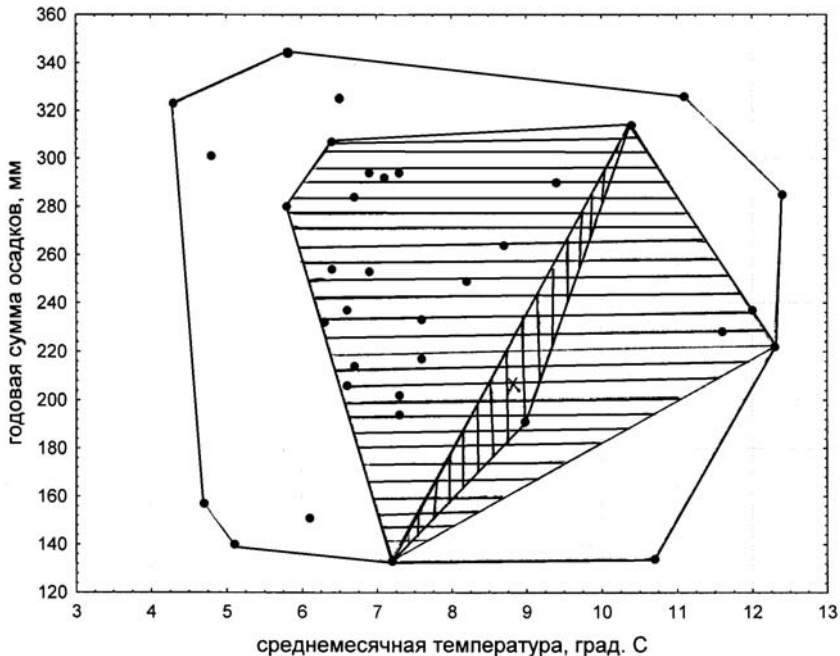


Рис. 65. Климатическое поле общественной полёвки. двойная штриховка – условия оптимума для вида в области

ленности не произошло, т. к. много полёвок погибло из-за интенсивных летних дождей. На юге Калмыкии и в Астраханской области в благоприятных условиях размножение может идти непрерывно с января до мая, и только иссушение растительности ведёт к его приостановке (Матросов с соавт., 2003б).

Для роста численности общественной полёвки благоприятны обильные осадками предшествующие годы (кроме предзимья). Особенно важны познелетние и осенние осадки, которые обеспечивают осеннюю вегетацию и плодоношение трав. Это продлевает процесс осеннего размножения полёвок и способствует хорошему зимнему выживанию. Пики численности обычно возникают в годы, когда нет весеннего затопления нор, а поздне-весенние и летние осадки обильны. З. В. Прокофьева (1968) также считает, что ведущими факторами в динамике численности вида на Ставрополье являются факторы погоды и запасы кормов. Автор подчёркивает, что большое значение для вспышки численности общественной полёвки имеют многолетние, следующие друг за другом благоприятные годы, что способствует достижению высоких значений численности. В полупустыне восстановление численности идёт медленнее, чем в злаковой степи. Поддерживая выводы предыдущих авторов, Г. В. Линдеман с соавт. (2005) к числу наиболее важных факторов динамики численности вида относят: 1) интенсивность снеготаяния (в марте-начале апреля) – сильное весеннее таяние снега губит полёвок, заливая водой их норы, поэтому станции переживания приурочены к склонам, где не застаиваются вешние воды; 2) запас кормов на зиму: благоприятна активная осенняя вегетация, обеспечиваемая обильными осадками в августе – сентябре. Пик численности 1953–1954 гг. на западе Западно-Казахстанской области возник после того, как в течение трёх лет выпадали обильные осадки в августе – сентябре, сопровождаемые бурной осенней вегетацией.

Известно, что в регуляции размножения значительная роль принадлежит этологическим механизмам динамики численности (Щипанов, Касаткин, 1996). Процессы размножения, расселения, подвижности и миграции тесно связаны с уровнем численности. Так, в Дагестане в предгорных районах численность в засуху низка – 3 экз./100лс, а поселения разобщены. С ростом численности помимо стабильных поселений с низкой долей мигрантов создаются новые. Во временных новых поселениях преобладают самки, которые активно размножаются. Со спадом численности временные поселения исчезают, а в постоянных увеличивается доля мигрантов. Свободные норы за 3–8 суток заселяются мигрантами (Касаткин, 1990). В Калмыкии (Касаткин, 1999) пик численности наблюдался в 1996–1997 гг. В первый год пика численность возрастала от 6.2 до 80 экз./га. В это время сохранялась структура поселений с неотселившимся потомством. На следующий год возникли новые поселения, где плотность составила 50 экз./га и шло активное размножение. К осени 1997 г. наблюдалась уже до 18 тыс. выходов нор на га, а плотность зверьков превысила 300 на га. Сходная картина наблюдалась и в Аскания-Нова (Емельянов, Золотухина, 1990). Там размеры перекрывающихся индивидуальных участков составляют в год пика 77.6 ± 7.6 кв. м. В 1982 г., когда возник спад численности, плотность зверьков упала от 790 до 365 экз./га, они скучились в местах с сочной растительностью. Доля самок снизилась. В 1983 г. при дальнейшем спаде численности до 148 экз./га происходило разобщение группировок, возрастание размеров индивидуальных участков до 119 ± 7.1 кв. м. На следующий год численность снизилась ещё сильнее – до 80 экз./га, а в 1985 г. – до 20 экз./га. Площадь участка возросла до 148.4 ± 31.2 кв. м

В периоды высокой численности в природных очагах чумы общественная полёвка может иметь некоторое, хотя, в силу своей резистентности к чуме, и не очень существенное, эпизоотологическое и эпидемиологическое значение (Матросов с соавт., 2003б).

2.3.7.25. Полёвка-экономка

И. М. Громов (1954) отмечает, что ископаемая полёвка-экономка обитала в предхвалынской полупустыне в районе современного Калмыкова. В настоящее время по территории области проходит южная граница ареала вида (рис. 64). В. А. Фоканов (1952) добывал

зверька на гривах среди пойменных лугов и в лесах поймы р. Урал у пос. Январцево. М.П. Демьяшев (1964) отмечает, что полёвку – экономку ловили у пос. Красноармейск. Южнее 51°с.ш. она отсутствует. Отмечена в Бурлинском районе. Г.А. Кондрашкин с соавт. (1970) добывали экономку по берегам Урала у пос. Январцево, Иртек, Гнилое, Илек, Бутурлин. На левом берегу зверьки обитают в устье р. Иртек и в устье р. Солянки. В Саратовском Заволжье зверька добывали в пойменном лесу по р. Большой Иргиз (Щепотьев, Кондрашкин, 1968), в нижнем течении к югу от г. Балаково. Выше р. Сулак в 1966 г. её не было. Этот зверёк был пойман также в окрестностях пос. Целинный Краснопартизанского района Саратовской области (Опарин с соавт., 2002). В 2000-х гг. экономка расселилась далее к югу по всем левобережным притокам Б. Иргиза. Численность её по берегам р. Еруслан у пос. Дьяковка менее 1 экз. на 100 лс (Шляхтин с соавт., 2009).

В Западно-Казахстанской области экономку регистрировали зоологи ПЧС на территории Фурмановского стационара (1940 г. – 10 экз.), в окрестностях г. Уральска (1966–5 экз.) и в Чапаевском Приуралье (1985 г. – 31 экз.). Среднее число эмбрионов у самок этого вида в изучаемой нами области составляет 7 ($n = 2$), тогда как в Средней Сибири размер выводка равен 5.94 ± 0.27 ($n=47$, по Реймерсу, 1968), в Волжско-Камском крае – 5.39 ± 0.24 ($n=39$, по Попову, 1960), в Коми республике – 6.22 ± 0.22 ($n=94$, по Бобрецову с соавт., 2004).

2.3.7.26. Обыкновенная слепушонка

С территории области известны костные остатки зверька из Волго-Уральского палеоценоза со среднего, а из Зауральского – с позднего плейстоцена (Дмитриев, 2001). Слепушонку *Ellobius conf. talpinus* Pall. обнаруживали при раскопках от пос. Бурлинский до оз. Индер. Как и в случае водяной полёвки, на севере, где грунты более твёрдые, чем возле оз. Индер, диастема на черепе больше, резцы больше направлены вперёд (Громов, 1957). Современный подвид существует здесь с позднего плейстоцена (Дмитриев, 2004).

В Западно-Казахстанской области находится центральная часть современного ареала вида (фото 65, 66). Б.А. Кузнецов (1948) встречал слепушонку в Приерусланских песках, окрестностях гг. Вольск, Пугачёв (Саратовская обл.), возле оз. Баскунчак (Волгоградская обл.), у Нового Уштагана, Новой Казанки, Фурманова, Казталовки, в Теректинском и Чапаевском районах, за Уралом – по р. Илек, у оз. Индер, в песках Бийрюк, а также по р. Уил. Ю.М. Ралль (1935) нашёл слепушонку возле Урды. В.А. Фоканов (1952, 1954) отметил слепушонку у совхоза Красновский на севере области, а также возле оз. Индер. В.И. Маштаков наблюдал слепушонку регулярно в 60–90-х гг. в 60 км к западу от посёлка Калмыково на северо-восточной окраине Волго-Уральских песков (урочище Байгазы). Распространена по области повсеместно.

Обычна по Узеням, Еруслану на юге левобережья Волги в Саратовской обл. (Давидович, 1964), у оз. Баскунчак, у с. Валуйки (Строганова, 1954), а также по р. Урал на севере Гурьевской области (Ротшильд с соавт., 1969), рис. 66.

Численность сравнительно невысока. В 1950–1952 гг. на западе области её практически не было: на 65 км пеших учётов выявлено только 3 поселения. В 1952–1953 гг. после влажных лет численность её возросла до 13 поселений на 10 км, до 60 по краям западин (Ходашова, 1960). В северо-западных районах области, на Чижинских разливах плотность поселений слепушонки тогда составляла до 250 на 10 км пешего маршрута. В 1964–1968 гг. слепушонка была редкой: около 1 поселения на 10 км. Постепенно она стала исчезать с равнин; в конце 80-х гг. исчезли последние её поселения в районе Джаныбекского стационара (Линдеман с соавт., 2005). Зверьки остались только в приозёрных понижениях. Численность около оз. Эльтон составляла в 1950–80-х гг. 17–42 поселения на 10 км. Позже в окрестностях Джаныбека подъёмы численности происходили с середины 90-х до 2001 г., затем – депрессия и новое появление зверька – в 2003 г. наблюдалось по склонам балок и в долинах.

Л.В. Зубкова, и Г.В. Линдеман (1971) отмечают, что в чернополынниках Джаныбекского района слепушонка единична, а в местах преобладания белополынных ассоциаций становится обычным видом. На Волго-Узенской водораздельной равнине слепушонка чаще

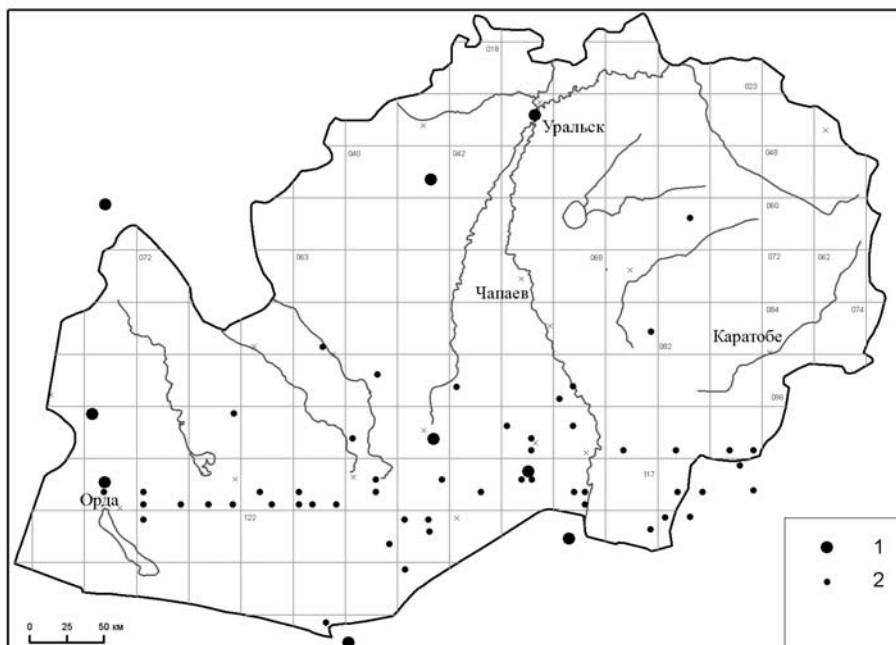


Рис. 66. Места обнаружения обыкновенной слепушонки в области. Обозначения см. рис. 56.

всего встречается по склонам с белопопынно-злаковыми ассоциациями – 9 поселений на 10 км учёта, на опушках лесов в падинах и залежах – 1–3.2 на 10 км, в других биотопах реже. По долине р. Горькой в 50-х гг. XX в. была редка, на злаковых лугах Чижинской лиманной депрессии – тоже. Но там её было довольно много на солончаковых гривах (13) и в высокотравных степных лугах (24). Меньше было поселений слепушонки на чернопопынных и кокпековых солонцах и в злаково-попынных ассоциациях по западинам – 15. На сорах и прибрежных лугах не селится (Ходашова, 1960).

В Центральном Казахстане слепушонка обитает в низинах и по долинам рек. Приурочена к местам обильного произрастания луковичных эфемероидов (тюльпаны и др.). Южнее, на севере Кызылкумов это довольно обычный, местами многочисленный вид. Приурочена в основном к старо-залежным землям и такыровидным почвам. Здесь она предпочитает относительно рыхлые суглинки, а в песках редка (Ротшильд с соавт., 1967).

Ещё южнее, в Туркмении (Заунгузские Каракумы, Тихонова, 1990) слепушонка приурочена к ландшафтам типичных грядово-ячеистых песков и к мозаичному ландшафту земель древнего орошения. Плотность зверьков составляет в песках около 40 поселений на 10 км учёта. Там, где есть участки с разными типами почв, предпочитает такыры, реже живёт на закреплённых песках у подножья гряд. Оптимальным биотопом для неё являются здесь грядово-ячеистые пески.

Рацион слепушонки состоит на четверть из зелени, при этом везде в пищу часто употребляются луковицы тюльпанов и корневища ферул. Поедает также полынь, злаки и другие растения. В подземных кладовых зверька И. Г. Шубин (1961) находил до 152 луковиц тюльпанов и 17 корневищ ферул. Видимо, зверьки чуют луковицы через почву на расстоянии 10–20 см.

Выбросы грунта, как и у гигантского слепыша, происходят главным образом днём, с 11 до 17 часов, вечером и ночью зверьки выходят на поверхность (Тихонова, 1990). Зимней спячки, по-видимому, нет, хотя активность может заметно снижаться.

Слепушонки живут семьями, от 2–3 до 10–12 зверьков (Шубин, 1961; Евдокимов, Позмогова, 1982). В Челябинской области в популяции встречается 14.1% зверьков-двухлеток, в Курганской – 11.8%. Часто наблюдается небольшое преобладание самцов. Среди зимовавших слепушонок самцов больше (около двух третей), чем среди сеголеток (55.2–53.2%). Минимальный вес рожавшей самки – 41 г, на юге – 36–37 г. Самки начинают размножаться с возраста в 3–5 месяцев, приносят по 2–3 помёта в год. Перерыв между выводками составляет 34–36 дней. Возможно совмещение следующей беременности с лактацией, что наблюдалось на 8–10 день после рождения детёнышей (Зубко, Острияков, 1961).

На юге Украины слепушонки размножаются круглый год. В Наурзумском заповеднике (Кустанайская обл. Казахстана) размножение начинается обычно с середины мая и продолжается до I-й декады июня, в мае уже могут встречаться сеголетки и самки со второй беременностью. (Евдокимов, Позмогова, 1982). На юге Казахстана и в Туркмении зверьки размножаются дольше – до 3 месяцев (апрель–июнь). Размножается только родительская пара, а молодые от 1–2 помётов холостуют. Максимальный процент размножающихся самок отмечен в III-й декаде мая – I декаде июня (23–25%). На Украине весной 55.5% самок беременны, летом – около 38%, зимой – 33%.

Средний размер выводка на севере Казахстана составляет 6.1 (от 2 до 8), в Западно-Казахстанской области он меньше: 5.62 ± 0.37 (на 13 самок), колебания 2–7 (данные УПЧС). В Центральном Казахстане (Акмолинская, Кокчетавская области) размер выводка близок к этим данным и составляет 5.30 ± 0.25 ($n=23$, по Шубину, 1961). Меньше размер выводка в Башкирии (4.25 весной и 3.86 летом), ещё меньше в Челябинской области – 3.5 весной и 3 летом.

На Украине размер выводка мал – весной 3.8, летом 3.5 и зимой 3.3, в Крыму 3.9, на северо-западе ареала (Запорожская обл.) – 3.2. Ещё сильнее сокращается размер выводка на юге Казахстана – 2.6 эмбриона, чаще встречается резорбция. В Туркмении в выводке также наблюдается по 2–3 детёныша (Маринина, 2005б). В Акмолинской области резорбция отмечена у 4% самок.

Таким образом, у слепушонки максимальный размер выводка наблюдается в центральной части ареала (Северный Казахстан), а к периферии, особенно к югу, размер выводка уменьшается.

Засуха для слепушонки губительна, а во влажные годы численность возрастает. Более тёмные зверьки живут в более сырой местности. Ночная активность приводит к тому, что слепушонка, наряду с большим тушканчиком, чаще других видов грызунов становится на западе Казахстана добычей филина (Громов, Парфёнова, 1950). Костные остатки найдены также в погадках обыкновенной пустельги и болотной совы в Саратовской области (Строганова, 1954).

2.3.7.27. Тамарисковая (гребенщикова) песчанка

Широко распространённый, часто многочисленный пустынный вид.

В Волго-Уральских песках эта песчанка впервые появилась в среднем плейстоцене. Вторичное заселение произошло уже после нижне-хвалынской трансгрессии в позднем плейстоцене. Здесь в течение всего позднечетвертичного периода тамарисковая песчанка остаётся обычным видом (Дмитриев, 2004). Из Волго-Уральского палеоценоза она известна со среднего плейстоцена, а из Узенского и Зауральского – с ранне-среднего голоцена (Дмитриев, 2001). В настоящее время Западно-Казахстанская область находится в северо-западной части ареала вида. В середине XX в. самая северная находка вида была известна близ пос. Ракуша в 65 км к северу от г. Гурьева (Громов, 1957). Б. А. Кузнецов (1948) отмечает тамарисковую песчанку в Волго-Уральских песках (Уштаган), Урде, Новой Казанке, в окрестностях оз. Индер и в песках Бийрюк. В ЗММУ имеются экземпляры из 8 пунктов: Новый Уштаган, Калмыково, левый берег Урала в 50 км к югу от пос. Калмыково; к югу от пос. Чапаево; Джангалинский район; станица Горячинская; 20 км к востоку от Урды; Камыш – Самарские разливы. Северная граница распространения проходит от Урды южнее с. Новая Казанка к р. Урал в 15–20 км севернее пос. Калмыково, но по пойме р. Урал зверёк доходит

до Чапаева, а за ним граница проходит в 45–50 км к юго-востоку от Джамбейты. Островное обитание отмечено в 70 км от с. Фурманово на р. Малый Узень. Встречена в 25 км к юго-востоку и в 10 км к западу от пос. Дунгулюк. На крайнем западе области тamarисковая песчанка обитает в лесополосах вдоль железнодорожного полотна, а также в насаждениях по пескам возле г. Улаган близ Эльтона. Впервые была отмечена в 70-х гг., когда она проникла с юга, по насыпи железной дороги. В конце 80-х гг. она уже широко расселилась по железнодорожным лесным полосам между станциями Эльтон и Джаныбек. В безлесных участках поселяется на насыпи железной дороги. Обитает в густых зарослях шиповника по р. Хара недалеко от устья. В последующем многие поселения исчезли, но сохранились на г. Улаган (Линдеман с соавт. 2005). На левобережье отмечена в 50 км к западу от пос. Кара-Тюбе, а также в 90 км к востоку от Джамбейты (рис. 67, фото 67–70).

Численность зверька в зауральной части области ниже, чем в приуральной, и в 50-х гг. XX в. достигала 9 экз./га. В Волго-Уральских песках тamarисковая песчанка встречается повсеместно, весной численность её достигает 15, а осенью – 70 экз./га, в годы депрессий соответственно 0.2–1 экз./га. На севере песчаной части эти песчанки более многочисленны (Млекопитающие Казахстана, 1978). В «калмыковской пойме» р. Урал (Кондрашкин с соавт., 1970) найдена на обоих берегах: на правом (Лебедек, Чёрная Яма) и на левом (Есенсай, Кызыл-Жар). В отдельные годы на протяжении 60–70-х гг., по данным тех же авторов, у пос. Чапаево появляются разрозненные неустойчивые поселения тamarисковых песчанок, которые вскоре исчезают. Так, в приуральной части поймы тamarисковые песчанки обнаружены возле пос. Полигон (в 20 км от пос. Чапаево). Зверьки расселяются и по Бударинскому каналу, хотя ранее вдали от р. Урал в этой местности отсутствовали. В 80-х гг. эта песчанка обитала в окр. Акбулака (15 км к северу от пос. Чапаево). В Зауралье на север продвигается слабо (до Байканы). Южнее, в пойме р. Урал на севере Гурьевской области, также как и жёлтый суслик, обитает ограниченно, только на песках наносов трансгрессий Каспия (Ротшильд с соавт., 1969).

Описание экологии и динамики численности вида см. в последующих главах.

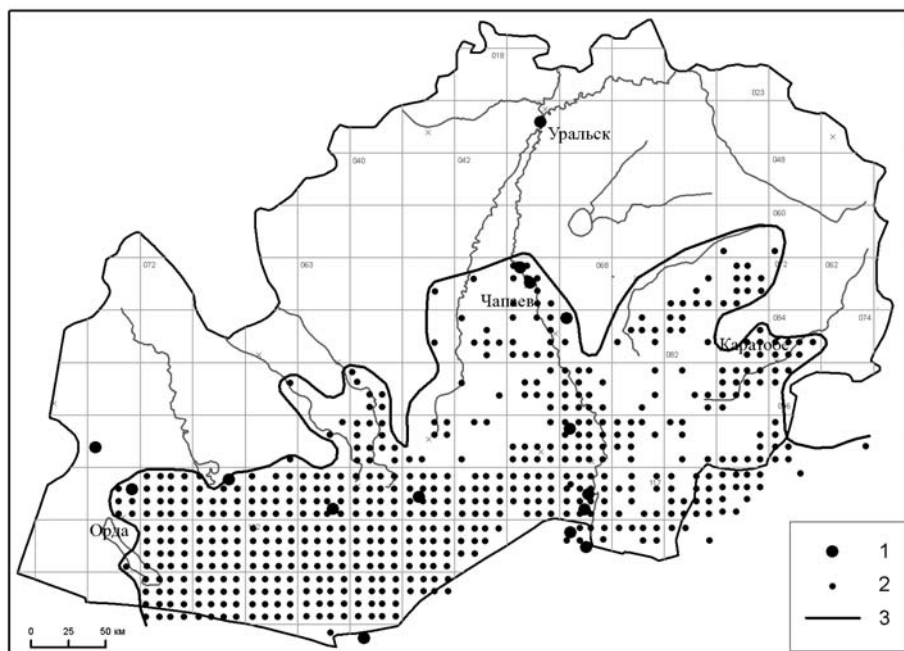


Рис. 67. Места обнаружения тamarисковой песчанки: Обозначения см. рис. 48.

2.3.7.28. Полуденная песчанка

Костные остатки этих зверьков из Волго-Уральских песков имеют среднеплейстоценовый возраст, а из Узенского и Зауральского палеоценозов – ранне-средне-голоценовый (Дмитриев, 2001). В начале голоцена, когда сформировались Рын-пески, сюда расселились многие псаммофильные формы, в числе которых была и полуденная песчанка. Один и тот же номинальный подвид существует здесь в течение всего поздне-четвертичного времени (Дмитриев, 2004).

Б. А. Кузнецов (1948) указывает на находки вида в Волго-Уральских песках (Уштаган) (фото 71), Урде, Новой Казанке, в окрестностях оз. Индер, в песках Бийрюк, Кара-Тюбе. Отмечена (по Строгановой, 1954) у г. Богдо, а также в 1949 г. у р. Волга возле ст. Луговая Пролейка (49° с.ш.). В ЗММУ имеются экземпляры из окрестностей Урды, пунктах в 90 км к востоку и в 25–30 км к юго-западу от пос. Новая Казанка, в песках Бийрюк, в Уштагане, на границе между Уральской [Западно-Казахстанской] и Гурьевской областями в 3 км к востоку от Кок-Пал-Кызыл (48°35' – 50°48'). В области проходит северная граница ареала вида (рис. 68). В Волго-Уральских песках полуденная песчанка – один из многочисленных видов. Северная граница распространения полуденной песчанки идёт по линии: пос. Урда – 15 км к северу от пос. Калмыково – по р. Урал до Чапаева и далее на восток через Джамбейту к точке в 50 км к юго-востоку на Актюбинск (Млекопитающие Казахстана, 1978). В середине XX в. полуденная песчанка встречалась пойме р. Урал у пос. Круглый, в 15 км к северу от посёлка Калмыково (примерно на 49°30' с.ш.) и далее к югу до границ области, в зарослях кияка и по посевам зерновых (Фоканов, 1954). По М. П. Демяшеву (1964) местами эта песчанка распространена и севернее 49° с.ш., доходя до 50° с.ш. (урочище Кзыл-Иван Чапаевского района). Зоологи УПЧС отмечали полуденную песчанку в пойме р. Урал в 30-е–40-е гг. XX столетия: 1937 г. – пос. Антоново в правобережной пойме, 4 экз. на 300 лс ловушками Геро (1.33 на 100 лс), а также на бахчах (0.7 эк./100 лс, объём работ 1570 лс), в пойменном лесу (0.123 на 100 лс, объём работ 1625 лс), в стогах к югу от пос. Калмыково 0.24 на 100

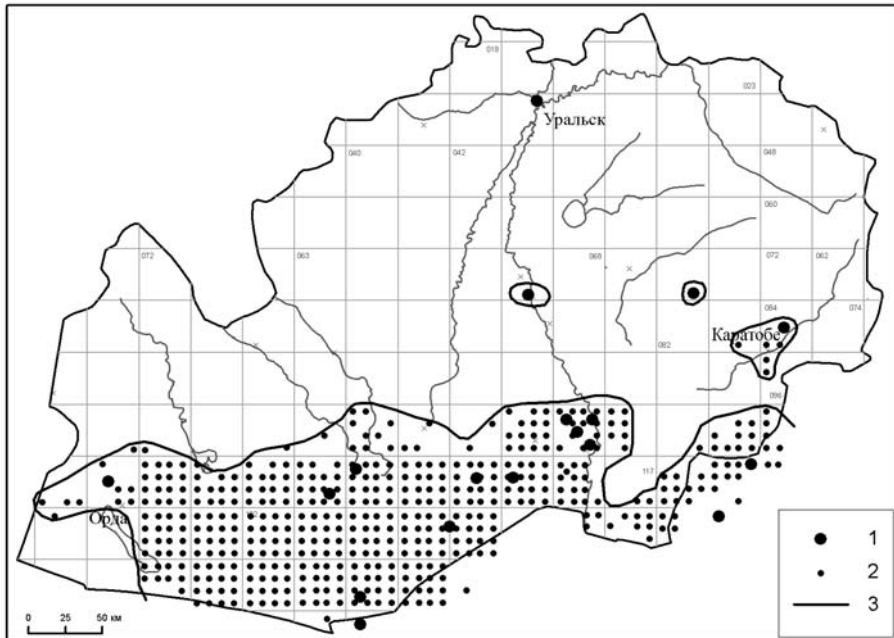


Рис. 68. Места обнаружения полуденной песчанки: 1,2 – см. рис. 48; 3 – северная граница ареала и островные находки в области

лс, объём работ 1655 лс). В 1939 г. у пос. Котельный и Калмыково на бахчах и в лесу было поймано 5 экз. в августе. В 1940 г. в пойменном лесу было поймано полуденных песчанок 3 экз. на 160 капкано-суток у пос. Харькин и 2 экз. на 98 капкано-суток у пос. Красый Яр. Ещё в 1951 г. в пойме р. Урал на 134 тамарисковых песчанки приходилось 37 полуденных. В 1960 г. в пойме численность полуденных песчанок составила осенью 0.25 на 100 лс, а в 1961 г. весной – 0.2 (1 экз.) на 100 лс. В 1966 г. в пойме на 1655 экз. тамарисковых песчанок было выловлено 24 экз. полуденных песчанок. В отчётах УПЧС за 1969 г. есть упоминание о том, что полуденные песчанки единично попадались весной на правобережной пойме р. Урал. Позже в пойме р. Урал до границ области она не отмечалась вплоть до 1992 г., когда её впервые удалось обнаружить на левом берегу р. Урал в пойме у пос. Боян-Аул. Южнее, в Гурьевской области, полуденная песчанка часто селится по берегам реки Урал, особенно по правому, где пойменная растительность практически исчезает и чаще встречаются валы песка и дюны (Ротшильд с соавт., 1969).

В ряде мест своего ареала полуденная песчанка распространена спорадически, в виде островных поселений (Предкавказье, Северо-Западный Прикаспий, на большей части территории песков Кызылкум и Муюнкум). На территории придельтово-приморского песчаного района в северо-Западном Прикаспии, в Южном Прибалхашье, на севере Кызылкумов и особенно в Волго-Уральских песках поселения этого вида более равномерны. Численность полуденной песчанки, как правило, невысока; в оптимальных участках ареала она достигает осенью 4 экз./га (до 16), хотя в среднем составляет на севере 1–2, в центре песков – 7–10 экз./га, при кратности колебаний численности по северной кромке песков весной 23, осенью – 8, а в центре песков 8.5–7 раз. От весны к осени кратность колебаний составляет 3.8 по краю и 2.2 – в центре песков. Сходные значения отмечены и в Кызылкумах. В других частях ареала численность обычно ниже и менее стабильна.

В Восточном Предкавказье и Северо-Западном Прикаспии полуденная песчанка предпочитает песчаные ландшафты, где она занимает максимальное число биотопов и составляет максимальную долю в населении зверьков. На Ергенях и в Сальских степях эти показатели снижены. В Южном Прибалхашье приурочена к полужакреплённым пескам и часто встречается на колониях большой песчанки (Мокроусов, Яковлев, 1967). В полужакреплённых песках Волго-Уральского междуречья полуденная песчанка формирует популяционные ядра повышенной численности (Матросов, 1992). Полуденная песчанка – основной носитель возбудителя чумы в песчаных полупустынях.

Описание экологии и динамики численности вида см. в последующих главах.

2.3.7.29. Краснохвостая песчанка

В песках Волго-Уральского междуречья краснохвостая песчанка известна со средне-го плейстоцена. Н.И. Тропин (1968б, 1977) описал отсюда вымерший подвид *M. l. gromovi*, который обитал с послехазарского времени (поздний плейстоцен) до позднего голоцена (Дмитриев, 1994). Н.И. Тропин (1968б) находил остатки ископаемых краснохвостых песчанок в окрестностях Нового Уштагана и южнее в Волго-Уральских песках. Они обитали там 4–5 тысяч лет назад в период мангышлакской регрессии Каспия. Потом вымерла. В 1980 г. отмечена на правобережье р. Урал в пределах Гурьевской области (Бурделов, Самарин, 1989). За последнее время эта песчанка расселилась и достигла высокой численности (Сараев с соавт., 2001), но не достигла на правобережье пределов Западно-Казахстанской обл. Фото 72.

С последней трети XX в. начинается период нового расселения краснохвостой песчанки на запад и северо-запад с юго-востока области (рис. 69). Так, в 1949 г. северная граница распространения краснохвостой песчанки проходила по северо-западному чинку Устюрта. На полуострове Бузачи отношение численности большой и краснохвостой песчанок составляло 4:1, средняя плотность – 27–42 экз./га, число колоний – 4.5–5.6 на га (совместный отчёт Гурьевской и Уральской ПЧС за 1949 г.). Вид не упоминается в сводке М.П. Демяшева (1964). В районе оз. Индер эта песчанка была впервые обнаружена только 1977 г., а в нижнем течении р. Уил в пределах области (точки Каскасуат и Жалтырсор) –

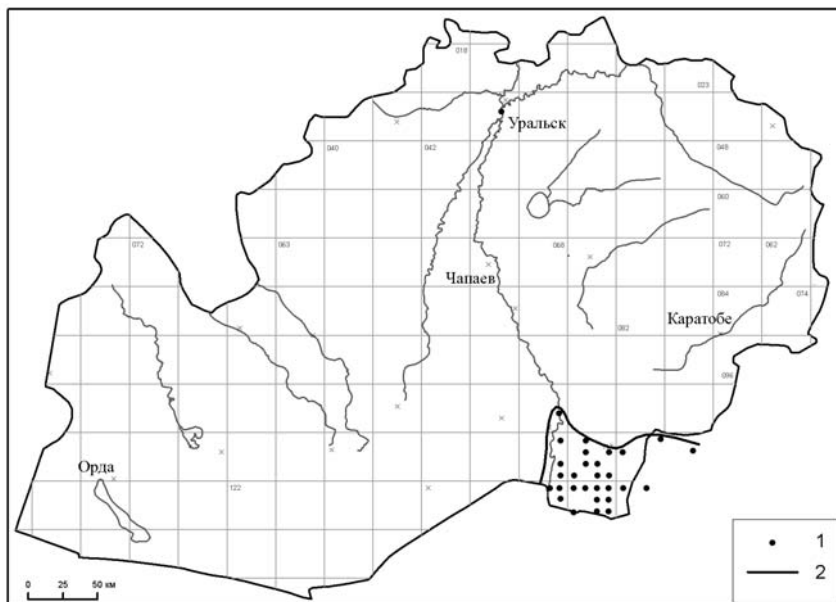


Рис. 69. Места обнаружения краснохвостой песчанки: 1 – данные УПЧС; 2 – северная граница ареала вида к 2004 г.

весной 1992 г. Норы краснохвостых песчанок располагались по кромке высохшего озера, вдоль кустарника и на старой дамбе. В 1997 г. зверёк отмечается уже как обычный в урочище Коскасуат, по кустам селитрянки и по окраинам колоний большой песчанки. В 1999 г. вид регистрируется в низовьях Уила и по р. Жалтырсор вместе с большой песчанкой (фото 72). Осенью на 800 лс ловушками Геро отловлена 1 краснохвостая песчанка. Число колоний краснохвостой песчанки осенью составляло 4,2, а большой – 6,2 на га (Бидашко с соавт., 2002). За 2003–2007 гг. в Западно-Казахстанской области в месяц максимального размножения среднее число эмбрионов у краснохвостой песчанки составило 6,66, процент беременных самок – 39,04, а ПИР – 260. Это сходно с показателями, приводимыми для Мангышлака и Устюрта, но меньше, чем в Северном Прикаспии (Млекопитающие Казахстана, 1978; Ефимов, 2005б) и более южных частях ареала (см. ниже).

В оптимуме ареала как, например, в южных Кызылкумах (Аллабергенов, 1989) в оптимальных условиях (годы и местообитания) численность песчанок может достигать 150 экз./га (1963–1964 гг.). Весной, при температуре воздуха +8,7° С и почвы +10° С с конца февраля – начала марта начинается весеннее размножение краснохвостых песчанок, которое охватывает более 90% самок. Конец выкармливания первого выводка приходится на конец апреля. В мае уже отмечаются эмбрионы второго выводка. Беременность у этого вида не совмещается с лактацией и проходит в основном при суточной температуре воздуха +21° С и почвы +26° С, когда уже много зелени. Максимальный процент беременных самок – 95% – автор отмечал в марте – мае, в июле этот показатель снизился до 37,5, возрос снова до 75% в октябре – декабре. Среднее число выводков на одну самку – 1,83. В ноябре были обнаружены беременные самки – сеголетки (27,2% от общего числа молодых самок). Первые краснохвостые песчанки приступают к размножению в возрасте 4-х месяцев (к ноябрю). Выводок составляет 5.73 ± 0.33 ($n=15$), такой же как в центре Западных Кызыл-Кумов – 5.78 ± 0.20 ($n=46$, Камнев с соавт., 1959) и в Азербайджане (Эйгелис, 1980).

Потенциальная плодовитость составляет, по данным автора, 16,8 детёнышей в год, в первой генерации – 5,2, во второй генерации – 6,3; во второй генерации участвует до 70% зверьков – прошлогодок. В Центральных Каракумах (Туркмения), по данным П. И. Камне-

ва с соавт. (1959), содержащиеся в виварии зверьки достигали половозрелости раньше, в возрасте 2.5–3 месяца. При соотношении полов, близком к 1: 1 среднее число эмбрионов на одну беременную самку составляло в виварии 5.6–5.9, т.е. сходно с показателями из природы от других авторов. В бассейне Кашка-Дарьи (Узбекистан) в 1956–1995 гг. численность вида составляла 4.6–3.1 экз./га, в песках – 2.9. Лимитирующим фактором распространения является урожай эфемеров и зимнее промерзание почв. Для краснохвостой песчанки характерны неперiodические подъёмы численности и зимнее размножение (1983/1984 и 1984/1985 гг.). В Киргизии размножается с марта по октябрь, в июне-августе часто все самки размножаются, размер выводка 6–6.5. Зимовавшие самки дают до трёх помётов в год. Половозрелость достигается в возрасте 2.5–3 месяцев (Янушевич с соавт., 1972). В Азербайджане эти песчанки размножаются круглогодично, на юге Узбекистана – с февраля – марта до октября – ноября. Размер выводка велик в Ферганской долине (Давыдов, 1964).

2.3.7.30. Большая песчанка

Большая песчанка обитала на территории области в доисторические времена, в XIX в. вымерла. С 1963 г. начинается реколонизация территории области этим видом, что рассмотрено подробно в специальном разделе книги. Современное (на 2000-е гг.) распространение в области показано на рис. 70 (фото 73–76).

2.3.7.31. Малая лесная мышь

Обитающая на рассматриваемой территории форма малой лесной мыши, по М. И. Баскевич с соавт. (2005) соответствует форме «*mosquensis*». В Саратовском Заволжье – это самый многочисленный вид среди мышевидных грызунов. Осенью численность зверька достигает в оптимальных биотопах (старые посадки деревьев широколиственных пород) 60 на 100 лс. Там, где зверёк обитает совместно с желтогорлой мышью, последняя вытесняет малую лесную мышь из благоприятных местообитаний (Шляхтин с соавт., 2009). Вне области

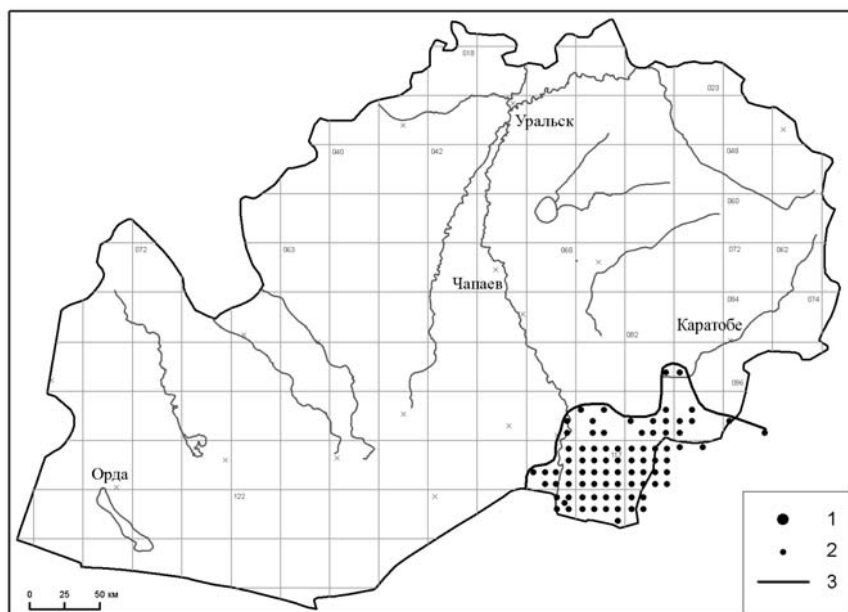


Рис. 70. Места обнаружения большой песчанки: обозначения см. рисунок 48

отмечена для приерусланских песков, окрестностей г. Пугачёва (Саратовская обл.). Встречалась в окрестностях с. Дьяковка, д. Валуйки и г. Богдо (Строганова, 1954). В ЗММУ имеются экземпляры из Джаныбека, с оз. Эльтон Волгоградской области, из пункта в 70–80 км от пос. Эмба (49°15'–57°40'), р. Иргиз, пойма в нижнем течении у пос. Партизан (48°30'–60°58'), пункта 50°45'–52°00', а также из пос. Дергачи Саратовской области (48°39'–60°58'). По И. М. Громову, М. А. Ербаевой (1995), на юг по пойме реки Урал эта мышь распространена до пос. Калмыково. В. А. Фоканов (1954) считает, что она доходит на юг до оз. Индер, до южной границы белого тополя, южнее в пойме остаётся только ветла. К. С. Ходашова (1960) наблюдала малую лесную мышь на северо-западе области в долине р. Хары, в Салтовском лесу (окр. с. Дьяковка) по р. Еруслан и на Краснокутских лесополосах недалеко от той же реки (Саратовская обл.). Там временами её численность может достигать 25 экз. на 100 лс. В Западной Казахстане Б. А. Кузнецов (1948) отмечает этот вид для Урды, Фурманова, Казталовки, Теректы, долины р. Илек, Уральска, Чапаево и Калмыково. На территории Джаныбекского стационара (Линдеман с соавт., 2005) лесная мышь появилась впервые в 1976 г. в дендропарке. Проникнув в искусственные лесные насаждения, она вытеснила оттуда прежнего доминанта – домовую мышь. Ранее лесная мышь обитала в байрачных лесах, по поймам рек и в лесополосах к северу от пос. Палласовка Волгоградской обл.

К 1980 г. стала массовым видом (фото 77). Сейчас малая лесная мышь обычна и иногда многочисленна в искусственных лесонасаждениях Джаныбекского стационара. Здесь сформировались автономные популяции, способные самостоятельно поддерживать свою численность (Быков, 1990). В 1983 г. она продвинулась к югу вдоль железной дороги на 27 км. У г. Улаган встречается, хотя и редко, в лесных посадках на песках. А. В. Быков (1986) в окрестностях Джаныбека наблюдал, что малые лесные мыши живут только в тех насаждениях, где присутствует хотя бы один из трёх видов кормовых растений: лох, дуб или тёрн. Мышь запасает семена дуба и тёрна, которые плодоносят не ежегодно. Особенно благоприятны для них дубово-лоховые насаждения, где зверьки достигают максимальной численности (около 17 на 100 лс осенью), и численность здесь наиболее стабильна. В зарослях тёрна численность низка и неустойчива, они там нередко вымирают, заселяясь

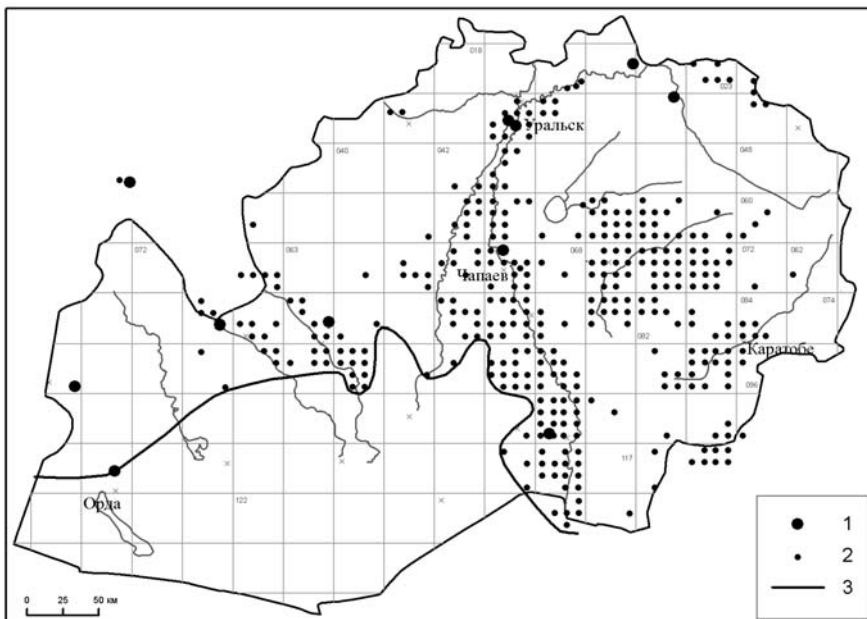


Рис. 71. Места обнаружения малой лесной мыши в области. Обозначения см. рис. 45.

вновь в случае роста численности. Доля самок и молодых зверьков здесь ниже, чем в более благоприятных участках. По данным сводки «Млекопитающие Казахстана» (1978), южная граница ареала проходит южнее пос. Фурманово через Калмыково к верховьям р. Эмбы. По более обширным данным УПЧС, граница проходит южнее (рис. 71). Рассмотрение мест находок вида на этом рисунке позволяет заключить, что лесная мышь чётко приурочена к невысоким главным рекам области и образует на территории три очага численности: 1) бассейн рек восточной Зауральной части области (Калдыгайты и др.), 2) Поймы и междуречья рек Урал и Кушум; 3) Поймы и междуречья рек Большой и Малый Узень. Основная масса находок вида находится не далее 10–15 км от этих рек. На севере области многочисленна во влажных и умеренно увлажнённых местообитаниях в Бурлинском лесхозе, у дер. Петрово (Фоканов, 1952). В пойме реки Урал осенью этот автор добывал до 5 экз./100 лс. В Волго-Уральских песках эта мышь отсутствует. Южная граница её распространения совпадает с таковой белого тополя (Фоканов, 1954). Малую лесную мышь отмечали Г. А. Кондрашкин с соавт. (1970) на севере области по р. Урал (пос. Иртек, Январцево, Гнилое, Илек, Бутурлин, южнее Уральска – у пос. Чаган, Колесово, Барановка, Прорвинок, оз. Лопушистое, старица Ерёмкина). В пределах «чапаевской поймы» те же авторы находили зверька у пунктов Медвежье, Кожехарово и Енбек, в пределах «калмыковской поймы» – у пос. Лебедек, Чёрная Яма, Есенсай и Кызыл-Жар. Отмечена также на р. Уил (фото 76).

На севере Волго-Уральских песков (Урдинский стационар) по данным УПЧС, малая лесная мышь обитала и ранее 1970 г.: впервые её обнаружили в 1958 г (5 экз.), затем в 1954, а в Джангалинском районе она впервые отмечена в 1963 г. (1 экз.), затем – в 1980 (50 экз.) и в 2002 г. (27 экз.). В других участках песков зверька не находили. Малая лесная мышь обитает постоянно и достигает довольно высокой численности в Зелёновском, Чапаевском, Фурмановском, более северных районах и по всему Зауралью. Константность вида в Зауралье выше 0.8, в полупустынях Волго-Уральского междуречья выше 0.4, а в Волго-Уральских песках не превышает 0.17 (табл. 11). Излюбленные биотопы зверька – понижения, заросшие околоводной растительностью берега водоёмов, лесо-кустарниковые биотопы. Расселяясь на юг, она занимает и плакорные части глинистой полупустыни на лиманах и вдоль берегов каналов.

Наиболее обширные поселения малой лесной мыши обнаружены на относительно небольшой площади в Джамбейтинском и б. Кара-Тюбинском районах, тогда как в Приуралье поселения зверька тесно связаны с долинами крупных рек.

Многолетняя средняя численность малой лесной мыши в Волго-Уральском междуречье несколько выше, чем в Зауральной части области (3 и 2.56 на 100 лс соответственно). В Волго-Уральском междуречье зверёк занимает большее количество биотопов (8 из 12, т.е. две трети), чем в Зауралье (5 из 13; 38.5%). Доля лесной мыши в населении мелких млекопитающих, по данным учётов ловушками Геро в занимаемых зверьком биотопах составляет в Волго-Уральском междуречье в среднем 32% (от 234 зв.), в Зауралье – в среднем 22.93%. В Саратовском Заволжье численность зверька несколько выше и составляет в лесополосах 1.4–12.5 экз. на 100 лс, в степи, по залежам и балкам – 1.1–1.5, в ивняках – 6.3, а в Дьяковском лесу – до 8.5 на 100 лс. (Шляхтин с соавт., 2009).

В Западном Казахстане малая лесная мышь участвует в циркуляции возбудителя туляремии (Калязина, Прошин, 1976).

2.3.7.32. Желтогорлая мышь

В 90-х годах XX в. обнаружена в некоторых северных точках Западно-Казахстанской области в лесных поймах (Пак с соавт., 2006, рис. 72). Ф.Г. Бидашко и Т.А. Миронова (устное сообщение) отлавливали желтогорлую мышь в сентябре 2009 г. в окрестностях точки Кобылтабе (51°19'с.ш. и 51°53' в.д.), в Зауральной части области несколько южнее с. Фёдоровка среди кустов по склону балки. На 200 ловушек Геро и 50 живоловок системы Щипанова было поймано 3 зверька. Лабораторное подтверждение вида и принадлежность к северной внутривидовой расе см. Богданов с соавт., 2013, 2014. Желтогорлая мышь попа-

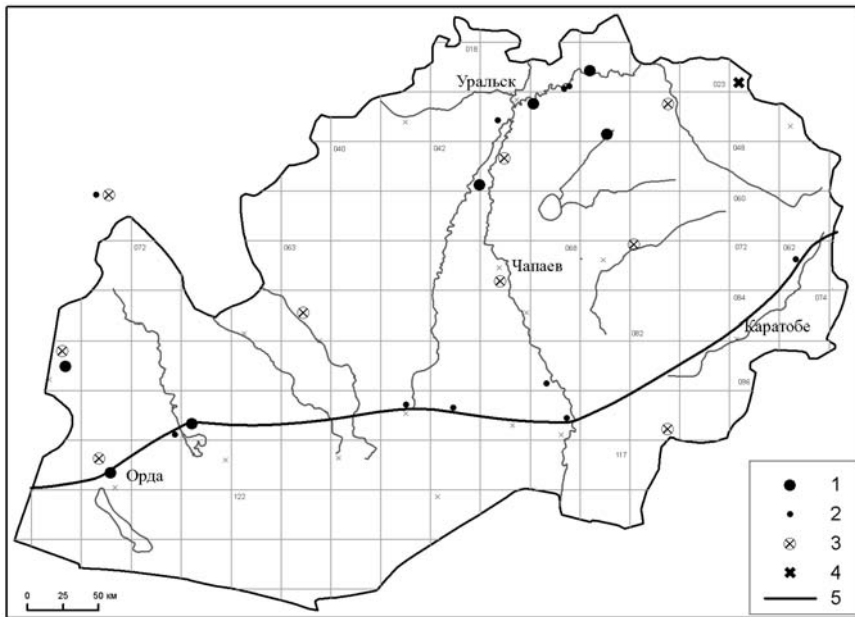


Рис. 72. Места обнаружения мышей в области: 1 – полевой (обозначения 1, 2 см. рис.48); 3 – желтогорлой, данные УПЧС; 4 – мыши-малютки, литературные данные; 5 – южная граница ареала полевой мыши

далась также в 80–100 км от северо-западных границ области, в районе пос. Перелюб Саратовской области (Беляченко, Сонин, 2002), где этот вид обитает в крупных лесных полосах с дубом. В названной точке Саратовской области этот вид появился, по утверждению авторов, в последние 50–70 лет. В Волжско-Камском крае размер выводка 6.35 ± 0.13 ($n=115$, по Попову, 1960).

2.3.7.33. Полевая мышь

Распространение. Вид дальневосточного происхождения, проникший, по последним данным, в Западный Казахстан, а затем и в Европу около 300–400 тысяч лет тому назад (Атопкин, 2007). Подробно ареал и биотопы вида описаны Е. В. Карасёвой с соавт. (1992). Широко распространена в прибрежных и луго-полевых биотопах юга Евразии, реже встречается в культурных ландшафтах, скирдах и поселениях человека. Достигает высокой численности в лесах и тростниковых зарослях в предгорьях Кавказа (Северная Осетия, Карасёва, 2008), в пойме Днестра на юго-востоке Украины (Окулова, Антоненц, 2002), меньше – в полях и на залежах Центрального Черноземья (Окулова с соавт., 2007а, 2011). Одно время была весьма многочисленна в полях и открытых биотопах Нечерноземного Центра Европейской России (Мясников, 1976), но затем численность её резко снизилась. Много полевой мыши было в пойме и дельте Волги до зарегулирования её стока (Строганова, 1954; Касаткин с соавт., 1969). В Киргизии (Янушевич с соавт., 1972) численность полевой мыши невелика, составляет не более 1.2, чаще 0.6 (в 1963–1966 гг.). В Азербайджане (Ерофеева, 1970) попадание зверька составляло в 1960–1967 гг. от 1.1 до 3.5, в среднем 2.7 на 100 лс. В Саратовском Заволжье обычный, но немногочисленный вид. В поймах рек Б. и М. Ирғиз численность полевой мыши составляет 0.2–2.5 экз. на 100 лс. В 2000-х гг. расселилась к югу от р. Ирғиз до её истока (Шляхтин с соавт., 2009). В Западно-Казахстанской области проходит южная граница современного ареала (рис. 72). По И. М. Громову и М. А. Ербаевой (1995) эта граница проходит по р. Урал

до Калмыково, а западнее – по р. Большой Иргиз (Саратовская обл.). Один экз. полевой мыши добыл Г. С. Карелин ещё в XIX в. в окрестностях Гурьева. Б. А. Кузнецов (1948) наблюдал полевую мышь в долинах рек Урал, Теректы и Илек. Известны поимки из-под Джаныбека (в лесополосе), у оз. Эльтон Волгоградской области, к югу от оз. Арал-Сор (Линдеман с соавт., 2005), в пойме р. Хара и окрестностях пос. Урда (Кондрашкин с соавт., 1963). Также отмечена возле г. Уральска, обычна к северу от широтного течения р. Урал (Млекопитающие Казахстана, 1978). М. П. Демяшев (1964) считает, что это исключительно редкий для области вид.

В конце 30-х – 40-х гг. XX в. полевые мыши в Западно-Казахстанской области были немногочисленны, но достаточно обычны. Одна особь полевой мыши была поймана в скирде на севере области в Зелёновском районе. Чаще всего полевые мыши встречались в Джангалинском, Чапаевском, Тайпакском, Зелёновском и Каратобинском районах. Так, в Чапаевском районе в 1948 г. отмечена численность вида осенью 0.6 экз./100 лс. В. И. Маштаков добыл один экземпляр полевой мыши в 1990 г. в 60 км к северу от Чапаева в степи в небольших зарослях посаженных деревьев. В пойме р. Урал в Тайпакском районе (пос. Круглый и Калмыково) в 1939 г. численность полевых мышей составляла во второй половине года: на бахчах – 0.5 на 100 лс (600 лс), в лесу поймы р. Урал – 0.33 (300 лс), в стогах – 0.12 (1665 лс). В 1939 же году, по отчётам Калмыковского ПЧО, в июле в песках Тайсуган был отловлен один экз. полевой мыши. В Джангалинском районе в 1939–1948 гг. полевая мышь была постоянно встречающимся видом, её отмечали в равнинной степи, ашиках, крупно- и мелкобугристых песках и по их окраинам, на голых барханах, бахчах, в скирдах, по берегам водоёмов и в бурьянниках. В 1940–1941 гг. в отловах противочумной лаборатории стационара она составляла 1–8%, а позже стала встречаться единично.

В 1940 г. на стационаре Новая Казанка полевая мышь в ашиках среди бугристых песков составила 0.18 экз./100 лс (6870 лс учёта). Раскопки нор в том же году показали, что в целинной степи численность зверька составляет 2.6 экз./га, по берегам озёр – около 2, по окраинам песков – 3.5 экз./га, на бахчах – около 2. В ашиках раскопками добыто в июле 16 полевых мышей, в мелко-бугристых песках капканами на 1572 капкано-суток – 3 экз., а на 5295 ловушко-суток Геро – 9 полевых мышей (0.17% попадания). На северо-востоке Волго-Уральских песков (бывший 5-й аулсовет) в мелкобугристых песках её плотность была ниже и составляла 0.13 экз./га (8 га учётов), а в крупно-бугристых песках – 0.17 на га (6 га учётов). Зверька отметили также в скирдах киячного (1.4 на 100 лс, 214 лс), но не разнотравного (224 лс) сена. Изредка встречалась и в бурьянниках. В 1941 г. численность полевой мыши составляла около 0.15 экз. на 100 лс. Стации переживания – ашики и бурьянники. Изредка ловилась в землянках: в 1941 г. её численность здесь составляла 1.5 на 100 лс, а доля в населении зверьков – 1.9%. В скирдах удельный вес полевой мыши в населении зверьков одной трети. Так, на стационаре Новая Казанка и на севере Волго-Уральских песков после осмотра 119 скирд полевая мышь была обнаружена в двух точках на территории бывших 7-го и 12 аулсоветов по 0.24 и 0.07 экз. на скирду. В Джангалинском районе в сентябре того же года на 72 скирды было поймано 23 полевых мыши (главным образом на территории бывших 12-го и меньше – 7-го аулсоветов), один экз. был пойман в открытых стациях. В 1941 г. в точке Мухор того же района в жилых землянках давилками Геро поймано 4 полевых мыши (1.5% попадания), но их не было в магазине и в надворных постройках; В 1942 г. была редка и встречалась в том же районе в целинной степи у Маштекская, редко в бурьянниках, а в песчаной части – в ашиках. В 1946 г. эту мышь единично отлавливали в ашиках того же района. В 1947 г. она встречалась единично в Джангалинском районе, в 1948 г. в ашиках 5-го и 7-го аулсоветов было поймано 13 экз. зверька. На севере Гурьевской области, в пойме р. Урал за 1940–1959 гг. было добыто 2 экземпляра полевой мыши (Ротшильд с соавт., 1969). В 1950 г. 5 экз. зверька было поймано в Новом Уштагане, 3 – на стаях Джангала. В 1950–1952 гг. отмечалось по 1–9 экз. в год в Чапаевском и Зелёновском районах, на стационаре Тельнов. В 1942, 1952, 1953 и 1956 гг. единично попадалась на стационаре Урда. Также единичные находки полевой мыши известны в песчаной части Запад-

но-Казахстанской области южнее озера Арал-Сор. К. С. Ходашова (1960) в 1953 г. (год пика численности грызунов) добыла несколько экземпляров в балке в долине р. Хары и в лесопосадках колхоза им. Ленина на западе области. Н. В. Щепотьев (1966) считает эти находки «останцами» давнего ареала, сократившегося к 60-м гг. XX-го в. Автор считает, что в дальнейшем возможно расширение ареала в случае роста увлажнения. Полевая мышь обнаружена также в Саратовском Заволжье, на границе с современной Западно-Казахстанской областью в пойме р. Иргиз у сёл Каменка, Малая Таволожка и станции Рукополь. В. Ф. Давидович (1964) считала полевую мышь на юге Саратовского Заволжья редким видом. Севернее этот зверёк за период 1940–1962 гг. единично отмечался в междуречье Волга–Урал в 1942–1949 г., и в 1952 г. Потом полевая мышь исчезла, снова была отловлена на Калмыковском стационаре в 1999 г., в Зауралье–в 1985, а затем–в 1999 и 2001 гг.

В 1999 г. в Кара-Тюбинском районе было поймано 4 полевых мыши на 310 зверьков. В 2002 г. было отловлено 2 экз. в Джангалинском и 3 экз.–в Джамбейтинском районах. В целом зверьки чаще встречаются в песках, чем в глинистой полупустыне. Для полевой мыши Западно-Казахстанская область –краевая зона ареала, где она обитает в основном в видовых рефугиумах, будучи почти «неуловимой» для зоологов, и лишь в особо благоприятные периоды даёт вспышки численности, расселяется более широко по территории, а затем снова исчезает.

Можно сказать, что для полевой мыши характерно «пульсирующее» присутствие в области. После нескольких десятков лет, когда она, хоть и редко, но регулярно встречалась, наступают периоды отсутствия (1953–1974, 1985–1999). Число точек, где вид встречался хотя бы раз за двадцатилетие, с течением времени закономерно не изменяется в глинистой полупустыне (30–40-е гг. – 3, 50–60-е – 3; 70–80-е гг. – 4; 90–2010 – 2), а в песках – заметно падает (соответственно 6, 2, 1 и 1). Суммарно по области полевая мышь стала встречаться к концу периода наблюдений заметно реже (соответственно 9, 5, 5 и 3).

В расчёте на число поимок за 1 точку-год в среднем за весь период мониторинга численность зверька в глинистой полупустыне оказалась вдвое выше (23.4), чем в песках (12.3). В обоих типах ландшафтов отмечено довольно большое число поимок в 30–40-е гг. (пески – 8.8, а в полупустыне – 28.3 на 1 точку-год присутствия). Более высокий пик численности наблюдался в 70–80-х гг. (соответственно, 55 и 35.5). Между ними проходили двадцатилетия низкой численности (в 50–60-х гг. пески 5.0, а полупустыня – 14 и 7; в 1990–2010-х гг.– 2 и 5).

Таким образом, в случае полевой мыши мы, как и в случае хомячка Эверсмана в Волго-Уральском междуречье, не наблюдаем отчётливого тренда (направленного изменения) численности, а только циклические колебания неопределённого характера. Не исключено, что если местный климат изменится в сторону роста увлажнения и снижения температуры, такой влаголюбивый мезофильный вид как полевая мышь сможет повысить численность и занять большее место в сообществе млекопитающих.

Основное место в питании занимают семена. В пойме р. Днепр (Окулова, Антонец, 2002) полевая мышь осенью поедает гораздо больше насекомых, чем обитающие здесь же лесная (*Apodemus (S.) sylvaticus*) и малая лесная (*A.(S.) uralensis*) мыши (животные корма, по встречам в желудках, составляли 48.2 против 31 и 7.6% соответственно), но реже других этот зверёк поедает зелёные части растений (13.7 против 48.2 и 26%). На севере ареала, в Нижегородской (Горьковской) области (Козлов, Тухсанова, 1966) семена также занимают основное место в питании полевой мыши – их содержат 84.1% желудков; нередко встречи насекомых – 30.1%, зеленые части растений отмечены примерно в четверти просмотренных желудков (23.7%). Средний вес желудка у полевой мыши больше, чем у малой лесной или домовый мыши: 0.93 г против 0.82 и 0.58 г соответственно: она чаще и в большем количестве, чем другие представители рода *Apodemus s.l.*, потребляет животные корма: в Горьковской области только насекомые встречены в 11% желудков у полевой, в 3.1%–у домовый и в 0.5%–у малой лесной мыши.

В Киргизии (Янушевич с соавт., 1972) семена встречаются в 66.8% желудков, в разные месяцы от 20.5 до 94.1%. С мая по июнь семян в желудках мало – не более чем в 40%, с октября по март – больше, около 77%. Зелёные части растений встречаются примерно в трети желудков (37.2%), в апреле – сентябре – чаще, в 46% (до 94.7% в апреле), а осенью – реже, в 12–27.8%. Ягоды встречены в среднем в 5.3% желудков, чаще они встречаются в августе – сентябре (14.9–16.2%). В июне–сентябре мыши нередко едят корнеплоды картофеля и моркови (3%, в июле – до 12.1%). Насекомые отмечаются в желудках почти круглогодично (кроме марта и декабря), в среднем в 11.1% желудков, в октябре они найдены в 33.3% желудков. В Азербайджане, как и в других частях ареала, полевая мышь питается в основном семенами: процент встреч желудков с семенами составил 100% зимой, 81.8% – весной, 72.4% летом и 80% осенью (Ерофеева, 1970).

В Западно-Казахстанской области в 1946–1948 гг. размножалась летом в природе и осенью в скирдах. Размер выводка составлял 3–8, в среднем 4.14 ± 0.70 ($n=7$), что меньше, чем в других частях ареала. В Днепровско-Орельском заповеднике (Окулова, Антонец, 2002) полевая мышь размножается интенсивнее, чем другие представители рода; на 1 самку приходится 7.74 молодых, тогда как у малой лесной – 6.24, а у лесной мыши 5.54.

В Азербайджане размножение круглогодичное, хотя бывают отдельные перерывы. Процент беременных самок составляет 13.9–27.3%, а процент размножающихся самок – 38.5–65%. Размер выводка зависит от сезона – весной и в декабре он минимален: 5.0, а осенью возрастает (6.6). В годы депрессий численности размеры выводков бывают крупнее, а в годы пиков – уменьшены (Ерофеева, 1970). В Волжско-Камском крае размер выводка равен 6.25 ± 0.13 ($n=137$), что недостоверно больше, чем у малой лесной мыши там же – 6.06 ± 0.10 ($n=219$, по Попову, 1960).

В Киргизии размножение полевой мыши также идёт круглогодично, в среднем за год размножается 41.6% самок, с ноября по февраль это число не превышает 27.3%, а весной и летом составляет 39.1–67.7% с максимумом в мае. Размер выводка 2–9 в среднем 5.59 ± 0.17 . Среди полузрелых зверьков размножается 24% самок. Половая зрелость наступает в возрасте 2–2.5 месяца, реже в 3–3.5 мес. Минимальный вес размножающейся самки 14.7 г. Беременность длится 20–22 дня. Основным фактором, влияющим на численность, в Киргизии считаются урожаи кормов – семян, плодов, ягод (Янушевич с соавт., 1972). Для Центрального Черноземья показана зависимость годового уровня численности от осадков в марте и августе (Окулова с соавт., 2011).

2.3.7.34. Домовая мышь

Широко распространённый вид – синантроп. На юге ареала круглогодично обитает в природных биотопах – в степях, полупустынях, в бурьянах, поймах рек, на залежах и в полях, нередко часть популяции на холодное время вселяется в дома и постройки человека.

В Западном Казахстане известна в костных остатках с позднего голоцена с территорий Узенского и Волго-Уральского палеоценозов (Дмитриев, 2001). Для Саратовского Заволжья отмечена А. С. Строгановой (1954) в д. Валуйки и Богдо, а также в полупустынях Александровогайского и Новоузенского районов, где численность вне населённых пунктов составляет до 2.3–5.2 экз. на 100 лс (Шляхтин с соавт., 2009). В ЗММУ есть экземпляры из окрестностей Уральска, Чапаево, Джаныбека и Урды. Распространена по всей области (рис. 73), один из наиболее многочисленных видов млекопитающих. Подтверждённый современными методами подвид домовой мыши *M. m. wagneri* Eversmann, 1848 отлавливала Е. В. Котенкова (2000) в Астраханской области (правый берег Волги недалеко от устья). По Л. А. Лавренченко (1990), в Западно-Казахстанской области обитает этот же подвид (фото 78). Домовая мышь – фоновый вид среди мышевидных грызунов к югу от р. Еруслан в Саратовской области (Строганова, 1954; Щепотьев, 1967), обычна как в степи, так и в лесополосах на глинистых и песчаных грунтах (Лаврова, 1955; Кривоносов, 1959). В современный период домовая мышь заселила Казахстан раньше, чем серая крыса. На западе Казахстана известна с конца XIX в. (Зарудный, 1897, цит. по: Млекопи-

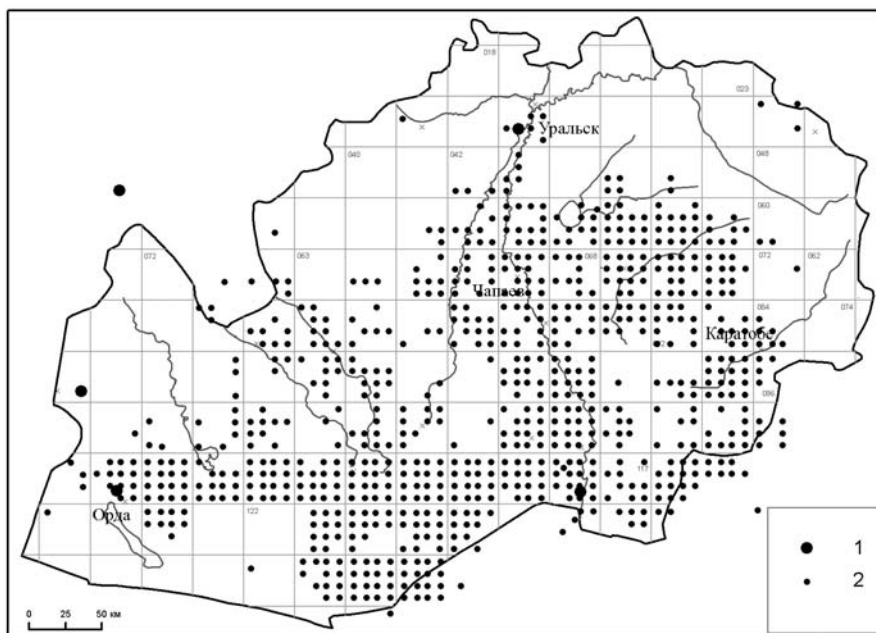


Рис. 73. Места обнаружения домовый мыши в области, обозначения см. рис. 56.

тающие Казахстана, 1977). Очень высокая численность домовый мыши отмечалась в Нижнем Поволжье и на западе Казахстана в условиях единоличных хозяйств до 30-х гг. XX в. на гумнах и в амбарах. Вне населённых пунктов и сельскохозяйственных земель в полупустынной и пустынной зонах домовый мышь многочисленна только в поймах рек и по берегам озёр (Млекопитающие Казахстана, 1977). А. С. Строганова (1954) отмечала, что в западных частях Волго-Уральского междуречья, где велика численность лесной мыши, домовый мышь нередко не выдерживает конкуренции с ней и вытесняется из благоприятных местообитаний. Это подтвердилось дальнейшими наблюдениями в Джаныбекском районе; там домовый мышь чаще всего встречался по зарослям в посадках лоха (до 23–36 экз./100 лс), в естественных зарослях кустарников мышей было меньше, до 6 экз./100лс (Зубкова, Линдеман, 1971). С конца 70-х гг. в лесонасаждениях Джаныбекского стационара появляется малая лесная мышь и вытесняет домовый мышь из лесных местообитаний (Линдеман с соавт., 2005). Там, где нет лесных мышей, домовый мышь остаётся видом-доминантом в лесных местообитаниях. Подъёмы численности домовый мыши эти авторы отмечают в 1953, 1965, 1970 гг., а также в 1990 г. К. С. Ходашова (1959) отмечает, что на северо-западе области домовый мышь заселяет жильё человека и хозяйственные постройки, стога сена, искусственные лесонасаждения, балки с густой травой и кустарником. Численность этого зверька в 1950 г. составляла в природных биотопах около 1 экз. на 100 лс. М. П. Демьяшев (1964) отмечает, что вид встречается и в сухих биотопах. В населённых пунктах попадает весной 5–6, а осенью 10–15, в скирдах – 2–5, в открытых биотопах – до 70 экз./100лс. Численность в песках зависит от урожая кумарчика.

В пойме р. Урал на севере области домовый мышь немногочисленна. Южнее её роль в населении пойм понемногу возрастает. На побережье Каспийского моря в зарослях тамариска и тростника домовый мышь – единственный вид грызуна (Фоканов, 1954). Помимо лесной мыши, домовый мышь испытывает конкуренцию и со стороны серой крысы, которая периодически истребляет и таким образом вытесняет домовых мышей из населённых пунктов, скирд и с ферм. Вытесняют её из природных биотопов и посевов также обыкновенный хомяк и хомячок Эверсмана (Млекопитающие Казахстана, 1978). Из четвероно-

гих хищников домовая мышь иногда становится жертвой лисицы и корсака (до 5% встреч в желудках и остатках пищи в северном и Центральном Казахстане); чаще, чем четвероногие хищники, её ловят хищные птицы: домовая мышь встречена в 20–28% погадок степной пустельги, реже – в остатках пищи канюка-курганника, луней, балобана (до 9.4% встреч) и болотной совы (15%). В целом же мыши значительно реже, чем полёвки или хомячки, становятся жертвами хищников, по-видимому, вследствие высокой подвижности.

2.3.7.35. Мышь-малютка

Встречи зверька см. рис. 72. В области проходит через среднее (широтное) течение р. Урал южная граница ареала вида (Млекопитающие Казахстана, 1978). М. П. Демяшев (1964) считает, что мышь-малютка встречается по всей пойме р. Урал в пределах области и в зауральной части. Б. А. Кузнецов (1948) встречал этого зверька по долине р. Урал к югу до Уральска, в окр. пос. Теректы, по р. Илек в Чингирлауском районе, также по рекам Уил и Сагиз. Зоологи противочумной станции ловили зверька в Джамбейтинском (1962 г. – 2 экз.), Фурмановском (1961 г. – 1 экз., 1962–8, 1964 и 1965 – по 1 экз.), Чапаевском (1961–3, 1962–5, 1963–7 экз. в 1965–5, 1966–3, 1968–2, 1969–1, 1985–1 экз.) и Урдинском (1940–1 экз., 1943 г. – 1 экз., 1966–1) районах. А. Г. Радченко с соавт. (1971) упоминают как прежние находки мышь – малютку из северо-восточного угла области и из пункта в 40 км к востоку от пос. Калмыково. При изучении поймы р. Урал мышь-малютка была обнаружена у пос. Иртек, Январцево, Гнилое, Илек и Бутурлин, а южнее г. Уральска – Чаган, Колесово, Барновка, Прорвинок, оз. Лопушистое, старица Ерёмкина, а также в пределах «чапаевской поймы» – у пунктов Медвежье, Кожехарово, Енбек (Кондрашкин с соавт., 1970). Г. В. Линдеман с соавт. (2005) сообщают о поимке в 1998 г. 3 особей в доме Джаныбекского стационара, на остальной части области с 1985 г. не обнаруживается, Отмечена А. С. Строгановой (1954) для д. Валуйки в Саратовском Заволжье. Там же обитает в низовьях Б. Иргиза, в Приерусланской степи, распространяется на юг по поймам степных речек и берегам каналов (Шляхтин с соавт., 2009). Размер выводка у мыши – малютки невелик и составляет в Волжско-Камском крае 5.20 ± 0.34 ($n=15$, по Попову, 1960).

2.3.7.36. Чёрная крыса

В Западно-Казахстанской области не обнаружена, но отмечена для г. Гурьева; может распространяться по рекам с грузами. Чёрная крыса периодически регистрируется в портовом районе и на верфях Астрахани. В 1951 г. 1 экз. чёрной крысы был отловлен в 35 км к северо-востоку от этого города (Романов, 1968). Известна также из г. Оренбурга. В субтропиках Абхазии живёт в природе круглый год, устраивая по берегам озер из ветвей гнёзда в колючих зарослях кустарников. Размножается там с марта до октября, процент размножающихся самок составляет 45%, число эмбрионов на 1 самку 2–12, чаще 6–8 (Бернштейн, 1959).

Эпидемиологически опасный синантропный вид, способный заносить возбудителя чумы в жилища человека.

2.3.7.37. Серая крыса, или пасюк

Широко распространённый синантропный вид, способный к обитанию в природе круглогодично или только в тёплое время года на юге России и в более южных регионах. Так, в Ленкоранской низменности (юг Азербайджана), по Н. Г. Кадацкому (1964) в 1957–1959 гг. серая крыса обитала как в посёлках, так и по берегам речек. Особенно быстро расселяется вдоль железных дорог, на судах и по берегам рек (Барановская, 1957; Щепотьев, Ткачёва, 1966, Губарев, 1941). Аридные ландшафты препятствуют расселению зверька; поэтому здесь крыса в своём распространении связана с культурным ландшафтом (Варшавский с соавт., 1986; Шилов с соавт., 1986; Шутеев, Вахрушев, 1980).

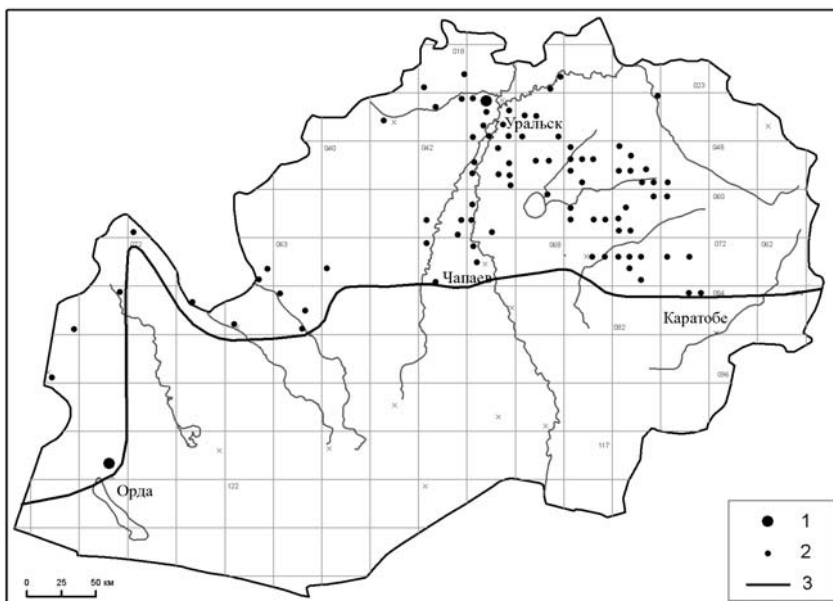


Рис. 74. Места обнаружения серой крысы в области, обозначения см. рис. 45.

Известна из пойменных биотопов р. Еруслан у с. Дьяковка Саратовской области (Строганова, 1954). В Поволжье в 1932–39 гг. было заготовлено 738 шкурок этого животного, а в 1950–1959 гг. – 10 663. В конце 60-х гг. её численность возросла. В Саратовском Заволжье по рекам М. и Б. Ирғиз численность серой крысы составляла в природных биотопах 0.1–2.4 экз. на 100 лс (Шляхтин с соавт., 2009). На юге Гурьевской области (Шилов с соавт., 1986) серая крыса занимает полосами территории пойм рек Волги и Урала, по поселениям человека проникает вглубь Волго-Уральских песков. По пойме р. Урал поднимается к северу до границы с Западно-Казахстанской областью. М.П. Демяшев (1964) не считал эту крысу многочисленной на рассматриваемой территории. Им указаны встречи вида в г. Уральске, на Круглоозёрном и в пос. Шапово Зелёновского района, (правый берег реки Урал) при железнодорожной станции Казахстан (ныне Аксай). Серая крыса известна также из Джаныбека и Палласовки (Кучерук, 1985). Ю. М. Ралль (1935) отметил её для Урды, а Е. В. Ротшильд с соавт. (1969) – для низовий р. Урал на севере Гурьевской области. Крыса обитает только там, где есть доступная вода. В 70-х гг. XX в. в Западно-Казахстанской области постоянное обитание было отмечено только на севере (Млекопитающие Казахстана, 1978). Южная граница её ареала проходила тогда в области по 51° с. ш. по р. Большая Хобда на Актюбинск.

В 90-х гг. XX в. после сокращения поселковой дератизации был отмечен быстрый рост численности и расселение серой крысы (Гражданов, Медзыховский, 1999). Уже к 1999 г. отмечено её обитание в 9 из 12 административных районов области, на площади более 22 тыс. кв. км. Расселение шло от Урала по Урало-Кушумскому междуречью и по р. Большой Узень к югу до пос. Чапаево и Фурманово. Наиболее активно расселение шло в первой половине 90-х гг., когда численность крыс колебалась от единичных экземпляров до 20 на 100 капкано-суток. В 1996–1997 гг. темпы расселения несколько снизились. В пойменных природных биотопах обнаружена на севере области – в Теректинском, Бурлинском, Таскалинском районах, по поймам рек Урал, Илек, Барбастау и Деркул. Встречается в бурьяниках у дачных пригородов г. Уральска, а также в Зауралье. Максимальная численность серых крыс наблюдается на пищевых объектах (Уральский мясокомбинат, птицефабри-

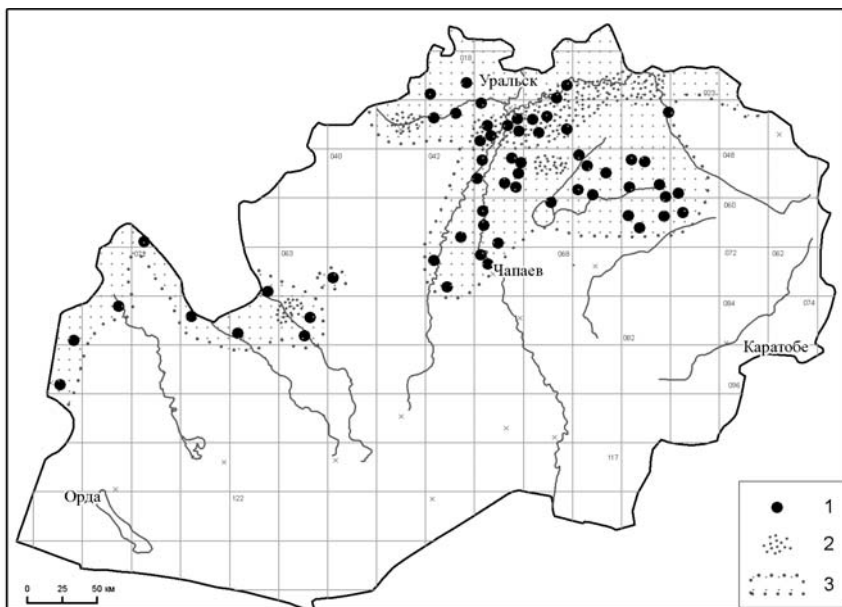


Рис. 75. Особенности распространения серой крысы в Западно-Казахстанской области в начале XXI в.: 1 – находки крыс в населённых пунктах; 2 – то же в открытых биотопах; 3 – территория, освоенная пасюком (данные УПЧС)

ки) – до 23 экз./100 капкано-суток. В открытых биотопах численность зверька невысока – до 0.1 экз./100 капкано-суток. Современное распространение см. рис. 74, 75.

В январе – марте 1983–1984 гг. в г. Уральске (выборка из мясокомбината г. Уральска и с птицефабрики пос. Щапово) на 220 экз. серых крыс было 88 зимовавших самок. Из них 28.4% оказались беременными, а 23.8% – кормящими. Число эмбрионов – от 1 до 12, в среднем 6.2 на одну самку, ПИР – 323. Резорбции эмбрионов почти не было (у одной самки отмечена резорбция 1 эмбриона). В 1991–1994 гг. интенсивность размножения крыс в поселковых биотопах в холодный период года составила 77.1% беременных ($n=74$), среднее число эмбрионов на одну самку – 7.2, ПИР – 555. В весенне-летний период соответствующие цифры составили 27.8% ($n=36$), 7.2; 200. В недавно заселённых посёлках размножение идёт более интенсивно: при 45.5% беременных самок среднее число эмбрионов в окрестностях Уральска равно 9.1 и ПИР – 410. У крыс из свиноферм Северо-Казахстанской области в апреле размножение шло с еще большей интенсивностью – размножалось 79.4% самок, выводок составлял 10, ПИР отсюда – 794 на 100 самок (расчёт по данным монографии «Млекопитающие Казахстана», 1977).

На рисовых полях Кубани в месяц максимальной репродукции размножалось 53% самок при среднем для этого периода размере выводка в 11.7 эмбрионов, т.е. ПИР составил 620.1 на 100 самок (Рыльников, 1990); таким образом, интенсивность размножения была близка к нашим данным по Западному Казахстану. В Якутии (Романова, 1986) размер выводка равен 10.03 ± 0.47 ($n=33$), в Армении – 7.35 ± 0.17 ($n=178$), по П. П. Гамбарян, Н. М. Дукельской (1955).

В Ленкоранской низменности (Кадацкий, 1964) серая крыса размножалась в посёлках в течение всего года, кроме июля. Процент участвующих в размножении самок колебался от 3 в декабре до 14.8 в апреле. Размер выводка менялся от 5.5 до 7.7 в пересчёте на месяц. ПИР составляет около 667 эмбрионов на 100 размножающихся самок в год.

В Туркмении в населённых пунктах серая крыса размножается круглогодично и значительно менее интенсивно. В месяц максимальной репродукции там размножается 23.6% самок при среднем выводке 7.7 эмбрионов; отсюда ПИР составляет 190.9, в среднем за год – 140 (Ефимов, 2005в). По этим данным получается, что в целом интенсивность раз-

множения серой крысы несколько снижается на юге ареала. Но, вероятно, это соблюдается далеко не всегда, т. к. в местах и в периоды, когда для серой крысы создаются благоприятные условия, она «включает на полную мощность» все резервы размножения.

Эпидемиологически опасный синантропный вид, способный переносить возбудителя чумы в жилища человека. Переносит и другие инфекции (желтушный лептоспироз и др.) Серьёзный вредитель запасов человека, повреждает вещи, постройки и сооружения человека. Прокормитель блохи *Pulex irritans* – эпидемиологически опасного переносчика чумного микроба.

2.3.8. Отряд Зайцеобразные

2.3.8.1. Заяц русак

Русак известен в костных остатках с позднего плейстоцена с территории Волго-Уральского палеоценоза и с ранне-среднего голоцена – с территорий Узенского и Зауральского палеоценозов (Дмитриев, 2001). В области находится центральная часть современного ареала (рис. 76). По данным Б. А. Кузнецова (1948), в 1825 г. на юго-восток этот вид доходил до р. Урал, а к 1875 г. расселился до низовий Эмбы. В настоящее время встречается повсеместно. В Саратовском Зауралье (Валуйки, Богдо) и на западе Казахстана (Джаныбек) вредит посадкам леса (Строганова, 1954). Численность русака на юго-востоке Саратовской области до 25 экз./1000 га, а по той же области в целом в 2001–2007 гг. – 45.5–32.1 на 1000 га. За эти годы началось снижение численности зверька (Шляхтин с соавт., 2009).

Ю. М. Ралль (1935) отметил этого зайца в Урде. К. С. Ходашова (1960) на северо-западе Западно-Казахстанской области насчитывала зимой 1950/1951 гг. до 298 пересечений следов русака на 10 км маршрута. Зайцы придерживаются мест, где есть западины, посевы, залежи и сады, нигде не образуя скоплений. Осенью в лесополосах Джаныбекского стационара (Линдеман с соавт., 2005) встречается 1–4 русака на 1 км учёта. В 1951 г. на 100 кв. км было заготовлено 0.8–1.3 шкурки (Фурмановский, Казталовский, Джаныбекский райо-

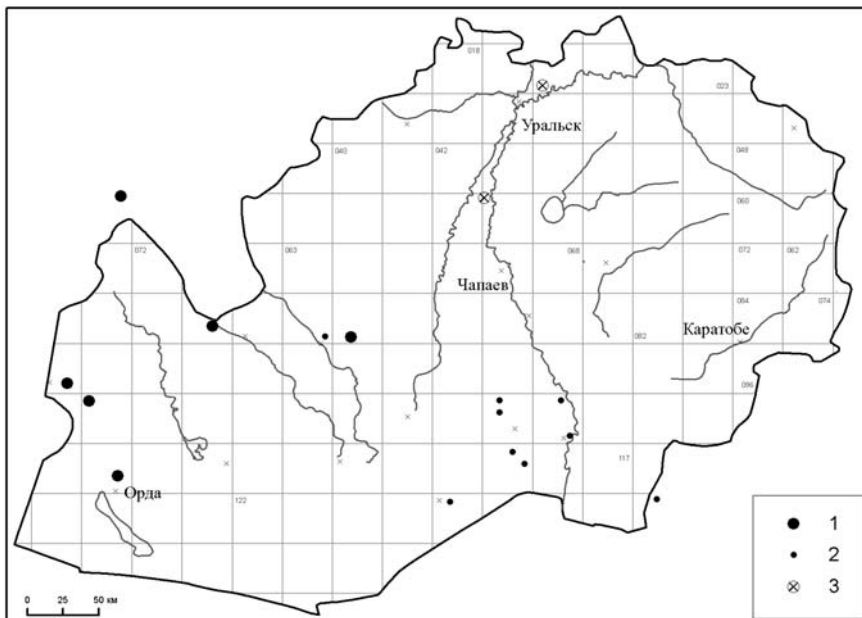


Рис. 76. Места обнаружения зайцев в области: 1, 2 – заяц-русак, обозначения см. рис. 56; 3 – заяц-беляк, литературные данные

ны) и больше – 9.6 на 100 кв. км – в соседнем Александрово-Гайском районе Саратовской области. По всей Западно-Казахстанской области в 1949–1954 гг. ежегодно заготавливали 4900 шкурок русака. В. А. Фоканов (1954) считает, что русак обитает по всей пойме р. Урал. В ноябре 1977 г. в песках Бийрюк на 40–50 км маршрута было учтено 10–16 русаков, т. е. около 0.3 экз./1км. В 1998 г. зоологи Кзыл-Капканского противочумного отряда отметили гибель молодых русаков, возможно, из-за высоких летних температур.

Летом поедает злаки (пырей, костры), бобовые, полыни, лебеду, культурные кормовые травы, джужгун. Осенью и зимой в бесснежье питается травой (особенно полынь, конский щавель, сухая растительная ветошь, семена сорных растений), корой и ветками кустарников. Из-под снега выкапывает зелень (бодяк, лебеда, солодка, злаки). При глубоком снеге питается корой и ветвями лоха, тополей, ив, шиповника, джужгуна, джингила. Ведёт сумеречный и ночной образ жизни (Млекопитающие Казахстана, 1982).

Гон наблюдается с середины февраля, зайчата появляются в апреле. Бывает обычно два помёта, изредка и третий, осенний, до 4-х. Новорожденные зайчата держатся в лесополосах, понижениях, возле кустов. Размер выводка зайца – русака в Волжско-Камском крае составляет 4.6 ± 0.27 ($n=10$, по Попову, 1960), южнее – около 2.5 (Груздев, 1974). В Казахстане плодовитость выше – 5.2. Нередка резорбция эмбрионов. Численность русака зависит от снежного покрова и состояния травостоя. После многоснежных зим, особенно, если им предшествовало засушливое лето, численность русака снижается, такие зимы К. С. Ходашова (1960) наблюдала на западе области в 1951/1952 и в 1952/1953 гг. Малоснежные зимы, напротив, благоприятны для русака: после такой зимы в 1954/1955 г. численность его возросла в 12 раз. Промысел меньше снижает численность русака, чем погодные условия. Главные враги русака – лисица (особенно зимой) и волк; птицы, кроме филина, редко нападают на зайцев. В. В. Груздев (1974) упоминает о совместных охотах степного орла и лисиц на русаков. Среди болезней высокая смертность зайцев наблюдается из-за эпизоотий цистицеркоза и туляремии, которые бывают в годы высокой численности зайцев.

2.3.8.2. Заяц беляк

Костные остатки зайца беляка находили в окрестностях пос. Январцево, Мергенёвский, Чапаево и Красный Яр. Самая южная находка плейстоценовых остатков беляка – на пляже р. Урал в 430 км от г. Гурьева (Громов, 1957). В современный период в Саратовском Заволжье А. С. Строганова (1954) отмечает этого зайца как редкий вид в Николаевском районе. В Западно-Казахстанской области проходит южная граница ареала вида. Б. С. Виноградов и И. М. Громов (1952) проводят южную границу у с. Кирсаново, Бурли (Млекопитающие Казахстана, 1982). М. П. Демяшев (1964) пишет, что сотрудники ПЧС беляка в области не встречали, и предполагает, что южнее 51° с.ш. его нет. Современные находки см. рис. 76.

Обитает в кустарниковых зарослях по речным долинам. Обычен в ряде областей Северного Казахстана. Предпочитает березняки с подлеском и кочками в поймах. Летом питается главным образом травянистой растительностью, зимой – ветвями кустарников (б. ч. берёза, осина, реже ива), (Млекопитающие Казахстана, 1982). Ведёт сумеречный образ жизни.

Размер выводка зайца-беляка в Волжско-Камском крае составляет 4.43 ± 0.12 ($n=125$, по Попову, 1960), в Казахстане выводок больше – 5.8 (3–10). Даёт три выводка за сезон, наиболее крупный – второй. Зайчиха приносит за год 12–15 молодых. Резорбция составляет около 6% эмбрионов (Млекопитающие Казахстана, 1982).

2.3.8.3. Малая, или степная пищуха

Костные остатки степной пищухи – современную и более древнюю форму – находили в окрестностях пос. Калмыково и Кожехарово (Громов, 1957). Остатки пищухи известны с позднего плейстоцена на территории Волго-Уральского палеоценоза и с ранне-среднего

голоцена – на территории Узенского палеоценоза (Дмитриев, 2001). Костные остатки неоднократно находили на территории области.

В области находится юго-западная часть современного ареала вида (рис. 77, фото 79–80). Б. А. Кузнецов (1948) отмечает этого зверька в окрестностях Уральска, пос. Теректы, в степях Зауралья в северной части области. И. М. Громов и М. А. Ербаева (1995) линию южной границы ареала проводят южнее г. Уральска, на Северное Приаралье. В прошлом степная пищуха была широко распространена и многочисленна. А. Н. Формозов (1938) отмечает, что в 1770 г. она обитала в устье Чегана, в 1840 – вдоль рек Ирғиз и Орь. Вымирание степной пищухи на западе ареала – Украине – в XVIII–XIX вв. относят за счёт значительного увеличения количества осадков (Млекопитающие Казахстана, 1982). Современное сокращение ареала степной пищухи в Казахстане С. В. Кириков (1959) и Ю. А. Дубровский (1963) связывают с сокращением кустарниковых зарослей. В Пугачёвском районе Саратовского Заволжья степная пищуха была отмечена в конце 20-х гг. XX в. (Строганова, 1954), а к 60-м гг. сохранились лишь редкие ее поселения в Новоузенском и Озинском районах по границе с Западным Казахстаном (Давидович, 1964).

Однако современные исследования показывают, что здесь по границе областей до сих пор существуют достаточно плотные поселения этих зверьков (Рыбакова, 2007), рис. 77, 78 а, б. В. А. Фоканов (1952) наблюдал пищуху на севере Западно-Казахстанской области, в Приуральном районе по понижениям и балкам с кустами, а также в колках. В 1946 г. в Зеленовском районе пищуху можно было поймать на приусадебном участке. В пос. Новенький Зеленовского района по берегу реки Деркул пищуха была в 60-х гг. столь многочисленна, что наносила вред садовым посадкам. Череп пищухи был найден весной 1950 г. у пос. Тельнов. На правом берегу р. Урал южная граница ареала вида идёт по 50°20'с.ш. М. П. Демяшев (1964) отмечает, что в зауральной части степная пищуха встречается повсеместно, но немногочисленна. Чаше встречается в песках Каратобинского района. В песках Бийрюк пищуха обычно обитает в увлажнённых межбарханных понижениях с густыми зарослями песчаной полыни и солодки. Осенью 1955 г. при обследовании 41 точки в песках Каратобинского района пищухи были обнаружены в 13. Плот-

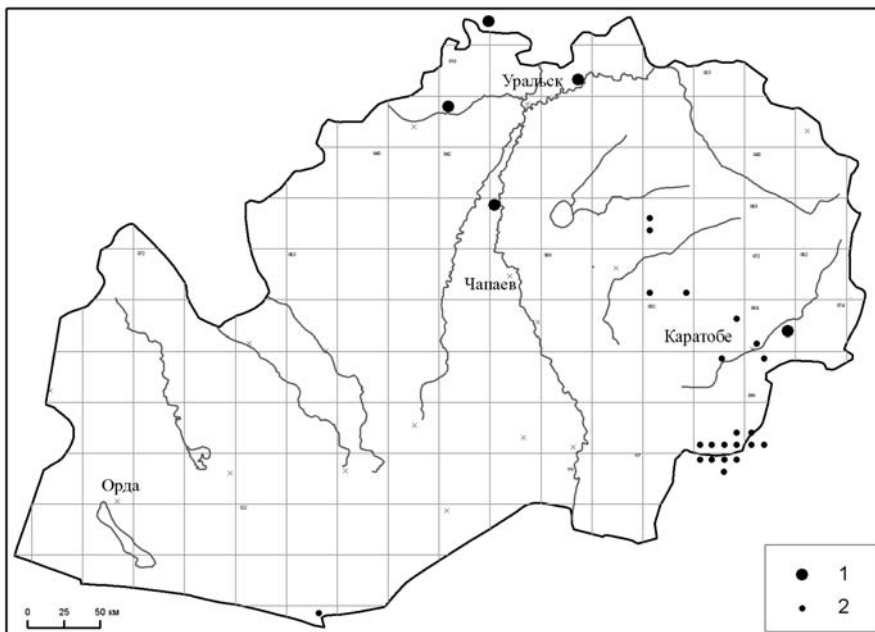
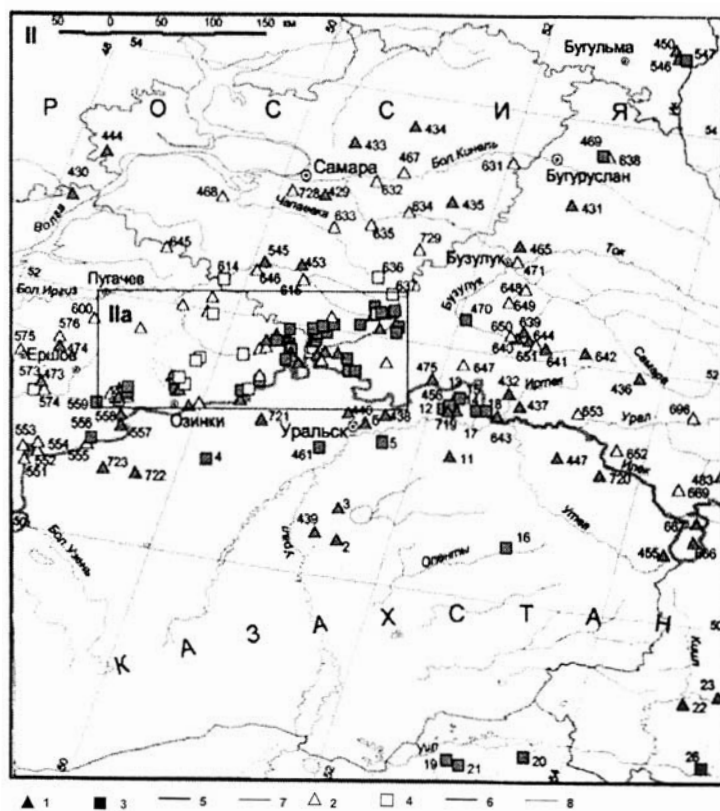


Рис. 77. Места обнаружения малой (степной) пищухи в области. Обозначения см. рис. 56

ность поселений составляла в среднем 2, до 6 экз./га. Зверьки оседлы, активны круглый год. Сеголетки при расселении способны к значительным (на 8–10 км) перемещениям в

А



Б

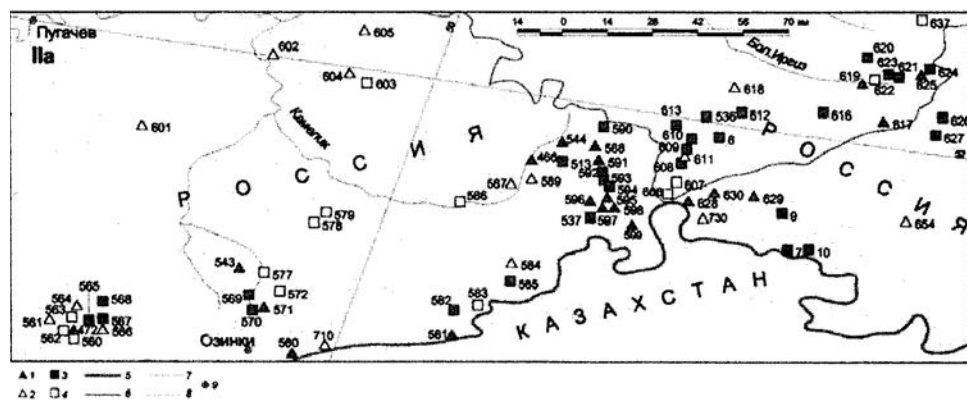


Рис. 78. Данные о распространении степной пищухи на Западе Казахстана и в России, по Рыбаковой, 2007. Расшифровку данных кадастра см. в статье. А – участок ареала II: данные литературы: 1 – места, где вид был обнаружен; 2 – места, где вид не был обнаружен; данные коллекций и неопубликованные данные: 3 – места, где вид был обнаружен; 4 – места, где вид не был обнаружен; 5 – государственная граница; 6 – границы областей; 7 – реки; 8 – пересыхающие реки; – населённые пункты. Масштаб 1:5000000. Б: То же, участок ареала IIа. Масштаб 1:1400000.

поисках подходящих местообитаний. Поедают наземные части растений – цветы, плоды, семена, листья, побеги. Делают запасы в виде стожков. Летом часто не пользуются норами, а затаиваются в траве. На их участках имеется сеть тропинок, ведущих к лёжкам, ложным норам, кормовым площадкам. По этим тропам пищухи могут быстро передвигаться среди густой травы. Зимой делают подснежные ходы и гнёзда. Иногда устраивают гнёзда в стожках. Выводковые гнёзда располагаются обычно в неглубоких норах (Млекопитающие Казахстана, 1982). В Оренбургском заповеднике в августе 1998 г. учтено 78 пищух на 1000 га в зарослях кустарников миндаля, сливы колючей, шиповника майского, степной вишни, караганы, спиреи городчатой, ракитника русского и др. по ложбинам и склонам (Лукьянов, 2003). В стожках обнаруживается до 19 видов растений. Основные виды – это миндаль низкий, солодка уральская, обычные – спирея городчатая, подмаренник русский, марьянник полевой.

По данным И.Г. Шубина (1965) из Центрального Казахстана, гон у степной пищухи начинается ранней весной, зверьки бегают по снегу, самцы нередко дерутся. Конец сперматогенеза приходится на середину июня, изредка длится до конца июля. Спаривание происходит в середине – конце апреля. Зимовавшие самки за сезон размножения могут дать до 4 выводков, молодые обычно 1, редко 2–3. Среди зимовавших размножаются обычно все самки, среди сеголеток – от половины до всех самок, достигших возраста размножения. Половозрелости пищухи достигают в возрасте 25–30 дней, при весе 71–78 г. Сеголетки приступают к размножению в конце мая – июне, когда зимовавшие самки уже вынашивают 3-й выводок. Беременность длится 23–24 дня. Это наиболее плодовитый вид среди пищух, приносит 3–13 молодых, в среднем 8.5–9.2 в разных условиях. Автор объясняет это адаптацией зверька к обитанию в плохо защищённых биотопах при слабой способности к рытью нор. У сеголеток, особенно первородящих, размер выводка меньше. Для степной пищухи характерен высокий уровень резорбции эмбрионов – до 19.5%, обычно 5–10% самок имеет резорбцию, погибает 1–2, до 4% эмбрионов. До месячного возраста, как считает автор, доживает около четверти особей, считая от числа эмбрионов.

* *
*

Для имеющихся видов была получена также историческая, зоогеографическая и экологическая характеристика, на основе которой каждый вид был отнесён к той или иной эколого-зоогеографической группе в соответствии с происхождением, историей расселения, экологией и распределением по местообитаниям. С использованием этих данных были проведены фаунистическое районирование и анализ фауны области, подробно рассмотренные в дальнейших разделах.

3. СТРУКТУРА И ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ОБЛАСТИ В ЦЕЛОМ И ОТДЕЛЬНЫХ ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ВЫДЕЛОВ

3.1. ВВОДНАЯ ЧАСТЬ

Рассматривая сообщества млекопитающих на какой-либо территории, мы прежде всего должны разделить их на две группы: многовидовые и одновидовые. Среди первых выделяются территориальные сообщества (население определённых ландшафтных выделов), которые должны быть ранжированы в соответствии с ландшафтной иерархией, по размерам заселяемой площади и общности ранга населяемого ландшафтного выдела. В этом аспекте ведущее место занимают характеристики структуры сообществ – специфические особенности, видовое богатство, биоразнообразие, дается характеристика населения млекопитающих (доминирование, численность, ход многолетней динамики численности и др.), а также выявляются функциональные элементы сообщества.

В соответствии с этими соображениями мы выделили: 1) сообщество крупной территории масштаба административной области в целом, т.е. всей совокупности природных зон этой территории; 2) сообщества отдельных природных зон (степи, полупустыни, пустыни, интразональные ландшафты поймы р. Урал); 3) сообщества отдельных ландшафтов и ландшафтных комплексов внутри природных зон и 4) сообщества отдельных биотопов, т.е. морфологических частей ландшафтов – фаций, урочищ и т.п.

Остальные типы изученных нами многовидовых сообществ связаны со структурой и функцией самих сообществ. Скорее всего, это морфологические составляющие сообществ ландшафтов: 1) гильдии – сообщества систематически и экологически близких видов. Обычно они потребляют сходные ресурсы, но разные их варианты: питаются семенами, но различными по величине или другим признакам, имеют сходные, варьирующие экологические предпочтения и т.п., вследствие чего при вариациях внешних условий используют разные части градиента условий. Конкурентные отношения между видами внутри гильдий наиболее вероятны, поэтому разделение экологических ниш здесь выражено особенно чётко. Существующие в данном ландшафте ресурсы позволяют существовать отдельными гильдиям, а в пределах гильдий – определённым видам и внутривидовым формам. Набор гильдий и видов в них, характер отношений внутри и вне гильдий создают морфологическое своеобразие сообщества, а также позволяют наиболее полно использовать все имеющиеся место варианты ресурсов. 2) консорции – сообщества, складывающиеся вокруг какого-либо одного центрального вида-эдификатора (например, вокруг малого суслика); 3) сообщества, в основе которых лежат трофические связи типа «хищник – жертва», «паразит – хозяин»

Кроме того, в состав перечисленных выше разнообразных видовых сообществ «вложены», как важный элемент структуры, одновидовые сообщества, популяции и группы популяций одного вида. Для популяций ключевых видов в этом случае необходимо рассмотреть их динамику в пространстве и времени, основные факторы, воздействующие на благосостояние популяций и их размещение в пространстве, поскольку всё это имеет значение для понимания структуры и функции многовидовых систем.

В соответствии с предлагаемым делением сообществ данная глава посвящена сообществу млекопитающих области в целом, а также, частично, сообществам млекопитающих отдельных ландшафтов и ландшафтных комплексов; охарактеризованы территориальные особенности сообществ и на их основе проведено фаунистическое районирование изученной территории. Далее рассмотрена динамика во времени биоразнообразия и структуры таких сообществ в связи с изменениями абиотических условий. Структура и функция сообществ млекопитающих более мелких ландшафтных выделов рассмотрена в последующих главах.

Для каждого ландшафтного выдела ранга природной зоны, природного района или ландшафта может быть дана характеристика комплекса видов, обитающих на его территории.

Это, прежде всего, фаунистический состав, видовое богатство, соотношение экологических форм, историческая характеристика видового состава, количественного соотношения видов, что может быть представлено в упрощенном виде как структура в пределах рангов редкости. В случае многолетних наблюдений ценную информацию для оценки ранга вида дают показатели константности (частота встреч вида по годам). С информационной точки зрения выделы могут быть охарактеризованы и сравнены через показатели разнообразия, индекса таксономического своеобразия и др. Соответственно рассчитывали α -, β - и γ -разнообразие.

Рассматривая многовидовое сообщество в качестве объекта, единицы этих сообществ, мы практически используем совокупность животных, попавших в лаборатории противочумной системы области. Такие совокупности объединяют млекопитающих разных групп, пойманных разными способами (раскопки нор, капканные и ловушечные методы, отстрелы, поимка при ночных автомобильных разъездах и отстрел для целей бактериологического исследования территории). Некоторые животные попадали в лаборатории из рук охотников и местных жителей. Безусловно, что сборы зоологов ПЧС не отличаются абсолютной объективностью, что не позволяет достоверно судить о реальном соотношении видов и численностей, которое имеется в природе. Так, видимо, в этих сборах завышены доли сусликов и песчанок, т.к. они представляют специальный интерес при эпидразведке в качестве основных носителей чумы. Многие виды попадают в отловы случайно, а некоторые, особенно редкие (степная пищуха, гигантский слепыш, вухухоль, землеройки) – вообще почти не присутствуют в этих сборах, т.к. требуют специальных методов добычи.

Также и в отношении одного из основных методов учёта мелких млекопитающих – ловушко-линий учёта с помощью ловушек-давилок Геро – можно сказать, что результаты его избирательно отображают существующее в природе соотношение видов. Известно, что стандартная приманка в виде корки хлеба с подсолнечным маслом наиболее привлекательна для семенядов – мышей, которые специально адаптированы к поиску этого вида пищи (высокая подвижность, обоняние, способность к лазанью), тогда как зверьки-зеленояды (полёвки) попадают в давилки значительно реже. То же можно сказать и о насекомоядных зверьках, для которых эта приманка ещё менее привлекательна. Для мелких, слабых зверьков (землеройки, мышь-малютка) часто не под силу сдвинуть сторожок ловушки; при захлопывании ловушки такой зверёк может оказаться внутри дужки и избежать поимки.

Работами ряда исследователей, и прежде всего О. А. Лукьянова (1997) было, кроме того, показано, что попадание в ловушки ограничивается количеством ловушек и конкуренцией за приманку, которую скорее находят виды и особи, доминирующие в населении зверьков. К сожалению, в практике противочумной работы здесь никогда не применяли отлов и учёт зверьков с помощью канавок или цилиндров, закапываемых в землю (Наумов, 1951), или же отлов в трапиковые живоловки системы Н. А. Щипанова (1987), а для насекомоядных только эти методы позволяют адекватно учитывать их численность и видовой состав.

Тем не менее, даже с учётом названных дефектов, нам представляется, что вся совокупность животных, выловленных зоологами станции или её стационаров за год – достаточно объективный показатель, учитывая огромный объём работ, широкий спектр методов добычи и масштаб обследованной территории. Как правило, научные учреждения не располагают возможностями сбора подобного объёма материала и ограничиваются лишь отдельными аспектами работы. Многолетняя работа с использованием стандартных методик и большого объёма материала позволяет достаточно объективно выявлять и сравнивать изменения, которые происходят в населении животных во времени и пространстве. Использование грубых балльных оценок численности и роли в сообществе позволяет объединить в одно целое и сравнивать различные виды, для которых различаются не только методы учёта, но и само значение понятий «мало» или «много».

Списки видов млекопитающих в разных частях области, расчёты показателей константности, анализ конкурентных отношений для некоторых видов (хомяки, тушканчики, насекомоядные, полёвки и др.) вели на основе показателей доли вида в сообществе. При рассмотрении близких видов использовали в большей мере специфические для данной группы методы учёта.

3.2. СОСТАВ ФАУНЫ

3.2.1. Соотношение видов зверьков в крупных частях области

Фоновыми видами в области являются малый суслик, тамарисковая и (реже) полуденная песчанка, домовая мышь, обыкновенная полёвка. С небольшими вариациями эти виды остаются фоновыми на протяжении всех лет наблюдений.

3.2.2. Видовое богатство и факторы, его определяющие

Для характеристики видового состава млекопитающих были составлены кадастровые списки по 53 территориальным единицам за 1937–2002 гг. (табл. 7). Позже число территориальных выделов было сокращено до 13 за счёт объединения в соответствии с разделом о ландшафтной характеристике местности. В табл. 7 каждому виду придан один из рангов (баллов) численности: многочисленный, обычный, редкий, единично встречающийся. Иногда в таблице показаны обозначения большего ранга – для района в целом по сравнению с его частями (например, на стационаре Кзыл-Капкан – обычный, а по району в целом – многочисленный); это обозначает, что для общерайонных данных использованы в целом более полные данные, чем для его частей. Оценка рангов некоторых видов, таких, например, как общественная полёвка, белобрюхая белозубка, виды-двойники группы *Microtus arvalis* s.l., требует уточнения в дальнейшем. При последующем изложении мы касаемся только четырёх отрядов млекопитающих: грызуны, насекомоядные, хищные, зайцеобразные (последние три отряда неполно), поскольку представители остальных отрядов при отловах выпадали из поля зрения медицинских зоологов.

В целом, как видно из приведённых данных, для области следует считать выявленными 83 вида диких современных млекопитающих, из них 38 видов грызунов, 3 – зайцеобразных, 17 – хищных и 9 – насекомоядных.

Видовое богатство обозначает число видов данной систематической группы организмов, обитающих на территории какого-либо ландшафтного выдела. Видовое богатство в своей основе коррелирует с разнообразием ландшафтной структуры территории, создающей условия для существования различных жизненных форм. С другой стороны, видовое богатство зависит от уровня антропогенного воздействия на территорию. Играет роль и степень изученности сообщества и интенсивность исследования. Рассматривая таблицу 7, можно видеть, что крупные подразделения масштаба природной зоны имеют списки видов представителей 4-х отрядов Mammalia из 39–64 вида (глинистая полупустыня или песчаная пустыня), а небольшая территория, занятая сухой степью на севере области – всего 24 вида. Более мелкие выделы, включающие территории географических районов (ГР), имеют в своём составе 32–43 вида, а части ГР – по 10–34 вида, в среднем около 19. Это объясняется, с одной стороны, не всегда достаточной изученностью более мелких выделов, а с другой – тем, что на небольшой территории разнообразие условий снижается, а с ним падает и богатство видов. Из таблиц видно также, что наиболее высокое видовое богатство (более 40–43 видов на ГР) наблюдается в центре области – Чапаевском, Тайпакском, Джамбейтинском районах (полупустынные ГР), что определяет их переходный (экотонный) характер.

Стараясь выявить факторы, определяющие видовое богатство изучаемой территории, мы выделили три их группы: 1) характер увлажнения, 2) антропогенный пресс (северные районы гуще заселены, земли сильнее возделаны, чем южные; соответственно приуральные территории освоены человеком лучше, чем зауральные) и 3) близость р. Урал как экологического русла, способствующего продвижению северных видов на юг, а южных – на север (районы II₃, II₄, III₂). При этом рассматривали три отряда млекопитающих (грызуны, насекомоядные, хищные).

Таблица 7. Видовой состав млекопитающих в Западно-Казахстанской области по данным лабораторного обследования ПЧС. Часть 1-я. Римские цифры с индексами обозначают ландшафтные районы

Серая крыса		+		+	+		††	††	††		††		+
Мыши	полевая	+				+	††		+				
	малютка	+							+	†	†	+	†
	малая лесная	†	+				†	††			††		††
	домовая	††	††	††	††	††	††	††	†		††		††
Песчан-ки	краснохвостая												
	большая												
	полуденная												
	тамарисковая	+											
Степная мышовка		+						+	†		+	†	+
Тушкан-чики	толстохвостый												
	мохноногий				+		+		+				
	емуранчик							+	+				
	тарбаганчик	††					+	+	†		+		
	малый	†	+	+	+	+	+	+					+
	большой	†					†		+	†	+		†
байбак									+				
суслики	жёлтый							+	+				
	большой		+				+		††		+		
	малый	+++	++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		+++		+++
Бобр речной									+		+		
Ландшафтный и административный районы		II ₁ - Джаныбекский р-н*	I - Зеленовский р-н, восток	I - То же, северо-восток	I - То же, северо-запад	I - То же, юг	I - То же, запад	Весь район	I - Пригородный и Каменский р-ны	I - Чингизлауский, Бурлинский р-н	II ₂ - Казталовский		

II ₂ - Фурмановский р-н, юг	++++		+			+										+				++				+			+	
II ₂ - То же, восток	++++		+							++						+				+++							+	
II ₂ - То же, весь р-н	++++		+			+				++						+				+++							+	
II ₂ - Чапаевский р-н, север	++++	+								+										++++								++
II ₃ - То же, юг	++++	+				+				++										++++								+
II ₃ - То же, запад	++++									+										++++								++
II ₃ - То же, центр	++++	+				+				++										++++								++
II ₃ - То же, северо-восток	++++									+										++++								+
II ₃ - То же, Бухарская сторона	++++	+				++				+										++++								+
II ₃ - То же, в целом	++++	+				++				++										++++								++
II ₄ - Джамбейтинский р-н, северо-восток	++++									+										++++								++
II ₄ - То же, в целом	++++	+				+/++				++										++++								++
III ₂ - Калмыковский стационар (оба берега)	++++	+				++				++										++++								+
III ₂ - Кзыл-Куга	++++/+++					+				++										++++								+
III ₁ - Урда	++++/+++					+++				+										++++								+
III ₂ - Джангалинский р-н, юг	+/++					+++				+										++++								+
III ₂ - То же, центр и север	++++/+++					++				++										++++								+
III ₁ - То же, восток	+++/++					+				++										+++								+
III ₂ - То же, юго-восток	+/+++					++				+										++++								+
III ₂ - То же, северо-восток	+++/++					++				+										++++								+
III ₂ - То же, р-н в целом	+++					+++				++										++++								+

* По: Линдеман с соавт., 2005.

1) мышовка лесная; 2) желтогорлая мышь.

Таблица 7. Видовой состав млекопитающих в Западно-Казахстанской области по данным бактериологического обследования ПЧС. Часть 2-я

Участок территории		П ₁ - Джаныбекский р-н	Г ₁ - Зеленовский р-н, восток	Г ₃ - То же, северо-восток	Г ₆ - То же, северо-запад	Г ₈ - То же, юг	Г ₁₁ - То же, запад	Г ₁₂ - Весь район	Г ₁₃ - Пригородный и Каменский р-ны	Г ₁₄ - Чингирлауский, Бурлинский р-н	П ₂ - Казталовский	П ₂ - Фурмановский р-н, юг	П ₂ - То же, восток	П ₂ - То же, весь р-н	П ₃ - Чапаевский р-н, север	П ₃ - То же, юг
Степная пеструшка		+	++			+	+	+++			+		+/++++			
Рыжая полёвка				+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++				+++	+
Серые полёвки		обыкновенная	++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+		+			
		общественная	+											До+++		
		экономка		+												
Водяная полёвка		+	+	+		+	+++	+	+++		+	+		+++	+	+
ондатра		+										+	+	+	+	+
слепушонка		+										+		+		+
Хомяки и хомячки		обыкновенный	+	+		+	+	+	+	+	+			+++	+	+
		серый	+	+			+			+	+	+	+	+	+	+
		Эверсмманна	+												+	+
Гигантский слепыш																
Степная пищуха									+							
Заяц русак		++												+		
Заяц беляк										+						

Ш ₃ - То же, запад	до+++		++																
Ш ₃ - То же, центр	+		++				+++												
Ш ₃ - То же, северо-восток		+	+				+++												
Ш ₃ - То же, Бухарская сторона		+	++			+	++												
Ш ₃ - То же, в целом	+	+++	+++			+	+++	+/+++	+										
Ш ₄ - Джамбейтинский р-н, северо-восток			++++				+												
Ш ₄ - То же, в целом	+/+++		++++	+			+++	++	++										
Ш ₂ - Калмыковский стационар (оба берега)	+++		++	+			++	++	++										
Ш ₂ - Кзыл-Куга	++		+++	+/+++			+		+										
Ш ₁ - Урда	+++		+++	+/+++			++		++										
Ш ₂ - Джангалинский р-н, юг	+		+/+++	+			+		++										
Ш ₂ - То же, центр и север	+/+++		+++	+/+++			+++		+										
Ш ₂ - То же, восток	++		+++				+		++										
Ш ₂ - То же, юго-восток	+		++				+		++										
Ш ₂ - То же, северо-восток	+++		+				+++		+										
Ш ₂ - То же, р-н в целом	+++		+++	++			+++	+	+++										

Таблица 7. Видовой состав млекопитающих в Западно-Казахстанской области по данным бактериологического обследования ПЧС. Часть 3-я

корсак		++																				
лисица		++ ++	+ ⁵																			
барсук		++ ++	+ ⁴																			
перевязка		+																				
горностай		+																				
ласка		+																				
Хорь степной		++ ++																				
выхухоль		+																				
Ежи	ушастый	++																				
	белогрудый	+	+																			
Водяная кутора																						
Пегий путорак																						
Бурозубки	малая																					
	обыкновенная																					
Малая белозубка		++ +	+																			
Участок территории																						
II ₁ - Джаныбекский р-н																						
I ₁ - Зеленовский р-н, восток																						
I ₂ - То же, северо-восток																						
I ₃ - То же, северо-запад																						
I ₄ - То же, юг																						
I ₅ - То же, запад																						
I ₆ - Весь район																						
I ₇ - Пригородный и Каменский р-ны																						
I ₈ - Чингирлауский, Бурлинский р-н																						
II ₂ - Казталовский																						
II ₃ - Фурмановский р-н, юг																						
II ₄ - То же, восток																						
II ₅ - То же, весь р-н																						
II ₆ - Чапаевский р-н, север																						
II ₇ - То же, юг																						
II ₈ - То же, запад																						

Для оценки влияния факторов на видовое богатство мы составили табл. 8, где по отдельным районам области сопоставлено количество выявленных там видов (по табл. 7) с баллами антропогенного воздействия (от минимума 1 до максимума – 5), баллами близости к реке Урал (от 1 – удалённые до 3 – находящиеся в пойме реки) и ГТК.

Оказалось, что видовое богатство каждого отряда и всех вместе возрастает от мест с низким увлажнением (ГТК = 20–30) к местам с более высоким увлажнением (40–45), падает на севере области, где ГТК максимален – 57, рис. 79. Расчёт коэффициентов связи видового богатства со значениями факторов по модели линейной регрессии не дал достоверных результатов, поэтому мы использовали простейший метод нелинейной регрессии – «метод кусочно-линейной регрессии» (табл. 9).

Таблица 8. Факторы, определяющие видовое богатство млекопитающих в Западно-Казахстанской области

Район	Выявлено видов			баллы		ГТК
	Грызунов	Насекомоядных	Хищных	Антропогенного воздействия	Близости к р. Урал	
Группа северных районов*	16	5	9	4	1	Нд
Джаныбекский	20	4	10	3	1	Нд
Приуральный	17	7	4	5	3	57.5
Зелёновский, Каменский	21	4	-	5	2	Нд
Фурмановский	22	5	5	3	2	37.7
Чапаевский	28	9	7	4	3	44.9
Джамбейтинский	28	9	7	3	1	42.2
Тайпакский	28	6	6	3	3	30
Урдинский	21	4	7	2	1	31.5
Юго-восток области	25	4	6	1	1	Нд
Джангалинский	22	5	7	2	1	22.3
Всего видов	35	10	17	-	-	-

*) Теректинский, Бурлинский, Чингирлауский; нд - нет данных

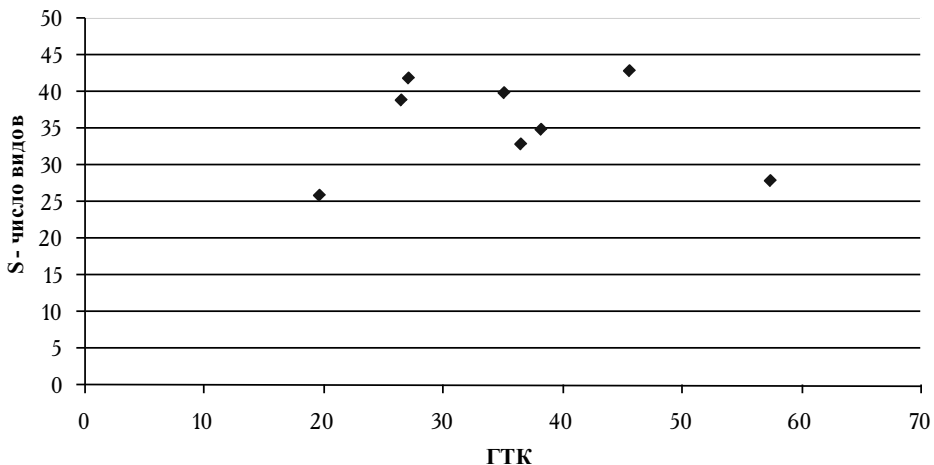


Рис. 79. Зависимость видового богатства млекопитающих от ГТК

Таблица 9. Результаты оценки факторов, влияющих на видовое богатство, методом кусочно-линейной регрессии

у (число видов)	X (факторы)	r	% объяснённой дисперсии	Точка перелома, число видов	1-е уравнение	2-е уравнение
Грызуны	Антропог. воздействие	0.871	75.79	22	$y=0.94118 + 3,6471x$	$y=24.5+1.0625x$
	Близость к р. Урал	0.811	65.76	22	$y=10.5-2,6875x$	$y=25.69+0.89665x$
	ГТК	0.974	94.79	23	$y=0.61633x-17,4391$	$y=20.3667+0.1986x$
Хищные	Антропог. воздействие	0.834	69.56	6	$y=6.07547-0,32076x$	$y=7.3636+0.2727x$
	Близость к р. Урал	0.853	72.81	6	$y=5.48276-0,17241x$	$y=9.5 - 0.8333x$
	ГТК	0.914	83.61	6	$y=4.8535-0,01231x$	$y=6.7604 - 0.00748x$
Насекомоядные	Антропог. воздействие	0.900	90	5	$y=4.14286 + x$	$y=5 + 0.5x$
	Близость к р. Урал	0.889	79.05	5	$y=4.4-0,2x$	$y= 5.5+ 0.5x$
	ГТК	0.950	90.16	6	$y=7.09357-0,09085x$	$y=4.74456 + 0.04893x$
Грызуны	Совместное действие трёх факторов	0.975	95.09	22	$y=5.15052x_1 + 4.4016x_2 + 0.31798x_3$	$y=21.4605 - 4.5921x_1 + 2.15397x_2 + 0.4351x_3$
Хищные	То же	1.0	100	6	$y=5.1272-1.8533x_1 + 2.92x_2 - 0.01081x_3$	$y=4.39921 + 6.8972x_1 - 2.4111x_2 - 0.39526x_3$
Насекомоядные	То же	1.0	100	6	$y=3.69191+4.48649x_1 - 0.45118x_2 - 0.32465x_3$	$y=9.551282 x_2 - 17.1282x_1 + 1.28205 x_3 - 9.73077$

Из табл. 9 видно, что этот метод показывает высокую степень связи анализируемых показателей. При этом для всех трёх отрядов наиболее важным фактором, влияющим на видовое богатство, в данных условиях оказалось увлажнение; важнее всего – для грызунов ($R = 0.974$, 94.8% объяснённой дисперсии), чуть менее – для насекомоядных (соответственно, 0.95 и 90.16%) и менее всего – для хищных (0.91 и 83.6%). Близость к р. Урал оказалась наиболее важной для насекомоядных (0.889 и 79.5%), меньше – для хищных (0,853 и 72.8%) и менее всего – для грызунов (0.811 и 65.76). Антропогенные факторы влияли сильнее всего на насекомоядных (0.9 и 90.9%), слабее – на грызунов (0.871 и 75.8) и менее всего – на хищных (0.83 и 69.6%).

Точка перелома линии регрессии лежит примерно на уровне 22 видов для грызунов и 6 видов – для остальных отрядов. Совместное воздействие трёх названных факторов на 95–100% объясняет дисперсию видового богатства.

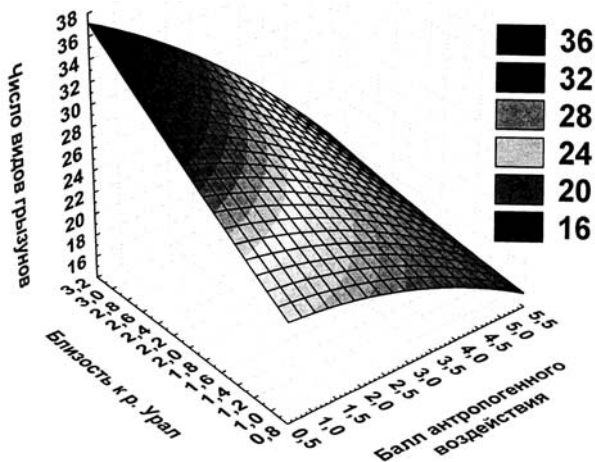


Рис. 80. Зависимость числа видов грызунов от двух факторов – ГТК и антропогенного воздействия

Учитывая роль сочетания факторов, мы построили трёхмерные графики, где представлено воздействие на видовое богатство двух наиболее значимых факторов – ГТК, баллов антропогенного воздействия, для насекомоядных и хищных – близость р. Урал (рис. 80–82). Из этих рисунков видно, что для всех трёх отрядов видовое богатство больше при сочетании: 1) максимального ГТК с минимальным баллом антропогенного воздействия и 2) при сочетании максимального балла антропогенного воздействия с минимальным ГТК.

Обилие редких видов может отражать и сложность биоценоза, и усиленное антропогенное воздействие. Так, на севере и в центре области, в ГР Π_2 Π_3 отмечено довольно много – 79.3–52.8% редких видов; это скорее всего можно связать с их переходным характером

Таблица 10. Соотношение рангов видов (по табл.7) в различных административных районах области и её окрестностях

Район	Процент видов с рангом			
	многочисленный	обычный	редкий	Всего видов
Северные (I)	13.8	6.9	79.31	29
Зеленовский (I)	40.91	27.3	31.82	22
Приуральный и Каменский (I)	18.52	22.22	59.26	27
Чапаевский (Π_3)	20.93	27.91	51.16	43
Джаныбекский (Π_1)	17.14	37.14	45.71	35
Фурмановский (Π_2)	26.47	20.59	52.94	34
Джамбейтинский (Π_4)	30.77	25.64	43.59	39
Тайпакский (Π_2)	30.95	26.19	42.86	42
Джангалинский (Π_2)	35.29	29.41	35.29	34
Урдинский (Π_1)	27.27	30.30	42.42	33
Окр. Кзыл-Куги (Π_3)	29.73	18.92	51.35	37

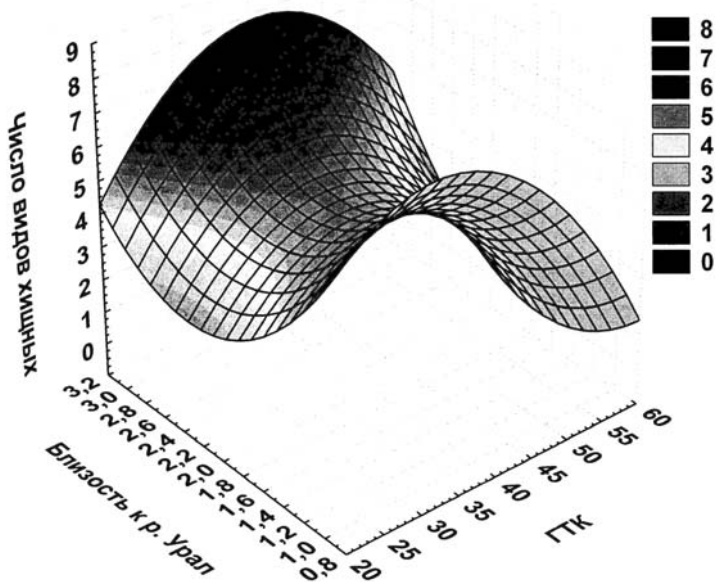


Рис. 81. Зависимость числа видов насекомоядных от двух факторов – ГТК и антропогенного воздействия

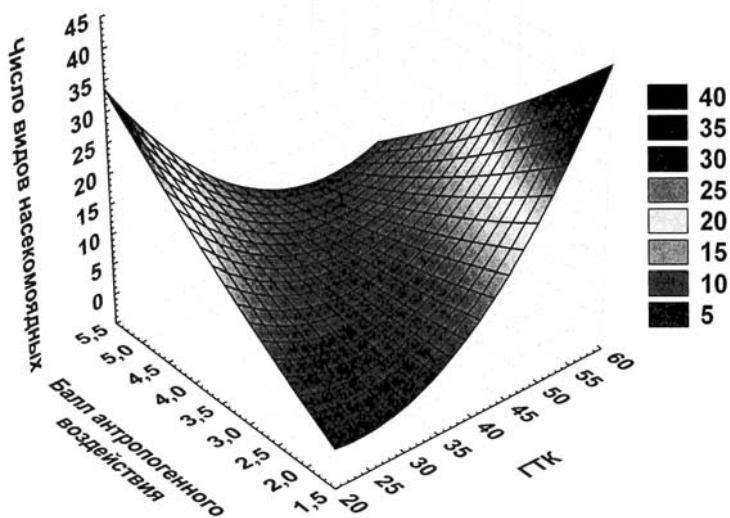


Рис. 82. Зависимость числа видов хищных млекопитающих от двух факторов – ГТК и антропогенного воздействия

и постепенным обеднением фауны, когда виды всё чаще переходят из ранга обычных в ранг редких, а затем исчезают. В районах с большим видовым богатством редкие виды встречаются тоже довольно часто (например, в ГР Ш₃-59. 4%)—это связано, скорее всего, с сохранением (пока ещё) видов, приуроченных к редким для области условиям, вследствие слабого пресса населения людей на природу. Промежуточные районы имеют минимальную долю редких видов (35.6–45%).

Рассматривая в табл. 10 соотношение долей редких, обычных и многочисленных видов, можно заключить следующее. Как правило, доля редких видов несколько выше там, где видовое богатство снижено.

3.2.3. Соотношение систематических групп в составе фауны

Видовое богатство по отрядам млекопитающих показано в табл. 8, из которой видно, что наибольшее разнообразие на территории работ свойственно грызунам. Надо отметить, что в трёх рассматриваемых отрядах млекопитающих есть три вида с низкой и сокращающейся численностью (выхухоль, сурок – байбак, гигантский слепыш), 3 вида с «пульсирующим ареалом», появляющиеся на территории работ только в отдельные годы (степная пеструшка, общественная полёвка, полевая мышь), один вид – эксклюзивный случай поимки (каспийский тюлень) и 5 видов-вселенцев, которые или же только пока остаются немногочисленными, но ареал их в области расширяется (большая и краснохвостая песчанки), или же постоянно редки в силу своего положения в биоценозе как хищников высших ярусов экологической пирамиды, да ещё на границах ареала (перевязка, степная кошка, шакал).

Из видов-ассектаторов (по Нешатаеву, 1987), малочисленных в биоценозе, можно выделить ассектаторов – конгломерантов – это редкие виды, приуроченные к отдельным небольшим участкам (выхухоль, гигантский слепыш, краснохвостая песчанка) и дисперсных ассектаторов, рассеянных по территории и имеющих постоянно низкую численность (енотовидная собака, степная мышовка).

3.2.4. Константность видов

Константность видов рассчитывается как доля лет, когда вид встречен, по отношению к общему числу лет (Нешатаев, 1987). Для четырёх отрядов млекопитающих в районе работ этот показатель представлен в табл. 11. Можно сказать, что данные по константности в том объёме лет, которым мы располагаем, наилучшим образом характеризуют встречаемость видов по географическим районам и области в целом. На основе данных по константности (табл. 11) все виды были разделены по рангам (значения рангов см. в табл. 12, 13). Следует отметить, что виды, встречавшиеся в сборах зоологов УПЧС лишь в четверти лет или реже отнесены к редким или очень редким. В то же время, они могут быть в действительности обычными и постоянно встречающимися на какой-либо ограниченной территории (например, гигантский слепыш, большой суслик), так что, посещая эти места, таких зверьков можно добывать ежегодно. Однако вследствие отсутствия направленного интереса зоологов УПЧС к редким видам, они попадают на лабораторный стол лишь случайно, особенно виды, плохо идущие в стандартные орудия лова. Поскольку у нас нет лучшей возможности дать количественную характеристику рангам встречаемости видов, мы использовали в некоторых случаях показатель константности, принимая во внимание, однако, и его недостатки.

Число видов по рангам константности в целом по области постепенно возрастает от массовых (оценка «очень много») к обычным, редким и далее – к очень редким. В отдельных районах кривая нарастания может быть несколько иной формы из-за увеличения числа массовых видов (ГР II₂, III₂) или за счёт снижения количества обычных видов (ГР II₃, III₂). В целом по области соотношение числа по рангам константности следующее: массовые виды составили 7.7% от общего числа видов, многочисленные – 10.6%, обычные – 21.2%, редкие и очень редкие – 63.4%. Эти данные отличаются от рангов видов, выделенных по качественной, но более всесторонней экспертной оценке (табл. 7)

Таблица 11. Константность видов по районам

Вид	Районы							В целом по области
	І -Северные, Зеленовский	ІІ ₃ -Чапаевский	ІІ ₂ -Фурмановский	ІІІ ₂ -Калмыковский	ІІІ ₂ -Джангалинский	ІІІ ₁ -Урдинский	ІІ ₄ -Джамбейтинский	
Число точко- лет	10	45	17	47	78	30	55	282
Малый суслик	0.7	0.978	1.0	0.915	0.859	0.767	0.982	0.896
Большой суслик	0.3	0.222	-	0.042	-	-	0.618	0.148
Жёлтый суслик	-	0.578	0.117	0.745	0.679	0.5	0.255	0.443
Сурок байбак	0.1	-	-	0.021	-	-	-	0.0004
Тушканчик большой	0.3	0.644	0.706	0.702	0.423	0.40	0.727	0.568
Тушканчик малый	0.5	0.555	0.706	0.638	0.513	0.40	0.582	0.568
Тарбаганчик	0.1	0.533	0.176	0.468	0.295	0.30	0.164	0.279
Емуранчик	-	0.222	-	0.51	-	-	0.509	0.206
Мохноногий тушканчик	0.3	0.044	-	0.489	0.868	0.633	0.20	0.426
Толстохвостый тушканчик	-	0.156	-	0.277	-	-	0.455	0.126
Степная мышьовка	0.1	0.422	0.882	0.212	0.128	0.333	0.327	0.339
Песчанка тамарисковая	-	0.378	0.647	0.850	0.974	0.867	0.825	0.729
Песчанка полуденная	-	0.045	0.059	0.745	0.974	0.767	0.527	0.567
Песчанка большая	-	-	-	0.287	-	-	0.309	0.085
Песчанка краснохвостая	-	-	-	0.085	-	-	0.018	0.018
Мышь домовая	0.9	0.889	0.882	0.957	0.808	0.933	0.964	0.932
Мышь малая лесная	0.4	0.578	0.706	0.574	0.115	0.167	0.836	0.440
Мышь полевая	0.3	0.111	0.059	0.042	0.040	0.033	-	0.050
Мышь малютка	-	0.178	0.177	-	-	-	-	0.050
Серая крыса	-	0.089	0.059	-	-	-	0.073	0.040
Степная пеструшка	0.3	0.067	0.235	0.277	0.667	0.567	0.109	0.312

Рыжая полёвка	0.2	0.2	0.063	-	-	-	-	-	-	0.027
Обыкновенная полёвка	0.7	0.778	0.882	0.872	0.974	0.867	0.964	0.879	0.867	0.964
Общественная полёвка	0.1	-	-	0.191	0.067	0.167	0.127	0.096	0.167	0.127
Полёвка экономка	-	0.044	-	0.042	-	-	-	0.013	-	-
Водяная полёвка	0.60	0.578	0.765	0.383	0.5	0.367	0.564	0.545	0.367	0.564
Ондагра	-	0.222	0.294	0.021	0.121	-	-	0.114	-	-
Следущонка	-	0.244	0.177	0.532	0.423	0.333	0.291	0.330	0.333	0.291
Гигантский слепыш	-	-	-	-	-	-	0.073	0.009	-	0.073
Хомяк обыкновенный	0.8	0.60	0.589	0.277	0.077	0.2	0.490	0.376	0.2	0.490
Серый хомячок	0.6	0.178	0.294	0.532	0.769	0.833	0.036	0.447	0.833	0.036
Хомяк Эверманна	0.3	0.622	0.529	0.447	0.103	0.233	0.909	0.408	0.233	0.909
Зяцц русак	-	0.245	0.236	0.106	0.128	0.033	0.018	0.133	0.033	0.018
Степная пищуха	0.1	-	-	0.106	0.027	-	0.473	0.101	-	0.473
Выухоль	0.1	0.156	-	-	-	-	-	0.036	-	-
Водяная кутора	-	0.022	-	-	-	-	-	0.004	-	-
Малая белозубка	0.22	0.556	0.706	0.680	0.782	0.500	0.764	0.656	0.500	0.764
Пегий пutorак	-	-	0.118	0.17	0.423	0.266	-	0.192	0.266	-
Обыкновенная бурозубка	-	0.267	0.059	0.149	0.038	0.033	0.273	0.140	0.033	0.273
Малая бурозубка	-	0.2	0.296	0.042	-	-	-	0.073	-	-
<i>Sorex sp.</i>	-	0.067	-	-	0.013	-	0.073	0.013	-	0.073
Ёж ушастый	-	0.045	-	0.149	0.067	0.10	0.291	0.114	0.10	0.291
Ёж белогрудый	-	0.022	0.236	-	-	-	0.040	0.022	-	0.040
Хорь степной	0.1	0.556	0.647	0.616	0.256	0.333	0.455	0.500	0.333	0.455
Ласка	-	0.045	0.117	0.085	0.333	0.133	0.20	0.101	0.133	0.20
Горностай	0.1	0.022	-	0.191	0.038	-	0.036	0.101	-	0.036
Барсук	-	-	-	0.021	0.013	-	0.036	0.013	-	0.036
Перевязка	-	-	-	0.021	-	-	-	0.004	-	-
Лисица обыкновенная	-	0.111	0.117	0.191	0.141	0.033	0.127	0.142	0.033	0.127
Корсак	-	0.045	0.059	0.234	0.013	-	0.055	0.073	-	0.055
Волк	-	-	-	0.021	0.013	-	-	0.004	-	-
Шакал	-	-	-	-	-	0.033	-	0.004	0.033	-
Ёнотовидная собака	-	-	-	-	-	0.033	-	0.004	0.033	-
Кошка степная	-	-	-	-	0.013	-	-	0.004	-	-
Всего видов	24	40	32	43	35	30	38	52	30	38

Таблица 12. Ранги видов по константности в разных ландшафтных и административных районах области

Районы	Виды с рангом численности и константности				Очень редкие, $K \leq 0.049$	Число видов
	Массовые, $K=1-0.750$	Многочисленные, $K=0.749-0.5$	Обычные, $K=0.49-0.25$	Редкие, $K=0.24-0.05$		
I - Северные, Зеленковский	Домовая мышь, обыкновенный хомяк	Малый суслик, малый тушканчик, обыкновенная, водяная полевки, серый хомячок	Большой суслик, большой тушканчик, мохноногий тушканчик лесная и полевая мыши, хомячок Эверсманна	Сурок байбак, тарбаганчик, степная мышовка, степная пеструшка, общестепенная и рыжая полевки, степная пищуха, малая белозубка, водяная кутора, хорь степной, горностай, выхухоль		24
II ₃ - Чапаевский	Малый суслик, домовая мышь, обыкновенная полевка	Жёлтый суслик, большой и малый тушканчики, тарбаганчик, лесная мышь, водяная полевка, обыкновенный хомячок Эверсманна, малая белозубка, хорь степной	Степная мышовка, тамарисковая песчанка, обыкновенная бурозубка	Большой суслик, емуранчик, толстохвостый тушканчик, полевая мышь, мышь-малютка, серая крыса, рыжая полевка, ондатра, слепушонка, серый хомячок, степная пеструшка, выхухоль, малая бурозубка, лисица обыкновенная, заяц-русак	Мохноногий тушканчик, полуденная песчанка, степная пеструшка, полевка экономка, водяная кутора, ёжи белогрудый и ушастый, ласка, корсак, горностай	40
II ₂ - Фурмановский	Малый суслик, домовая мышь, обыкновенная и водяная полевки, степная мышовка	Лесная мышь, тамарисковая песчанка, обыкновенный хомяк, хомячок Эверсманна, большой и малый тушканчики, малая белозубка, хорь степной	Ондатра, серый хомячок, малая бурозубка	жёлтый суслик, тарбаганчик, полуденная песчанка, полевая мышь, мышь-малютка, серая крыса, рыжая полевка, степная пеструшка, слепушонка, ёж ушастый, пегий пугорак, обыкновенная бурозубка, лисица обыкновенная, ласка, корсак, заяц-русак,		31
III ₂ - Тайпакский (оба берега р. Урал)	Малый суслик, домовая мышь, обыкновенная полевка, тамарисковая песчанка	Жёлтый суслик, малый тушканчик, емуранчик, большой тушканчик, полуденная песчанка, лесная мышь, серый хомячок, малая белозубка, хорь степной, слепушонка	водяная полевка, обыкновенный хомяк, толстохвостый тушканчик, мохноногий тушканчик, тарбаганчик, большая песчанка, хомячок Эверсманна,	Степная мышовка, красная хвостая песчанка, степная пеструшка, общестепенная полевка, заяц русак, степная пищуха, обыкновенная бурозубка, пегий пугорак, ёж ушастый, лисица обыкновенная, ласка, корсак, горностай	Большой суслик, сурок байбак, полевая мышь, полевка экономка, ондатра, малая бурозубка, барсук, перевязка, волк	42

Ш ₂ -Джангалинский	Малый суслик, домовая мышь, мохноногий тушканчик, полуденная и тамарискоская песчанки, обыкновенная полевка, серый хомячок, белозубка малая	Жёлтый суслик, малый тушканчик, степная пеструшка, водяная полевка	Большой тушканчик, тарбаганчик, слепушонка, пегий пutorак, хорь степной, ласка	степная мышовка, лесная мышь, общественная полевка, ондатра, обыкновенный хомяк и хомячок Эверсмманна, заяц русак, ушастый ёж, лисица обыкновенная	Степная пищуа, обыкновенная бурозубка, выхухоль, полевая мышь, горностай, барсук, корсак, енотовидная собака, волк, кошка степная	34
Ш ₁ -Урдинский	Малый суслик, домовая мышь, полуденная и тамарискоская песчанки, обыкновенная полевка, серый хомячок	Жёлтый суслик, мохноногий тушканчик, степная пеструшка, белозубка малая	малый и большой тушканчики, тарбаганчик, степная мышовка, водяная полевка, слепушонка, пегий пutorак, хорь степной	Лесная мышь, общественная полевка, обыкновенный хомяк, хомячок Эверсмманна, ёж ушастый, ласка	лисица обыкновенная, горностай	25
Ц ₄ -Джамбейтинский	Малый суслик, домовая мышь, тамарискоская песчанка, обыкновенная полевка, хомячок Эверсмманна, малая белозубка, хорь степной	Большой суслик, малый и большой тушканчики, емуранчик, водяная полевка, полуденная песчанка	Жёлтый суслик, толстохвостый тушканчик, степная мышовка, большая песчанка, слепушонка, обыкновенный хомяк, степная пищуа, обыкновенная бурозубка, ёж ушастый	Мохноногий тушканчик, тарбаганчик, серая крыса, общественная полевка, степная пеструшка, гигантский слепыш, ласка, лисица обыкновенная, корсак	Ёж белогрудый, краснохвостая песчанка, серый хомячок, барсук, горностай, заяц русак	34
По области в целом	Малый суслик, тамарискоская песчанка, домовая мышь, обыкновенная полевка	Большой и малый тушканчики, полуденная песчанка, водяная полевка, белозубка малая, хорь степной	Жёлтый суслик, мохноногий тушканчик, тарбаганчик, степная мышовка, лесная мышь, степная пеструшка, слепушонка, обыкновенный хомяк, хомячок Эверсмманна, серый хомячок	Большой суслик, емуранчик, толстохвостый тушканчик, большая песчанка, полевая мышь, мышь-малютка, общественная полевка, ондатра, заяц русак, степная пищуа, пегий пutorак, обыкновенная и малая бурозубки, ёж ушастый, лисица обыкновенная, ласка, корсак, горностай, серая крыса, рыжая полевка,	Сурок байбак, краснохвостая песчанка, полевка экономка, гигантский слепыш, выхухоль, кутора водяная, ёж белогрудый, барсук, перевязка, волк, шакал, енотовидная собака, кошка степная	52

Таблица 13. Встречаемость представителей разных жизненных форм (по питанию) различного ранга в ландшафтах области

Ландшафт	Тип питания	Ранг вида			очень редкий
		массовый	многочисленный	редкий	
Луго-степь	Зеленоядные	Домовая мышь		Большой суслик	Сурок байбак
		Малый суслик			
	Семеновые	Домовая мышь		Общественная полёвка	
		Зеленоядные		Степная пеструшка	
Песчаная пустыня	веточные корма			Заяц русак	Заяц беляк
	Смешанные корма (растительные и животные)		Малый и большой тушканчики	Серый хомячок, обыкновенный хомячок, Эверманна, тарбаганчик	Емуранчик, толстохвостый тушканчик, степная мышовка
	Подземные части растений			Слепушонка	Гигантский слепыш
	Хищник – потребитель беспозвоночных	Малая белозубка			Белогрудый ёж
	Хищник – потребитель млекопитающих		Хорь степной		Корсак
	зеленоядные	Тамарисковая песчанка		Жёлтый суслик	Большая песчанка
	семеновые	Домовая мышь	Полуденная песчанка		Краснохвостая песчанка
	веточные корма				Заяц русак
	Смешанные корма (растительные и животные)			Мохноногий тушканчик	Серый хомячок
	Хищник – потребитель беспозвоночных	Малая белозубка		Пегий путорак	Ушастый ёж
Хищник – потребитель млекопитающих				Ласка	Степная кошка, перевязка, шакал

Мезофильные ландшафты	зеленоядные	Обыкновенная полёвка	Водяная полёвка	Ондагра	Полёвка-экомка
	семяноядные	Домовая мышь	Лесная мышь	Мышь-малютка, полевая мышь	
	Хищник – потребитель беспозвоночных	Малая белозубка		Обыкновенная и малая бурозубки	Выухоль
	Хищник – потребитель млекопитающих			Горностаи	Енотовидная собака
Широко распространённые виды	семяноядные	Домовая мышь			
	веточные корма			Заяц русак	
	полифаг				
	Хищник – потребитель беспозвоночных		Малая белозубка		Серая крыса
	Хищник – потребитель млекопитающих			лисица	Волк

Многолетние наблюдения за территорией показали, что для всех видов, а не только для таких с пульсирующим ареалом характерно постоянное изменение размещения в пространстве, в том числе изменение границ ареалов. В некоторой степени этот вопрос будет освещён в последующих разделах.

3.2.5. Жизненные формы

Состав фауны отражает пригодность имеющихся ландшафтов для обитания тех или иных жизненных форм животных. В табл. 14 мы сопоставили население различных ландшафтов и экологические особенности животных (типы питания, сезонная активность, экологический облик и др.). Из таблицы видно, что **сухо-степные** ландшафты (группа ГР I) – наименьшая по площади и по числу адаптированных к этому ландшафту видов. Здесь, на юге степной зоны, это только зимоспящие зеленоядные формы – редкий в целом по области вид большой суслик и очень редкий – сурок байбак.

Ландшафты **глинистой полупустыни** (ГР II) занимают в области максимальную площадь. Здесь обитает наиболее массовый, адаптированный к этому ландшафту, вид – домовая мышь (питание в основном мелкими семенами, настоящий синантроп, встречающийся здесь, однако, и вне поселений человека). Другой массовый грызун – малый суслик (зимоспящий зеленоядно-семяноядный вид). Среди зеленоядных форм ему сопутствуют незимоспящие виды с неустойчивой численностью – группа массовых видов обыкновенная полёвка *M. arvalis* s.l. (более гигрофильные, чем суслик, виды), а также виды с «пульсирующей» численностью – редкая в целом для области степная пеструшка и очень редкая (согласно показателям константности) общественная полёвка, опять-таки в некоторых частях территории или в некоторые годы обычный и даже массовый вид. Конкретные значения благоприятных условий, несомненно, различны у каждого из них. Можно предполагать, что повторяемость оптимальных в изучаемой местности условий для редкого вида реже, чем для многочисленного или обычного, а для очень редкого – ещё реже, чем для редкого.

Как многочисленные виды здесь, в соответствии с обилием эфемеров и эфемероидов, появляются зимоспящие тушканчики (боль-

Таблица 14. Соотношение числа видов (%) с различной историко-экологической характеристикой в различных фаунистических районах области

Характеристика	Фаунистические районы											
	I	II	III ₁	III ₂	III ₃	III ₄	III ₅	IV ₁	IV ₂	IV ₃	IV ₄	V
Происхождение												
Европейские	47.1	45.2	38.3	26.7	20.6	25.8	25.6	31.8	24.1	20	28.1	23.1
Европейско-хазарские, европейско-казахстанские	5.9	3.2	5.6	6.7	5.8	6.5	5.6	9.1	6.9	10	9.4	5.2
Европейско-центрально-азиатские	5.9	3.2	2.8	-	5.8	6.5	2.8	4.5	3.9	5	3.1	2.6
Балхашские	17.6	-	5.6	6.7	5.8	9.7	11.2	9.1	6.9	-	6.3	7.7
Европейско-северо-азиатские, европейско-азиатские	17.6	12.9	8.3	10	5.8	9.7	8.3	9.1	10.3	10	9.4	10.3
Туранские	-	3.2	2.8	6.7	2.9	6.5	5.6	4.5	3.9	10	6.3	5.2
Центрально-казахстанские	11.8	16.1	16.7	20	29.4	22.6	27.8	9.1	20.7	25	21.9	28.2
Гобийские	-	3.2	-	-	2.9	3.2	5.06	-	-	-	3.1	2.6
Европейско-дальневосточные	-	-	8.3	6.7	5.8	-	2.8	9.1	6.9	10.5	3.1	-
Северо-казахстанские	5.9	3.2	-	3.3	2.9	3.7	-	4.5	6.9	10.5	-	5.2
Северо-американские	-	-	2.8	3.3	2.9	-	2.8	-	3.9	-	-	2.6
Казахстанские и центрально-азиатские	-	-	5.6	-	-	-	-	-	-	-	3.1	5.2
Африканско-казахстанские	-	-	-	-	-	-	2.8	-	-	-	-	-
Космополитические	5.9	6.4	8.3	10	8.8	6.5	5.6	9.1	3.9	10	6.3	5.2
Питание												
Веточный корм	5.9	3.0	2.3	3.3	5.4	3.2	2.9	4.5	4.6	4.5	3.0	7.5
Зеленоядно-семяноядный растительный тип питания	17.6	21.2	4.5	23.3	10.8	19.4	20	18	23.1	27.3	21.2	22.5
Зеленоядно-семяноядно-насекомоядный смешанный тип питания	17.6	15.2	18.2	23.3	35.1	22.6	20.0	22.7	23.1	18.2	21.2	17.5
Семяноядный	5.9	6.0	4.5	6.6	5.4	3.2	5.8	9.0	9.1	9.1	3.0	2.5
Зеленоядный	11.8	15.2	13.6	13.2	21.6	16.1	17.1	13.5	19.2	18.2	18.2	22.5
Насекомоядный	5.9	12.1	11.4	6.6	5.4	12.9	11.4	9.0	-	-	9.1	10.0
Хищные	35.3	27.3	31.8	20.0	13.5	19.4	22.9	18.2	23.1	22.7	24.2	17.5
Спячка												
Есть	25.9	41.2	33.3	40.0	37.1	46.9	38.9	35.0	36.0	36.4	39.4	41
Нет	74.1	58.8	66.7	60.0	62.9	53.1	61.1	65.0	64.0	63.6	60.6	59.0
Суточная активность												
дневные	23.5	17.6	8.1	13.8	17.1	9.7	11.1	13.6	16.0	22.7	15.2	20.5
Сумеречная, сумеречно-ночная	29.4	26.5	35.1	41.4	45.7	41.9	41.7	40.1	36.0	36.4	42.4	46.2
ночная	-	14.7	10.8	6.9	2.9	16.1	11.1	4.5	4.0	-	3.0	7.7
круглосуточная	47.1	41.2	45.9	37.9	34.3	32.3	36.1	40.1	44.0	40.9	39.4	25.6
Экологический облик												
Лесной	11.8	9.1	8.1	7.4	5.7	3.2	7.1	13.6	8.0	8.7	9.1	7.7
лесостепной	23.5	21.2	18.9	22.2	20.0	16.1	17.9	18.2	20.0	21.7	15.2	10.3
Степной	17.6	12.1	13.5	18.5	11.4	12.9	14.3	27.3	24.0	17.4	15.2	12.8
Полупустынный	11.8	18.2	21.6	18.5	31.4	19.4	32.1	13.6	16.0	17.4	24.2	25.6
Пустынный	-	12	8.1	14.8	14.3	25.8	28.6	4.5	12.0	13.0	18.2	23.1
Гигрофильный	11.8	18.2	13.5	7.4	5.7	6.5	7.1	9.1	4.0	4.3	3.0	7.7
Космополитический	17.6	6.1	8.1	3.7	5.7	9.7	14.3	4.5	12.0	13.0	12.1	10.3
Синантропный	5.9	3.0	5.4	7.4	5.7	6.5	3.6	9.1	4.0	4.3	3.0	2.6
Горно-лесной	-	-	2.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-

шой и малый) со смешанным растительно-животным типом питания. Кроме того, многочисленным здесь оказывается степной хорь – потребитель в основном массовых видов грызунов – малого суслика и полёвок, а также хищник-энтомофаг, склонный к синантропии – малая белозубка. Двум многочисленным видам тушканчиков сопутствует обычный для области тарбаганчик и два редких вида – распространённых только (толстохвостый) или преимущественно (емуранчик) в Зауральной части области – тоже зимоспящие виды. Среди редких видов появляется степная мышовка – траволозающий зимоспящий вид со смешанным растительно-животным типом питания; гильдия хомяков, тоже преимущественно зимоспящих видов со смешанным питанием, и обычный вид – подземно живущая корнеядная обыкновенная слепушонка, а также очень редкий для области в целом гигантский слепыш. Среди хищников, питающихся позвоночными, хорю сопутствует редко попадающий в руки зоологов ПЧС, но в целом обычный для области корсак. Довольно редок такой вид со смешанным, преимущественно насекомоядным типом питания как белогрудый ёж.

В **песчаной** пустыне (ГР III) отмечены массовые виды, принадлежащие к разным жизненным формам – тамарисковая песчанка (вид, питающийся зелёным кормом и побегами кустарников), потребитель мелких семян эусинантроп домовая мышь и хищник-энтомофаг малая белозубка. Из многочисленных видов выделяется только один – полуденная песчанка, питающаяся в большей мере, чем тамарисковая, семенами, но обычно не столь мелкими, как домовая мышь. Все эти виды незимоспящи, песчанки могут запастись корма. Среди обычных видов в песках им сопутствуют зимоспящие формы – зеленоядный жёлтый суслик и вид со смешанным питанием, специфический обитатель песков псаммофил мохноногий тушканчик и, кроме того, незимоспящий вид-энтомофаг, также псаммофил – пегий пугорак. Обычны (хотя по данным константности они и оказываются в группе редких видов) зимоспящий хищник-энтомофаг ушастый ёж и хищник-миофаг ласка. Пока что в силу исторических причин к группе редких для песков области видов относится и зеленояд большая песчанка, хотя на отдельных участках территории её численность достаточно высока.

Среди **мезофилов и гигрофилов** – обитателей прибрежных и пойменных выделов отмечено три массовых вида – 1) зеленояды с резко колеблющейся численностью – виды группы «обыкновенная полёвка», 2) потребитель мелких семян, эусинантроп домовая мышь и 3) хищник-энтомофаг малая белозубка. Среди многочисленных видов для этих ландшафтов характерны: 1) более крупная гигрофильная и стенотопная, чем обыкновенная, водяная полёвка, ресурсы которой более ограничены, чем у видов открытых пространств; 2) ещё более крупная, чем водяная полёвка, интродуцент ондатра; участки, способные её прокормить, ещё меньше, поэтому она более редка. Полёвка-экономка, зеленояд, жизненная форма лесной и лесотундровой зон, обитатель берегов лесных водоёмов и лугово-болотных местообитаний, относится здесь к группе очень редких животных.

Среди потребителей семян к обычным видам в этой группе ландшафтов относится только малая лесная мышь. Все остальные представители этой жизненной формы редки – мышь-малютка, траволозающий обитатель тростниковых зарослей и других сырых местообитаний с высокой растительностью, а также вид с «пульсирующей» численностью – полевая мышь. Среди хищников-миофагов или питающихся в основном позвоночными здесь представлены два вида – представители разных семейств хищников, имеющие различающиеся способы добычи и набор кормов – редкий вид горностаи (куньи) и очень редкий вид-интродуцент – енотовидная собака, частично зимоспящая (псовые). Среди хищников, использующих в пищу главным образом беспозвоночных – редкие землеройки – бурозубки: обыкновенная и малая, разделяющие ресурсы (объекты питания) главным образом по размерам жертв (Dickman, 1988) и крупная, гигрофильная, питающаяся в основном моллюсками, выхухоль (очень редкий вид).

Завершает список группа широко распространённых видов. Все они редки или очень редки. Это растительноядный, питающийся в основном веточным кормом, заяц-русак

(в действительности это – обычный, местами многочисленный вид, но редко попадающий в руки работников противочумной системы) а, может быть, и близкий к нему очень редкий лесной вид – заяц-беляк. Очень редок по данным константности, но быстро распространяющийся и наращивающий численность не зимоспящий вид – полифаг с преимущественно растительным типом питания – эусинантроп серая крыса, а также хищники – перевязка (куньи), степная кошка (кошачьи), волк и шакал (псовые). По-видимому, волк в действительности скорее относится к обычным, чем к редким или очень редким видам, он встречается во многих частях области и в последнее время наращивает свою численность (см. выше, описание отдельных видов).

Детальная характеристика жизненных форм млекопитающих области будет представлена далее.

3.3. СООБЩЕСТВА МЛЕКОПИТАЮЩИХ ОТДЕЛЬНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ РАЙОНОВ И ИХ ЧАСТЕЙ

3.3.1. Основные характеристики фауны

С тем, чтобы проследить, как меняются в составе фауны доли видов разного происхождения и различного экологического облика, мы разделили виды по 5 признакам: исторический тип ареала, питание, суточная активность, наличие спячки, экологический облик. При этом выделено 14 исторических типов ареала, см. табл. 14 (по: Shenbrot et al., 1999, с дополнениями), по питанию – 7 типов, по суточной активности – 4 (дневные, ночные, сумеречно-ночные, круглосуточно активные), по экологическому облику (жизненные формы) – 7. Впоследствии число градаций было сокращено с сохранением наиболее существенных. Состав фауны каждого фаунистического района взят по табл. 7 и исходя из этих материалов, вычислено процентное соотношение форм в каждом фаунистическом районе (ФР). Результаты представлены в табл. 14 и на рис. 83–86.

Происхождение вида. Как видно из табл. 14 и рис. 83, северная часть области характеризуется большей частью (кроме Зелёновского, Каменского районов) повышенной долей европейских видов. В то же время, в трёх северных ГР (Северная группа, Зелёновский, Приуральный) мала доля видов восточного происхождения. Южнее в Приуралье (Урда, Джаныбек, Фурманово, Чапаево, Джангала, Тайпак) доля видов восточного происхождения возрастает до 34–45%, а в Зауралье ещё более – до 48.7–54.1%. Доля же европейских видов в центральной и южной части Приуралья падает, по сравнению с северной частью, до 28% и более, в Зауралье она ещё ниже.

Ещё А. Н. Формозов (1987) указывал, что при движении с севера на юг в открытых ландшафтах происходит изменение соотношения жизненных форм и экологических особенностей животных. Например, увеличивается доля зимоспящих особей в регионах, бедных ресурсами, меняется суточная активность и т.п. В связи с этим мы решили проследить, насколько меняются экологические особенности элементов фауны в пределах Западно-Казахстанской области.

Питание. Для суждения о характере питания рассмотрим сначала трофические особенности некоторых наиболее распространённых в изучаемом районе растительноядных животных. Обыкновенная полёвка (*Microtus arvalis* s.l.) в 150–200 км к югу от района работ (Гурьевская обл.) поедает всего 19 видов растений, хотя список видов употребляемых в пищу растений по всему ареалу включает 385 наименований. При влажности менее 65% корма плохо поедаются этими зверьками, что объясняет приуроченность обыкновенных полёвок к увлажнённым местообитаниям на юге ареала. В Гурьевской области в питании обыкновенной полёвки повышена доля зелёных кормов и проростков за счёт семян (Башенина, 1962).

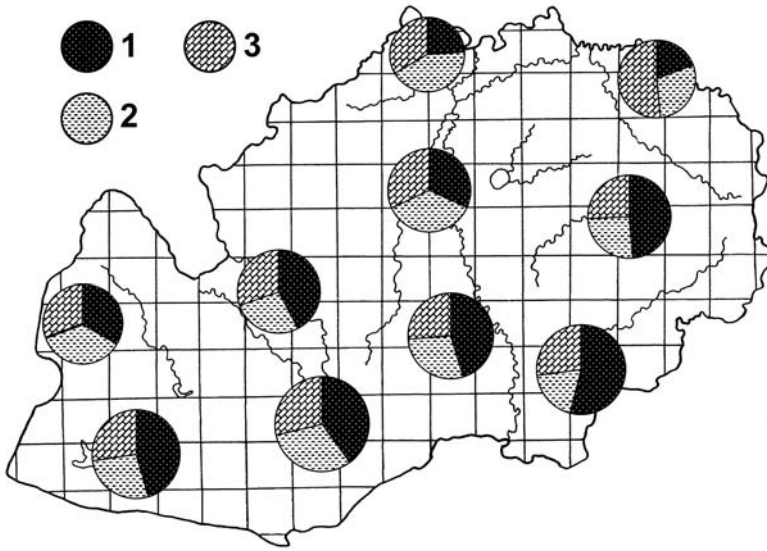


Рис. 83. Соотношение числа видов, различающихся по своему происхождению, в различных частях области: 1 – азиатское происхождение; 2 – смешанное происхождение; 3 – европейское происхождение

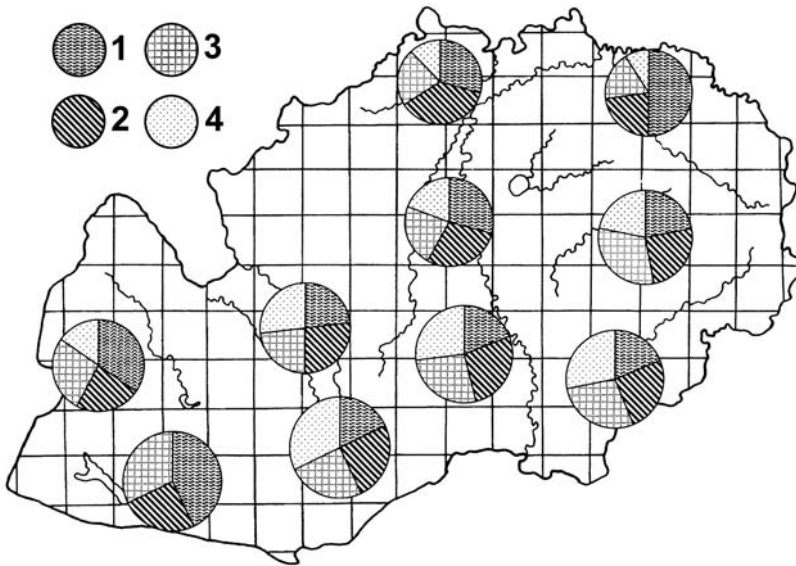


Рис. 84. Соотношение числа видов, различающихся по типу питания, в различных частях области: 1 – хищные; 2 – зеленоядные; 3 – семяядные; 4 – прочие

Виды с К-стратегией существования – сайгаки и домашние копытные – в Западном Казахстане употребляют в пищу большое число видов растений: сайгак – 40–70 видов, домашние копытные – 65–77 видов; виды с г-стратегией (или близкой к ней) – меньше: малый суслик – 30, степная пеструшка – 16–42 вида (Абатуров, 1984), обыкновенная полёвка (вернее сказать, группа близких видов *Microtus arvalis* s.l.) в пустыне на юге ареала, как уже отмечалось, – 19.

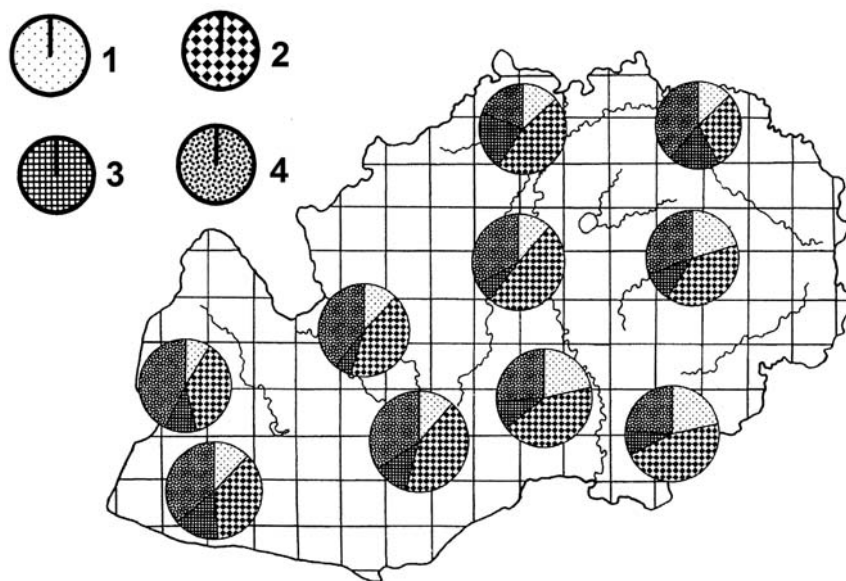


Рис. 85. Соотношение числа видов, различающихся по суточной активности, в различных частях области: 1 – дневные; 2 – сумеречные; 3 – сумеречно-ночные; 4 – с круглосуточной активностью

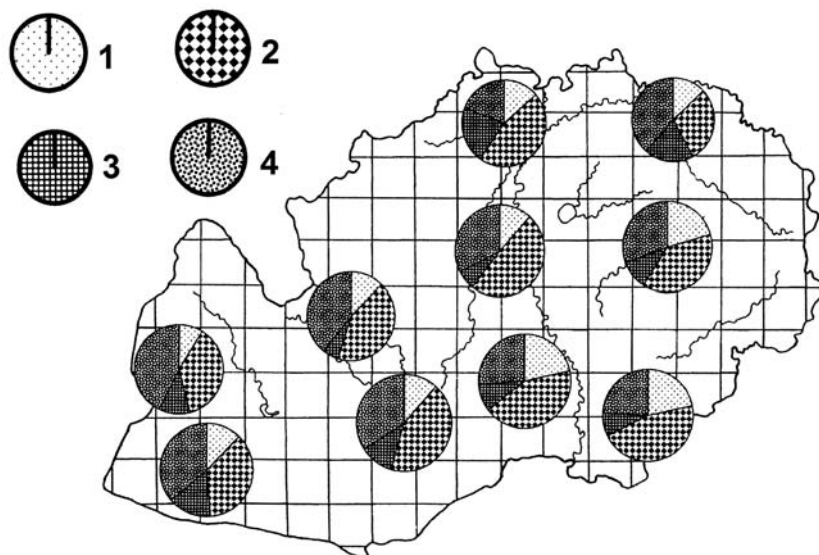


Рис. 86. Соотношение числа видов, различающихся по ландшафтно-экологическим характеристикам: 1 – лесные и лесостепные виды; 2 – степные; 3 – полупустынные; 4 – пустынные

У домашних животных сходство состава кормов велико и составляет 90–95% (табл. 15). Кормовой список сайгака сходен с таковым домашних копытных на 72–80%, степных грызунов – на 51%, а сходство его со списком кормов более влаголюбивой обыкновенной полёвки – всего на 2.2% (это 1–2 общих вида растений – тамарикс, мятлик луковичный).

Таблица 15. Сходство основных видов растительноядных животных полупустынных ландшафтов по питанию (индекс Чекановского – Съёренсена по видовому составу кормовых растений, в процентах)

Виды	Сайгак	Степная пеструшка	Обыкновенная полёвка	Малый суслик	Овцы	Коровы	Лошади
Сайгак	-	51.3	2.2	51.4	79.7	80.2	72.1
Степная пеструшка		-	3.3	75.0	77.2	67.2	63.5
Обыкновенная полёвка			-	4.0	4.1	4.4	4.9
Малый суслик				-	28	59.4	61.0
Овцы					-	95.1	90.1
Коровы						-	94.1
Лошади							-
Среднее для вида	56.1	56.2	3.8	46.4	62.3	66.7	62.4
Используется видов растений	71	42	19	30	77	71	65

Корма малого суслика и степной пеструшки сходны на три четверти, а у степной пеструшки и домашних копытных – на 63.5–77.2%. Малый суслик конкурирует с овцами по составу кормов всего на 28%, а с коровами и лошадьми – примерно на 60%.

Таким образом, домашний скот создаёт наибольшую конкуренцию по составу кормов сайгаку, затем – пеструшке, меньше – малому суслику. Для степной пеструшки главные конкуренты – суслик и овцы, для суслика – степная пеструшка, коровы, лошади и сайгак. Столь значительная конкуренция диких и домашних млекопитающих за пищу, несомненно, является причиной разрушения сообществ и популяции диких млекопитающих, прежде всего, сайгаков на территории Северного Прикаспия. Необходимо отметить, что дикие млекопитающие, за исключением пары «малый суслик – степная пеструшка» нигде не имеют списка кормов, сходного более, чем наполовину, т.е. почти не конкурируют за виды корма. Малый суслик и степная пеструшка практически нигде не оказываются одинаково многочисленными, обычно в фауне доминирует или тот, или иной вид. В среднем для вида наиболее своеобразен (имеет наименьшее сходство с остальными) список кормов у обыкновенной полёвки, наименее своеобразен – у домашних копытных, особенно у крупного рогатого скота. Малый суслик среди степных животных имеет наименьшую конкуренцию с другими видами за состав пищи, а степная пеструшка и сайгак – сходную и чуть более высокую. Можно заключить, что дикие млекопитающие – фитофаги пустынно-степных ландшафтов делят пищевые ресурсы, используя совместно 50–75% видов растений, тогда как выпас домашних животных создаёт напряжённые конкурентные отношения скота как с дикими травоядными, так и, особенно, между самими домашними копытными. При этом среди диких травоядных млекопитающих наибольшее сходство с питанием домашних копытных имеется у сайгака, что естественно из-за их систематической близости. Наименьшее сходство в составе кормов наблюдается между домашними копытными и малым сусликом, который, таким образом, не только лучше других приспособлен к разделению ниш с домашним скотом по питанию, но и тесно связан с ним через уплотнение грунта вследствие выпаса, что для сусликов благоприятно. В годы вспышек численности степной пеструшки конкуренция по питанию её с малым сусликом возрастает больше, чем у других видов (при сравнении видов, входящих в табл. 15).

В целом по области в фауне 4-х изученных отрядов млекопитающих преобладают животные-семяяды и виды со смешанным растительным типом питания при эпизодическом употреблении членистоногих. Значительна доля хищных; гораздо меньшую долю состав-

ляют виды-зеленояды и минимальную долю – виды с другими типами питания (веточный и пр.). Это соответствует кормовым ресурсам преобладающих ландшафтов.

Рассмотрение соотношения групп по тем же выделам по питанию (рис. 84) позволило заключить, что на северо-востоке и юго-западе области выше, чем в других частях территории, доля хищных, уменьшена – доля зеленоядных млекопитающих. На юго-востоке области, напротив, снижена доля хищных млекопитающих. В центре области – промежуточное положение.

Суточная активность. Судя по рис. 85, область характеризуется преобладанием видов с сумеречно-ночной и круглосуточной активностью. Больше всего таких зверьков на севере и северо-западе области, а доля видов с дневной активностью составляет 2.3–8.6%. Меньше всего видов с сумеречно-ночной и круглосуточной активностью на юго-востоке области, где отмечен максимум видов с дневной активностью – 20–21%. Сумеречно-ночная и ночная активность (рис. 85) максимальна на севере – в Приуральном и Зелёновском участках (60–62% видов), виды с дневной активностью чаще встречаются в Зауралье и Тайпакском участке (20–21%), минимально – в Приуральном, Джаныбекском и Зелёновском участках. Круглосуточно активные виды чаще всего встречаются в Джаныбекском стационаре (43%) и на северо-востоке.

Сезонная активность. Видов с тем или иным видом спячки или зимнего сна меньше всего в степи, больше – 35–60% – в более южных зонах. В районе работ доля видов, впадающих в зимнюю спячку или имеющих тот или иной тип снижения активности в холодное время года, составляет около одной трети и не показывает географических различий в пределах области. Отметим, что в лесной зоне (Ивановская обл., Московская обл. – Приокско-Террасный заповедник, Окулова с соавт., 1989; Окулова с соавт., 2005а) такие животные составляют всего 15–16% в фауне, что говорит о резком снижении запаса кормовых ресурсов в зимнее время в открытых ландшафтах по сравнению с лесными.

Соотношение ландшафтно-экологических форм. Из рис. 86 видно, что виды, свойственные лесу и лесостепи, наиболее часто встречаются на севере и северо-востоке области, тогда как таковые, характерные для полупустыни и пустыни – имеют большую долю на юго-востоке области. Всё это отражает естественную зональную структуру Западного Казахстана.

Таким образом, территория Западно-Казахстанской области характеризуется постепенным нарастанием от севера и северо-запада к югу и юго-востоку доли видов восточного происхождения и более аридных экологических групп. По мере движения от севера к югу области происходит снижение в фауне доли хищников и видов-зеленоядов за счёт увеличения роли видов – семеноядов. К юго-востоку области несколько возрастает доля видов млекопитающих с дневной, а к северо-западу – с сумеречно-ночной активностью. От севера к югу и юго-востоку области падает доля видов европейского и нарастает – доля видов азиатского происхождения. В зональных ландшафтах при движении с севера на юг от ландшафта сухих степей к полупустыне и далее к пустыне возрастает доля зеленоядов (возможно, как компенсация возрастающей сухости кормов), падает доля хищных животных. Возрастает доля зимоспящих форм, что связано с недостатком кормов в значительную часть года (Формозов, 1987). Растёт доля видов с сумеречной и ночной активностью (в менее защищённых открытых местообитаниях). В малонаселённых человеком южных пустынных районах падает доля видов-синантропов. С севера к югу сменяют друг друга по преобладанию в фауне группы разного экологического облика: к югу закономерно уменьшается доля лесных, лесостепных и степных форм, а доля полупустынных и пустынных, напротив, возрастает. В пойменных районах максимальна доля видов с семенным и зеленоядно-семеноядными типами питания, что можно связать с наибольшей продуктивностью семян в этом ландшафте. Здесь же максимальна и доля зимоспящих животных, но меньше всего доля видов с ночной активностью (велика защищённость местообитаний). Максимальна доля степных видов (вероятно, вследствие того, что древесно-кустарниковая растительность в пойме здесь всё-таки обычно разрежена, а прилежащие районы ещё менее

облесены). Виды полупустынной и пустынной экологических групп здесь составляют минимальную долю. Довольно много эврибионтов. По остальным показателям эти фаунистические районы занимают промежуточное положение. Сходство фаун представлено в табл. 16.

3.3.2. Фаунистическое районирование и характеристика фаунистических районов по млекопитающим в целом

Принципы и методы фаунистического районирования во многом ещё не разработаны. Имеется масса дискуссионных вопросов относительно факторов, используемых при районировании, методов оценки их относительной ценности, а также методов непосредственной классификации фауны на их основе (Шадрина, 1980; Равкин, Ливанов, 2008 и др.).

К. С. Ходашова (1960), работавшая в Западном Казахстане в 1950–1955 гг., предложила полупустынный запад области делить на три фаунистических района: 1) Верхне-Узенский район на водоразделе рек Волга–Урал (Джаныбекское поднятие) со слабо расчленённым рельефом, монотонным почвенно-растительным покровом, преобладанием среди позвоночных животных видов полупустынной группы, с низким обилием видов, но высоким обилием особей. Ею указано на повышенную численность малого суслика, сайгаков, степного хоря, корсака, зайца русака, в некоторые годы – общественной полёвки, земляного зайчика, ушастого ежа. Виды, связанные со злаковой (домовая мышь, слепушонка) и злаково-разнотравной растительностью и бурьянами (мыши, хомяки и хомячки), приурочены к балкам, понижениям с водоёмами, как и хищные звери и птицы (лисица, волк, филин). В тростниках по берегам водоёмов обитают водяная полёвка, барсук, кабан.

Остальную часть полупустыни Западно-Казахстанской области на западе К. С. Ходашова (1960) делит на две части: 2) Окружающий Чижинско-Балыктинскую депрессию переходный район. На его севере хорошо выражен микрорельеф, характерны солонцы с пятнами белополынных. Около четверти территории занимают замкнутые лиманы с луговой растительностью. Много лугов и в разливах Узней, на юге района нередко встречаются соры с солончаковыми лугами. Для чернополынных солонцов здесь характерны полупустынные виды – малый суслик, тушканчики, степной орёл, на западе – общественная полёвка. Численность этих видов здесь ниже, чем в 1-м (Верхне-Узенском) районе. Довольно высока численность степных видов – степной пеструшки, слепушонки, степного и лугового луней. Сайгаков больше, чем в 1-м районе, больше также волков и лисиц, поскольку чаще встречаются необходимые для устройства их убежищ берега водоёмов и балки. Барсук норится здесь по солончаковым гривкам, у кромки тростников, на развалинах старых зимовок. По пятнам супесей и песков на берегах соров заходит псаммофил – жёлтый суслик (восточный берег Большого Солёного Сакрыла). На лугах и остепнённых участках много степных мышовок. 3) Чижинско-Балыктинская лиманная депрессия, где широко распространены луга, разделённые солонцами водораздельных равнин. Ведущее положение в фауне позвоночных животных занимают степные формы. На лугах с бескильницей и солончаковой полынью в 1950–1955 гг. часто встречалась степная пеструшка, в те годы численность её снижалась только в годы с высоким паводком. К сожалению, в последующие годы исследования в этом районе практически не проводили. Там же, вследствие обилия рябчика и других луковичных, часто встречается слепушонка. Среди хищников много луней, болотных сов, степных хорей, лисицы, корсака. Повсюду встречаются сайгаки. На сырых лугах среди богатой растительности обитает водяная полёвка.

Полупустынные виды немногочисленны, встречаются на чернополынных и кокпековых солонцах, по грядам. Это малый суслик, изредка степные орлы, хори. Довольно высока численность степной пеструшки и слепушонки. Южнее, в Дюринских разливах, всё остепнено, солонцов мало, полупустынные виды малочисленны, как и те виды, которые

потребляют луковичные и корневищные растения – рябчик, солодку, люцерну (слепушонка). В Балыктинском районе животный мир особенно беден, т.к. там разливы слабее, увлажнение меньше. На чистых пырейных лугах почти нет населения позвоночных. Обитают понемногу малый суслик, слепушонка, степные орлы. Проходят на водопой сайгаки. У озера Балыкта жизнь богаче, там больше хищных птиц, барсука, лисицы, гнездится филин.

Подробное описание этих районов приведено нами потому, что исследования зоологов ПЧС на этой территории были недостаточны. Если же говорить о районировании фауны в целом, то мы, подобно предыдущим авторам, считаем, что необходимо учитывать не только видовой состав, но и обилие видов, а также соотношение форм разного происхождения и разного экологического облика. Характеристики животных области по этим направлениям были представлены выше.

За основу районирования мы взяли состав фауны главным образом 4 отрядов млекопитающих (грызуны, насекомоядные, зайцеобразные, хищные) в географических районах (ГР) области (табл. 7). Задача состояла в том, чтобы придать тот или иной ранг каждому из географических районов, их части или их совокупности по их роли в структуре фауны на основе выделенных признаков, т.е. выделить фаунистические районы разного ранга. Каждому виду дали характеристику по ряду признаков: обилие, исторический тип ареала, питание, суточная активность, наличие спячки, эколого-географический облик (табл. 14). К тому же, для целей характеристики выделов были использованы материалы по соотношению видов и численности млекопитающих, представленные в разделах о гильдиях (части I и II) и в разделе о взаимоотношениях «хищник – жертва» (ч. II). Здесь мы приводим картосхемы по соотношению видов и обилию хищных млекопитающих. При составлении картосхем использованы данные, полученные двумя методами: 1) количество и соотношения видов хищников, добытых зоологами УПЧС попутно с учётами грызунов и сданных в баклаборатории; в какой-то мере их число отражает обилие хищников в природе и может быть использовано для географических сравнений (рис. 87); 2) данные заготовок шкур животных охотниками по материалам областной конторы Заготживсырья; здесь показано соотношение четырёх основных видов зверей, добываемых в области (рис. 88). Прочие виды добывались единично. Из рис. 87 и 88 видно, что степной хорь – преимущественно доминирующий вид. Его роль меньше в песках. Второй по обилию вид, как следует из рис. 87, это ласка, приуроченная в основном к южным районам области. По данным заготовок (рис. 88), второе место в добыче занимает лисица, доля которой в заготовках также возрастает к югу области. Волк, по данным заготовок, наибольшую роль в сообществе хищных зверей играет на востоке и юге области, корсак – в полупустынной части.

Для целей фаунистического районирования был использован кластерный анализ. Наши данные были дополнены материалами по Джаныбекскому стационару РАН (Линдеман с соавт., 2005) и, в некоторых случаях, для сравнения, материалами А. С. Строгановой (1954) по стационару Валуйки в Волгоградской области в приерусланской глинистой полупустыне, которая относится к Нижне-Волжской провинции пустынно-степной зоны или к зоне северных полупустынь (Прозоровский, 1940).

При построении кластера ряд участков, не давших существенных различий по составу фаун, были объединены (некоторые части Фурмановского, Джангалинского и Чапаевского районов, части других районов). В ГР «Джангала» включены участки севера Гурьевской области из центра Волго-Уральских песков (Новый Уштаган, Айбас и др). Во всех случаях построение кластеров вели методом одной связи, используя как меру связи евклидовы расстояния.

Проведено построение кластеров связей ГР (деление на районы по табл. 8) на основе четырёх принципов: 1) по видовому составу (присутствие или отсутствие вида) и 2) по обилию видов. При этом использовали экспертную оценку обилия по табл. 7, поскольку пока что единственно этим способом без существенной методической погрешности можно сравнивать обилие всех видов; 3) по происхождению (согласно табл. 14): использовали три градации: а) виды европейского происхождения, б) виды юго-восточного

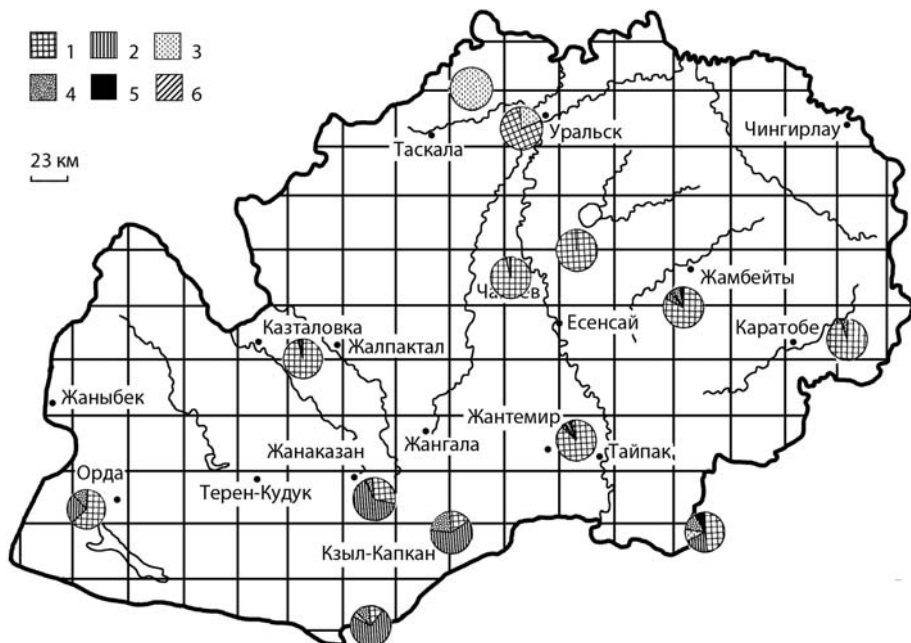


Рис. 87. Соотношение видов хищных млекопитающих по материалам сборов зоологов УПЧС (1937–2002). 1–6 – виды: 1 – хорь степной; 2 – перевязка, барсук; 3 – корсак; 4 – лисица; 5 – горностай; 6 – ласка.

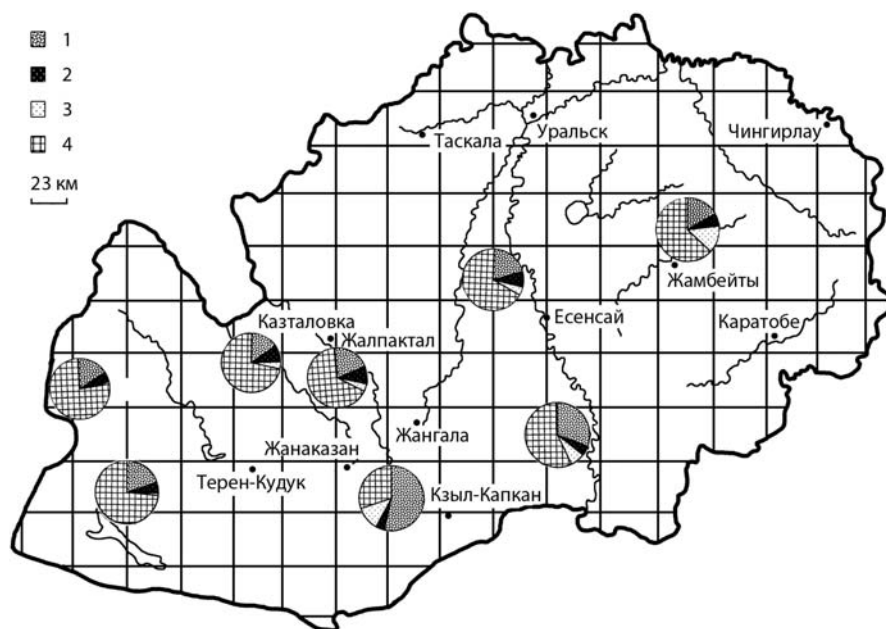


Рис. 88. Материалы заготовок хищных зверей в Западно-Казахстанской области в 1950-1960-х гг. XX в. Процент видов в общей заготовке: 1 – хорь степной; 2 – волк; 3 – лисица; 4 – корсак;

происхождения и в) виды прочего происхождения. 4) по соотношению различных эколого-географических форм: использовали 4 варианта: а) лесные и лесостепные, б) степные; в) полупустынные и г) пустынные. Затем на основе всех этих данных был построен общий кластер, отразивший совместное влияние всех этих факторов на сходство районов по составу млекопитающих. Недостатком данного кластера является отсутствие оценки относительной ценности каждой группы факторов, но методических приёмов сравнения их роли пока нет.

Результаты построения кластера сходства районов по видовому составу показаны на рис. 89. Из него видно, что наиболее отличны от других северные районы, а также Приуральный и Каменский. Далее, в оставшейся группе наиболее отличны от остальных близкие друг к другу Зелёновский и Казталовский районы. От оставшейся группы отчленяются Джаныбекский район и биостанция Валуйки; промежуточное положение занимает Фурмановский район. Оставшиеся участки делятся на два кластера – южные песчаные районы Волго-Уральского междуречья и группа южных районов, где встречаются как глинистые, так и песчаные ландшафты (Тайпакский район и юго-восточные участки области). Наиболее сходны между собой Чапаевский и Джамбейтинский районы. На этой основе можно составить следующую иерархическую схему связи районов:

I. Фаунистические участки северных сухо-степных и полупустынных участков области

I.1. Группа северных сухо-степных районов области

I.2. Северный участок северной полупустыни (Зелёновский ГР)

I.3. Западный участок северной полупустыни (Казталовский ГР)

I.4. Прилежащий к пойме р. Урал участок северной полупустыни (Приуральный, Каменский ГР)

II. Фаунистические участки центральных и южных полупустынных и пустынных районов области

II.1. Западные полупустынные районы области и её окрестностей.

II.2. Приуральные, Зауральные и восточные районы

II.3. Волго-Уральские пески

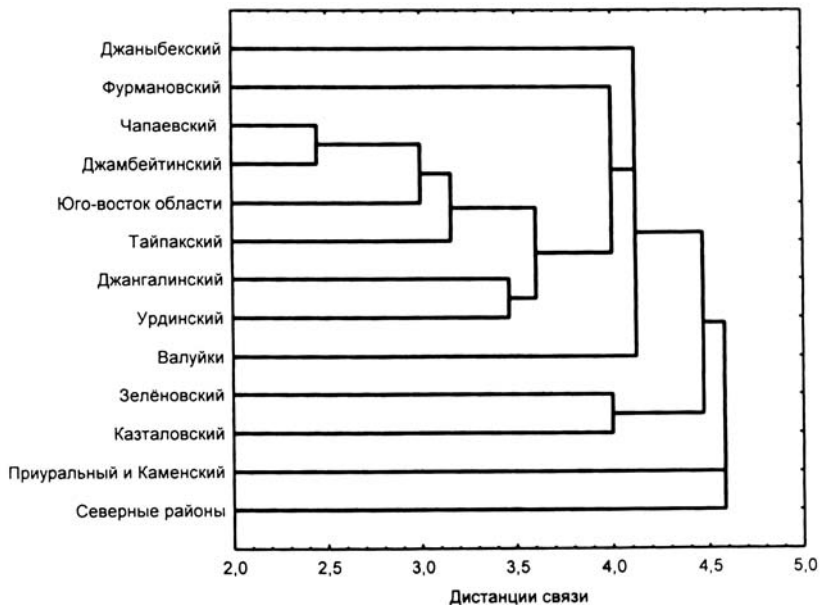


Рис. 89. Сходство географических районов области по видовому составу (эвклидовы расстояния, метод одной связи)

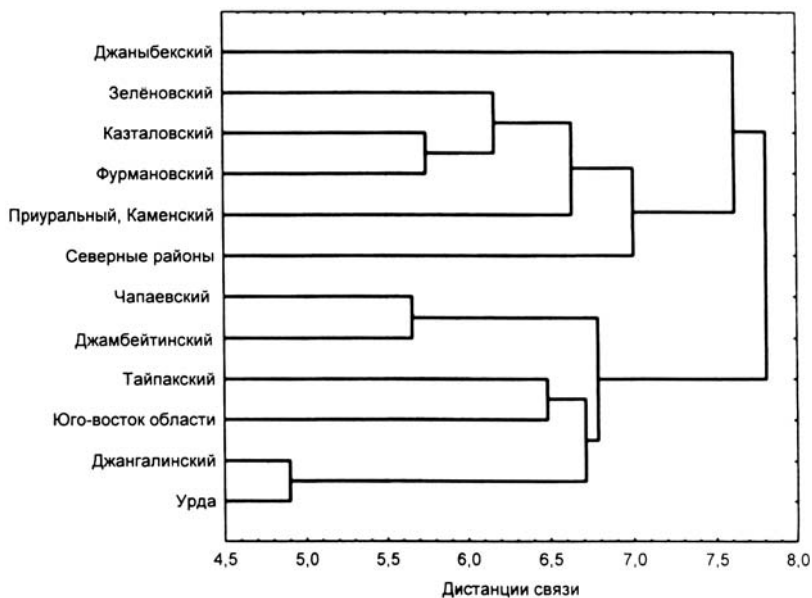


Рис. 90. Сходство географических районов области по видовому составу и обилию

Кластер с учётом как видового состава, так и обилия видов (рис. 90) показал наличие двух ветвей – северо-западной, с глинистыми грунтами и юго-восточной; в последней попарно объединились участки с глинистыми и песчаными грунтами, встречающимися в одном районе (Тайпакский, юго-восток области), или со значительным преобладанием песков (Урдинский, Джангалинский), или участки с преобладанием глинистых грунтов (Джамбейтинский и Чапаевский районы). В первой ветви наиболее близки друг к другу Казталовский и Фурмановский районы, к ним примыкают остальные, а Джаныбекский наиболее удалён от всех. Для того, чтобы уточнить взаимосвязи районов, для северо-западной ветви мы построили отдельный кластер. Для другой ветви такое построение оказалось излишним, т.к. не добавляет новой информации. Построение кластера связи для северо-западных районов, построенное по видовому составу, показало тесную связь видового состава стая. Валуйки и Джаныбекского, а также районов Зелёновского и Казталовского. Приуральный, Каменский и северные районы оказались наиболее удалёнными. Построение кластера северо-западных районов по обилию, при отсутствии данных по стая. Валуйки показало, что разительно отличается от других Джаныбекский стационар, ближе всего – Казталовский и Фурмановский районы, а северные и Приуральный, Каменский отдалены. Может быть предложена следующая схема фаунистического районирования на основе видового состава и обилия видов:

- I. Фаунистические участки северных сухо-степных и полупустынных участков области
 - I.1. Группа северных сухо-степных районов области
 - I.2. Прилежащий к пойме р. Урал участок северной полупустыни (Приуральный, Каменский ГР)
 - I.3. Участок северной полупустыни (Зелёновский ГР)
 - I.4. Западный и центральный участки полупустыни (Казталовский, Фурмановский ГР)
- II. Южные полупустынные и пустынные районы
 - II.1. Приуральные и зауральные полупустынные районы (ГР Тайпак, Джамбейта)
 - II.2. Волго-Уральские пески (ГР «Джангала», Урда).
 - II.3. Приуральные и зауральные районы южной полупустыни и участки восточных пустынь (ГР Тайпак, юго-восточные районы).

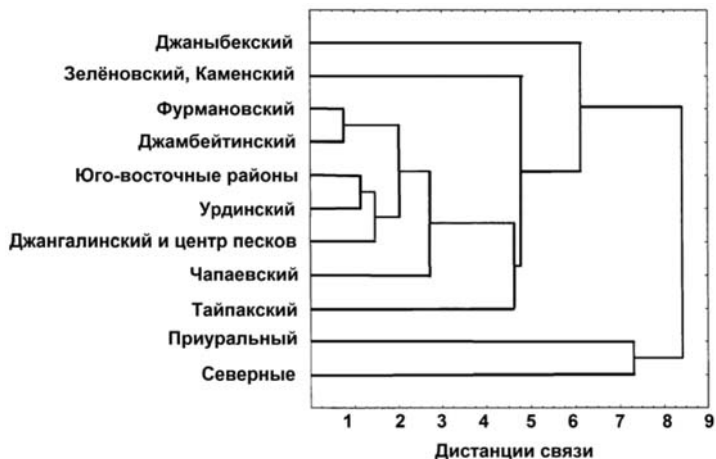


Рис. 91. Сходство географических районов области по соотношению форм европейского и азиатского происхождения

Связь ГР по происхождению видов представлена на рис. 91. В данном случае северная группа районов, Приуральный и Каменский районы отличаются от всех остальных по обилию видов европейского происхождения и сниженной доле видов восточного происхождения, о чём говорилось в предыдущем разделе. Среди оставшихся районов Джаныбекский и, в меньшей мере, – Зелёновский, Каменский отличаются более западными аспектами фауны по происхождению и большей долей видов северного экологического облика. Среди остальных районов целостную группу с преобладанием видов восточного происхождения составляют юго-восток области и песчаные районы – Урдинский, Джангалинский и центр Волго-Уральских песков. По эколого-географическим особенностям выделяется северный и Приуральный районы, а остальные объединяются в три ветви: фауна более увлажненных районов, районов средней увлажненности и наиболее сухих. Схема фаунистических участков, построенная на основе данных о происхождении видов, имеет следующий вид:

I. Фаунистические участки северных сухо-степных и полупустынных припойменных участков области

I.1. Группа северных сухо-степных районов области

I.2. Участок северной полупустыни и пойменных участков в ней (ГР)

II. Остальные территории

II.1. Западные полупустынные районы области и её окрестностей (ГР Джаныбек, Валуйки).

II.2. Участки северной полупустыни и пойменных участков в ней (ГР Зелёновский, Каменский)

II.3. Участки южной приуральной полупустыни (ГР Тайпак)

II.4. Участок северной приуральной полупустыни (ГР Чапаево)

II.5. Центральные полупустынные и пустынные участки

На рис. 92 показаны связи районов по соотношению эколого-географических форм млекопитающих рассматриваемых отрядов. Видно, что Приуральный и северные районы заметно отличаются по обилию лесных и лесостепных видов. Оставшаяся группа районов делится на три кластера: 1) с более высоким процентом лесных и лесостепных форм, 2) с промежуточными значениями и 3) с максимальной долей пустынных и полупустынных форм. Схема фаунистического районирования территории на основе соотношения эколого-географических форм имеет такой вид:

I. Фаунистические участки сухо-степных и северных полупустынных участков области с максимальной долей лесных и лесостепных форм

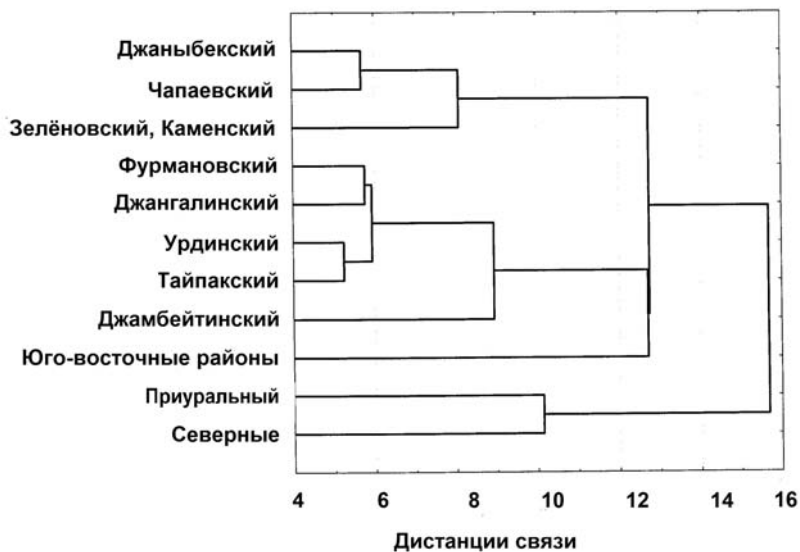


Рис. 92. Сходство географических районов области по соотношению эколого-географических форм

II. Территории с максимальным обилием степных и полупустынных, но с достаточным количеством лесных и лесостепных форм

III. Районы с преобладанием пустынных и полупустынных форм

Общий кластер с учётом разнообразия фаунистических участков по видовому составу, обилию, происхождению и эколого-географическому облику видов приведён на рис. 93. Согласно этому кластеру, можно отделить северо-восточную часть области, включая ГР «северные районы» и Зелёновский, от остальных частей и получить нижеприводимую комплексную иерархическую схему фаунистических участков:

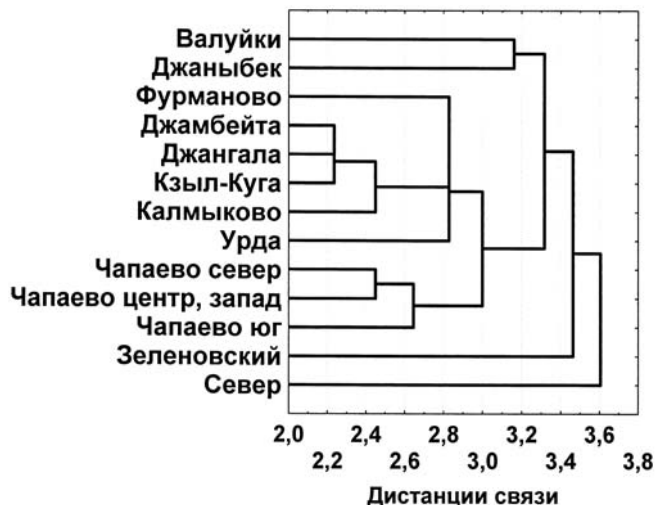


Рис. 93. Сходство географических районов области по видовому составу, обилию, происхождению и соотношению эколого-географических форм млекопитающих

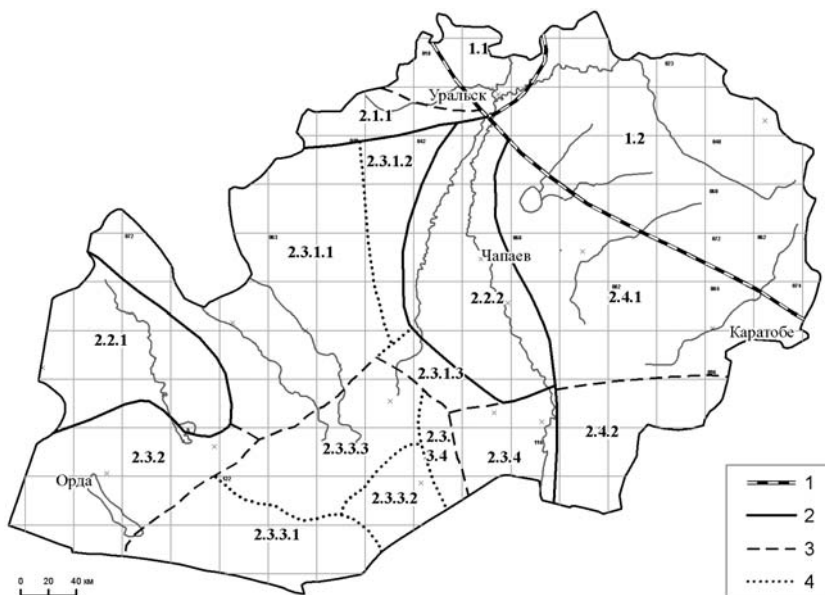


Рис. 94. Фаунистическое районирование Западно-Казахстанской области по населению млекопитающих 4-х отрядов.

Обозначения районов:

1. Сухо-степные и переходные к полупустыне и пойменные участки в этих ландшафтах

1.1. – северные и северо-восточные районы

1.2. – Приуральный район

2. Полупустынные и пустынные участки

2.1. северные полупустыни, плакор и пойма р. Урал

2.1.1. западные участки

2.1.2. северные полупустынные участки

2.2. районы относительного обилия форм западного происхождения и более северного экологического облика

2.2.1. Джаныбекский западный полупустынный

2.2.2. Приуральный Чапаевский полупустынный

2.3. Центральный полупустынный и северный песчаный пустынный районы

2.3.1. Центральный полупустынный район

2.3.1.1. настоящая полупустыня

2.3.1.2. Чижинско-Балыктинские разливы

2.3.1.3. южный полупустынный Кисык-Камышский район

2.3.2. Северо-запад Волго-Уральских песков, Урдинский район

2.3.3. Север и центр Волго-Уральских песков

2.3.3.1. центр Волго-Уральских песков

2.3.3.2. Северо-восток Волго-Уральских песков

2.3.3.3. Северный переходный от глинистой полупустыни к песчаной пустыне Камыш-Самарский район

2.3.3.4. Северо-восточная окраина Волго-Уральских песков

2.3.4. Приуральный Тайпакский полупустынный район

2.4. Зауральные полупустынные и пустынные участки

2.4.1. Джамбейтинский полупустынный район

2.4.2. Юго-восточный пустынный район

Обозначения границ: 1 – Границы территорий 1-го ранга (типа 1 или 2); 2 – Границы территорий 2-го ранга (типа 2. 1 или 2.2); 3 – Границы территорий 3-го ранга (типа 2.1.1 или 2.2.1);

4 – Границы территорий 4-го ранга (типа 2.1.1.1. или 2.1.1.3.)

1. Фаунистические участки северных сухо-степных и полупустынных участков области
 - 1.1. Группа северных сухо-степных районов области
 - 1.2. Прилежащий к пойме р. Урал участок северной полупустыни (Приуральный, ГР)
 2. Полупустынные и пустынные участки Приуралья
 - 2.1. Участок северной полупустыни (Зелёновский, Каменский ГР)
 - 2.2. Полупустынные районы с обилием форм западного происхождения
 - 2.2.1. Западный полупустынный участок (ГР Джаныбек)
 - 2.2.2. Приуральной полупустынный (ГР Чапаево)
 - 2.3. Центральные полупустынные и пустынные участки
 - 2.3.1. Центральный полупустынный участок (ГР Фурманово)
 - 2.3.2. Полупустынный, переходный к пескам участок западной части области (ГР Урда)
 - 2.3.3. Участок южной полупустыни, переходящей в пески с севера и центр Волго-Уральских песков (ГР Джангала)
 - 2.3.4. Участок южной полупустыни, переходящей в Волго-Уральские пески с северо-востока (ГР Тайпак)
 3. Юго-восточные полупустынные и пустынные участки области.

В соответствии с этим материалами мы провели деление фауны млекопитающих области на фаунистические комплексы и обосновали соответствующее фаунистическое районирование (рис. 94).

1. Фаунистические комплексы млекопитающих сухой степи и северной полупустыни глинистых ландшафтов севера Прикаспийской низменности

1.–Группа участков с максимальной долей (42–52%) видов западного и минимальной – видов восточного (19–23%) происхождения. Максимальная доля видов лесной и лесостепной экологических групп (28–35%), довольно велика доля степных видов (22–25%). Доля полупустынных и пустынных видов минимальна (13–14 и 6–7% видов соответственно). Довольно велика доля гигрофильных видов (17–26%).

1.1 – **Илекский сухо-степной** фаунистический комплекс (северо-восток области, по табл. 7 – северные районы области). Характеризуется довольно богатым видовым составом, присутствием двух видов сусликов (малого и большого), рыжей полёвки, степной пеструшки. Плотность малого суслика от высокой до средней (около 20 экз./га). Численность домового мыши невысока (4–5 на 100 лс), однако этот вид доминирует среди мелких млекопитающих на полях и в поймах рек. В пойменных участках по сравнению с участками в других частях области повышена доля обыкновенной полёвки и малой лесной мыши, относительно велика доля европейской рыжей полёвки. Среди тушканчиков доминирует большой тушканчик (около 75% среди всех тушканчиков), среди хомяков и хомячков – обыкновенный хомяк. Максимальна, по сравнению с другими частями области, доля видов западного и минимальна – восточного происхождения. Доля лесных и лесостепных видов, а также гигрофилов максимальна, степных – средняя, полупустынных и пустынных видов – минимальна.

1.2.– **Северный полупустынный припойменный** фаунистический комплекс, а также сообщества припойменных территорий по рекам Илек и Утва. Характеризуется наличием северных европейско-сибирских элементов – водяная кутора, ёж белогрудый, выхухоль, обыкновенная бурозубка, лесная кунница, возможно, европейская норка, желтогорлая мышь, обыкновенный хомяк, рыжая полёвка, полёвка-экономка и водяная полёвка, большой суслик; присутствуют, кроме того, полевая и малая лесная мыши, а также лось, европейская косуля, речной бобр, зайцы – не только русак, но и беляк, кабан, и виды степей (сурок байбак, малый и большой тушканчики, тарбаганчик, степная пеструшка, слепушонка, обыкновенная полёвка, серый хомячок, сайгак, корсак, степной хорь), а также небольшое количество представителей пустынной фауны (жёлтый суслик, мохноногий тушканчик, ушастый ёж). Доля видов европейского происхождения одна из наиболее многочисленных, восточного – из минимальных. Второе после участка 1.1 место по доле лесных и лесостепных видов. Степные виды составляют около четверти фаунистического списка, а полупустынных и пустынных видов относительно мало.

2. **Фаунистические комплексы центральных и южных прикаспийских полупустынь и северных пустынь севера Прикаспийской низменности.** Группа сообществ с уменьшающейся к югу долей видов западного и растущей долей видов восточного происхождения, а также с уменьшающейся к югу долей видов лесного и лесостепного облика, гигрофилов и степных видов, с растущей долей видов полупустынного и пустынного облика.

2.1. – Фаунистические комплексы северной глинистой прикаспийской полупустыни (Зелёновский, Каменский районы – северная часть Узенско-Чижевского фаунистического комплекса на разливах, северных частях пойм рек Аще-Озек, Малый и Большой Узени). Видовой состав этого комплекса довольно богат, численность малого суслика высока (около 20 экз./га), большого суслика немного. Численность домовая мышь в природе может быть относительно устойчивой и довольно высокой, колеблется в пределах 5–19, обыкновенной полёвки относительно много – около 2 на 100 лс. Среди тушканчиков преобладает большой, реже встречаются емуранчик или тарбаганчик. В южной части преобладают малый тушканчик и тарбаганчик (по 34–36% от всех тушканчиков). Численность тушканчиков относительно низка и составляет 0,2–0,4 экз./га. Наблюдается максимальное обилие степной мышовки. В 50-х гг. XX в. была отмечена устойчивая и довольно высокая численность степной пеструшки на разливах. Среди хомяков и хомячков чаще встречается обыкновенный хомяк, хомячок Эверсмана довольно редок. Численность пищухи низка. Имеются остатки поселений байбака, более многочисленного севернее, в Саратовской области РФ. В составе фауны виды западного и восточного происхождения занимают равную долю, примерно по четверти от всех видов. Резко уменьшена, по сравнению с участками 1.1 и 1.2 доля западных видов и доля видов восточного происхождения по 27%). Максимальная доля степных видов (31%), доля лесных и лесостепных видов средняя, гигрофилов довольно много (19%), пустынных видов мало (12%).

2.2. – Фаунистические комплексы центральной глинистой прикаспийской полупустыни на западе и в прилегающей к р. Урал центральной части области (Джаныбекский, Чапаевский районы). В составе фауны доли видов западного и восточного происхождения сходны и составляют примерно по трети видового списка. Лесные и лесостепные виды составляют от четверти до одной пятой части всех видов, степные – чуть меньше (17–20%), полупустынных видов средняя доля (16–20%), а пустынных – мало (11–14%). Может наблюдаться как довольно большая, так и незначительная (9–19%) доля гигрофильных видов.

2.2.1. – Западный полупустынный фаунистический комплекс (в Джаныбекском районе), близкий по составу фауны к прилежащим к Волге и богатым западными видами территориям. Характерно значительное видовое богатство летучих мышей (5). Довольно много видов северного, западного происхождения, лесной и лесостепной экологической группы (белогрудый ёж, малая бурозубка, белобрюхая белозубка, мышь-малютка, малая лесная мышь, обыкновенный хомяк, норка европейская, лось, кабан), а также степных видов (малый суслик, степная мышовка, заяц русак, хомячок Эверсмана, степная пеструшка, слепушонка, обыкновенная и общественная полёвки, степной хорь, малая белозубка, малый тушканчик, корсак). Доля лесных и лесостепных видов составляет около четверти всех видов, степных – минимальная доля (17%). Средняя, по сравнению с другими участками, доля полупустынных видов (20%) и малая – пустынных (11%) – ёж ушастый, тамарисковая песчанка, шакал. Не велика и доля видов-гигрофилов (9%).

В добыче охотников заметное место занимают лисица и хорь. Волки встречаются не часто. Численность малого суслика максимальна (45 экз./га и имеет многолетний положительный тренд); среди тушканчиков преобладает большой, реже малый тушканчик. Численность тушканчиков может достигать 3,5 на 10 км учёта, хотя в среднем гораздо ниже (около 1–2 на 10 км учёта или 0,1 экз./га). Среди мышевидных доминирует домовая мышь, в отдельные годы – степные полёвки (степная пеструшка, обыкновенная и общественная полёвки с максимальной численностью до сотен экз./га).

2.2.2. – Чапаевский околопойменный фаунистический комплекс р. Урал и прилежащих водоёмов. Район, заселённый этим комплексом млекопитающих, отличается низменным

рельефом, бóльшим обилием форм околородного комплекса при обилии полупустынных видов. Доля лесных и лесостепных, а также и степных видов снижена по сравнению с участком 2.2.1 – по 21%, полупустынных – средняя доля (16%), доля пустынных видов увеличена до 15%, хотя и остаётся невысокой. Гигрофилов довольно много (19%). Наблюдается максимальное видовое богатство летучих мышей (6–7 видов). Довольно широкая и лесистая пойма р. Урал во многих местах благоприятна для водяной полёвки, ондатры, выхухоли, бурозубок, мыши-малютки, европейской рыжей полёвки, малой лесной мыши, обыкновенной полёвки (скорее всего, восточноевропейской) и других зверьков. Из хищников здесь много луней, чёрного коршуна, степных орлов, встречается орлан-белохвост. Доля лисицы, корсака, волка в добыче охотников больше, чем в участке 2.2.1. В сборах хищных, сделанных зоологами УПЧС, доля степного хоря максимальна, как и в соседней полупустыне Фурмановского района. С юга пойму р. Урал и берега оросительных каналов заселяют жёлтый суслик, тамарисковая песчанка.

2.3. Фаунистические комплексы южных полупустынь и северных пустынь Прикаспийской низменности.

Группа комплексов, характеризующаяся дальнейшим нарастанием доли видов восточного происхождения (до 42–45%), а также снижением доли видов западного происхождения (до 26–27%). Доля лесных и лесостепных видов продолжает уменьшаться до 15–18%, доля степных видов довольно велика (21–26%). Возрастает, по сравнению с более северными участками, доля полупустынных (до максимума в 18–26%) и пустынных видов (21–27%), тогда как доля видов-гигрофилов снижается до минимума (9–4.8%).

2.3.1. – **Узенско-Чижинский** фаунистический комплекс центральных частей прикаспийской глинистой полупустыни (территории Фурмановского, Казталовского районов. По соотношению видов разного происхождения этот участок близок к 2.2.2, но доля видов восточного происхождения выше (42%). Доля лесных и лесостепных видов средняя (18%), как и степных (21%). Заметно возрастают доли видов полупустынного и пустынного экологического облика (18.2 и 21.2%), тогда как доля видов-гигрофилов снижена (9.1%). Численность малого суслика довольно велика (около 20 экз./га) из-за высокой плотности населения и домашнего скота, плотность вида имеет многолетний параболический положительный тренд с максимумом в 60–80-е гг. XX в., к 2000-м гг. снизилась. Численность домового мыши и обыкновенной полёвки средняя, как и водяной полёвки (4–6 на 1 км береговой линии). В середине XX в. наблюдалась повышенная численность степной пеструшки и общественной полевки.

2.3.2 – **Урдинский** фаунистический комплекс (рис. 94); запад Волго-Уральских песков увлажнён лучше, чем другие песчаные районы. При значительном видовом богатстве численность зверьков обычно невысока. Доля европейских видов по сравнению с комплексом 2.2.1. снижена до 27%, а восточных увеличена до 45%. Доля лесных и лесостепных видов также невысока (15%), но увеличена доля полупустынных (до 21%) и до максимума – пустынных видов (27%). Доля гигрофилов мала (9%).

В переходной к пескам полосе на песчаных грунтах обитают малые песчанки, их обилие среднее – 6.3 экз./га: тамарисковая песчанка с малой примесью (10–12%) полуденной, местами довольно многочислен малый суслик, обилие его составляет 8–18 экз./га. Жёлтый суслик обычен в песках, но имеет невысокую численность. Среди тушканчиков доминируют большой и малый (по 46–47% от всех тушканчиков), их численность также невысока, хотя местами достигает 3 экз./га. Нередка степная мышовка. Численность домового мыши снижена до 1.4–4.6 на 100 лс в природе. Из хищников встречаются волк, корсак, шакал, степной хорь и ласка, а также филин и другие хищные птицы. В добыче охотников соотношение видов сходно с таковым в участке 2.2.1. В сборах зоологов УПЧС, кроме хоря, около четверти составляет ласка. В целом четвероногих хищников здесь, как и южнее, в песчаной пустыне, относительно немного.

2.3.3. – **Тайпакский околопойменный и переходный к пескам полупустынный** фаунистический комплекс характеризуется присутствием видов как степного, так и песчано-пустынного экологического облика, хотя на окраинах песков численность таких типич-

ных псаммофилов как полуденная песчанка, пегий путорак, жёлтый суслик, мохноногий тушканчик может быть ниже, чем в центре песков. Пойма характеризуется максимальным видовым богатством. Доля видов европейского происхождения по сравнению с участком 2.3.2 несколько снижена (26%), а доля восточных видов резко возрастает (45%). Процент видов лесной и лесостепной экологической групп снижен, в сравнении с участком 2.2.2 до 17%, тогда как удельный вес степной – достаточно велик (21%). Повышена доля полупустынных и пустынных видов (по 26%), для полупустынных видов она максимальна. Доля видов-гигрофилов снижена до минимума (5%). Добыча хищных зоологами УПЧС, как и в участке 2.2.2, максимальна, резко преобладает степной хорь. В добыче охотников-промысловиков повышена доля лисицы, есть корсак, довольно обычен волк.

Для юга левобережной части выдела характерно проникновение большой и краснохвостой песчанок с востока; наряду с песчанками и жёлтым сусликом встречаются виды северной лесной экологической группы (обыкновенная бурозубка, лось). Численность малого суслика в припойменных участках снижена до 9,8, в песках численность жёлтого и малого сусликов сходна (по 4,0–4,2 экз./га); численность малого суслика не имеет здесь многолетнего тренда. В пойме р. Урал численность жёлтого суслика составляет 3–4 экз./га, тамарисковых песчанок – около 8, в последние годы выше. Численность тушканчиков средняя, иногда высокая, около 1,2 экз./га, преобладают большой и малый тушканчики (по 44–46% от всех тушканчиков), к югу доля последнего возрастает. По сравнению с участком 2.2.2 среди мышевидных возрастает доля домовая мышь за счёт обыкновенной полёвки и малой лесной мыши; численность домовая мышь, как и водяной полёвки, ниже, чем в более северных участках.

2.3.4. – **Джангалинский** фаунистический комплекс севера и центра Волго-Уральских песков. В целом отличается значительным видовым богатством. Доля видов европейского происхождения почти такая же, как на участках 2.3.2 и 2.3.3 – 29%, доля таковых восточного происхождения несколько снижена (40%), хотя в целом велика. Минимальна доля лесных и лесостепных видов (14%), средняя – степных и полупустынных (по 20%) и максимальна – пустынных (26%). Гигрофилов немного (9%).

Среди мышевидных, наряду с доминантами – домовая мышь или серый хомячок – встречается чаще, чем в других участках, степная пеструшка, которая изредка может давать вспышки численности. По сравнению с глинистой полупустыней снижена численность малого суслика до 10 экз./га, имеет отрицательный многолетний тренд. Численность жёлтого суслика средняя (до 1–2 экз./га). Здесь обитают два вида малых песчанок (до 9 экз./га оба вида вместе), среди них преобладает тамарисковая, а доля полуденной нарастает от окраин (23–30%) к центру песков (40–53%). Среди хомячков и хомячок доминирует серый, а хомячок Эверсмана встречался в прошлом, в 30–40-е гг. XX в.; обыкновенный хомяк встречается в антропогенных биотопах (плантации, огороды).

Из тушканчиков на песчаных грунтах преобладает мохноногий, на более плотных – большой тушканчик (плотность 0,2–1 экз./га). Среди мелких млекопитающих доминирует домовая мышь, реже серый хомячок, обычны малая белозубка и обыкновенная полёвка, особенно в антропогенных биотопах. В прошлом (1-я половина XX в.) встречались также полевая и малая лесная мыши. Северную часть этого фаунистического района занимает прибрежное население окрестностей Камыш-Самарских озёр и прилежащих водоёмов, а также зона перехода от глинистой полупустыни к Волго-Уральским пескам в их северной части. В прибрежных водоёмах довольно высока численность водяной полёвки (до 11 на 1 км учёта), отмечена степная мышовка. В прежние времена (XVIII–XIX вв.) обитали выхухоль, кабан. Вне прибрежных биотопов местность характеризуется чередованием суглинистых, песчаных полупустынных и песчаных пустынных ландшафтов. Видовое богатство среднее, довольно много видов хищников. Для Волго-Уральских песков характерен богатый видовой состав. На северной и северо-восточной окраинах Волго-Уральских песков на стационарах Кзыл-Капкан (северо-восток песков) и Байгазы (северо-восточная окраина Волго-Уральских песков) закреплённые мелко-бугристые пески чередуются с участками равнинной супесчаной полупустыни с относи-

тельно малой долей разбитых песков; здесь наблюдается сниженная и довольно неустойчивая численность малых песчанок (5–7 экз./га), особенно полуденной (её доля среди песчанок 23–30%), невысокая численность малого суслика, к концу XX в. ещё более снизившаяся от 10–15 до 3–7 экз./га, а позже – до почти полного исчезновения. Типична степная пеструшка, дающая периодически небольшие и изредка – высокие всплески численности. Много видов как полупустынного, так и пустынного экологического облика. Плотность малого суслика убывает от окраин песков к его центру от 10–11 до 7 и менее, до полного исчезновения с исчезновением глинистых останцов. Численность домовый мыши снижена до 1–7 на 100 лс за счёт серого хомячка, численность обыкновенной полёвки 1.5 на 100 лс. Плотность тушканчиков 0.1–0.4, до 1.25 экз./га, среди них на северо-востоке песков мохноногий составляет 58, в центре – 75% от всех тушканчиков, довольно обычен малый тушканчик, реже встречается тарбаганчик. К югу в фауне зверьков возрастает доля видов-псаммофилов. Прикочёвывают для отёла сайгаки, а за ними и волки. Заметную долю в добыче хищных зоологами УПЧС на севере участка занимают ласка и лисица; доля хоря, как и на западе, составляет примерно три четверти. На северо-востоке песков, по тому же методу, ласка составляет более половины, а лисица – около четверти в отловах. В центре песков из хищных в руки зоологов попадает почти исключительно ласка. Частота поимок хищников в песках гораздо меньше, чем в полупустыне. В добыче охотников-промысловиков в целом по Джангалинскому району половину составляет лисица, четверть – степной хорь. Корсака отстреливают нередко, но гораздо реже, чем севернее, в полупустыне. Для всего Волго-Уральского междуречья волк занимает в спектре добычи охотников первое место именно в этом участке.

Южный песчаный район – центр Волго-Уральских песков – это низменная песчаная равнина (ниже уровня моря) с элементами микрорельефа пустыни – крупно – и мелкобугристых, грядовых песков. В 20–30-е годы XX столетия местность характеризовалась обильной высокой растительностью на закреплённых участках, в последние десятилетия, растительность обеднилась, площадь разбитых песков возросла. Здесь наблюдается максимальная среди малых песчанок доля полуденных песчанок – 42–53% при довольно высокой численности (9–10 экз./га оба вида). Доля малого суслика в населении грызунов снижена, особенно с 70–80-х годов XX столетия, когда он отсюда почти исчез. Богатый видовой состав за счёт видов-псаммофилов (мохноногий тушканчик, пегий пугорак) и довольно высокая численность мелких млекопитающих. Постоянно довольно многочислен серый хомячок. Среди хищных птиц часто встречаются совы (болотная, домовый сыч), канюки, пустельги, среди четвероногих – ласка, лисица, реже – степной хорь, волк.

2.4. Фаунистические комплексы глинистых полупустынь и северных песчаных пустынь Зауралья.

По сравнению с фаунистическими комплексами Волго-Уральского междуречья здесь слабо снижена доля европейских видов (27%) и резко (до 54%) возрастает доля видов восточного происхождения. Характерна низкая доля лесных и лесостепных (16–18%), а также степных (20–22%) видов. Доля полупустынных видов близка к максимальным для области значениям (24–25%), довольно значительна доля пустынных видов (18–24%), а доля гигрофилов близка к минимуму (5–8%).

2.4.1. – Джамбейтинский сухо-степной и полупустынный фаунистический комплекс. Доля видов европейского происхождения уменьшена и минимальна (26%), а восточных – резко увеличена (до 49%). При этом доля лесных и лесостепных видов невелика (18%), степных – низкая (21%), полупустыни – близка к максимуму (26%), пустыни – средняя (18%), а гигрофильных мала (8%). Здесь довольно значительно население антропогенных биотопов (полей, пастбищ) на месте прилежащих естественных растительных ассоциаций. Для комплекса в целом характерно присутствие трёх видов сусликов (большого, малого и жёлтого). Доминант среди хомяков и хомячков повсюду – хомячок Эверсмана. Среди тушканчиков преобладают малый на севере и емуранчик – в среднем и южном Зауралье.

Для слабо изученного участка, расположенного в прилежащих с юга к р. Урал сухо-степных ландшафтах, характерно присутствие малого и большого сусликов. Среди туш-

канчиков преобладает малый тушканчик (64.7%) при средней численности зверьков этой группы 0.2 экз./га. Для выдела 2.4.1, расположенного в ландшафте полупустыни, характерен довольно богатый видовой состав. Южнее, в окрестностях стационара Кара-Тюбе, видовое богатство снижено по сравнению с севером. Численность малого суслика на больших площадях глинистых полупустынь устойчиво высока (20 и более экз./га). Имеет место многолетний параболический тренд численности с максимумом в 60–80-е гг. XX в., в 2000-е гг. снижается. Численность жёлтого суслика очень низка. Среди тушканчиков преобладает малый тушканчик (65%), встречаются также емуранчик, толстохвостый тушканчик. Численность тушканчиков составляет около 0.5 экз./га или 4.5 на 10 км ночного автомобильного учёта. Южнее численность малого суслика снижается, среди тушканчиков начинает преобладать емуранчик (81.7%), также присутствует толстохвостый тушканчик, степная мышовка редка. Численность малых песчанок составила около 5.5 экз./га, доля полуденной низка. Численность мелких млекопитающих высокая: домовая мышь – 11 на 100 лс, обыкновенной полёвки – 1.5–2.2 на 100 лс. На юге в населении мелких млекопитающих становится заметным присутствие общественной полёвки. Во влажных биотопах по поймам степных рек много водяных полёвок – 11 на 1 км учёта по береговой линии, лесных мышей. На отдельных небольших участках по окраинам заросших островных песков на востоке и юго-востоке участка обитает эндемичный для Западного Казахстана вид – гигантский слепыш, обычна степная пищуха, с юга проникает большая песчанка.

В северной половине участка в отловах хищных зоологами УПЧС велика доля степного хоря, из прочих видов чаще встречаются лисица и ласка. Южнее, в окрестностях стационара Кара-Тюбе, доля хоря в отловах зоологов падает за счёт увеличения долей ласки и лисицы, в меньшей мере – корсака и горноста. Добыча охотников характеризуется максимальной в области долей волка в добыче, значительной долей лисицы, реже – корсака; за счёт этих видов доля степного хоря снижена.

2.4.2. Юго-восточный фаунистический комплекс характерен для ландшафтов глинистой полупустыни, перемежающейся с песками, иногда занимающими большие площади (Бийрюк-Тайсуган). Видовое богатство снижено. Доля видов европейского происхождения остаётся сходной с таковой для южных участков Волго-Уральского междуречья (27%), а доля восточных видов максимальна (54%). Низка доля лесных и лесостепных видов (16–21%), средняя – степных (22%), довольно значительна – полупустыни и пустыни (по 24%). Доля видов-гигрофилов близка к минимуму (5%).

Этот фаунистический комплекс характеризуется, прежде всего, присутствием не только тамарисковой и полуденной, но также и двух новых видов – вселенцев – большой (местами многочисленной) и более редкой, сопутствующей большой, краснохвостой песчанок. Для пустынно-степных территорий бассейна р. Уил характерно также заметное присутствие общественной полёвки. Численность обычных видов малых песчанок средняя: 7.7 экз./га, среди них доля полуденной составляет около 20%. Немногочисленны большой и жёлтый суслики. Малый суслик имеет среднюю численность – около 14 экз./га – на значительной территории, занятой глинистой полупустыней. Численность тушканчиков самая высокая в области – 1.2 экз./га на площадках и около 6 экз./10 км ночного автомобильного учёта. Среди этих зверьков преобладает емуранчик (68.7%), встречаются также большой и толстохвостый тушканчики, изредка – степная мышовка. Среди хомяков и хомячков резко доминирует хомячок Эверсмана.

Пески Бийрюк-Тайсуган отличаются сниженным видовым богатством. Численность малых и жёлтых сусликов снижена, тушканчиков много: 1.2 на га и 5.7 экз. на 10 км автомобильного учёта. Преобладает емуранчик (68.7% от всех тушканчиков). Как редкий вид встречается толстохвостый тушканчик. Довольно обычна степная пищуха. В небольших отловах хищников, проведённых здесь зоологами УПЧС, преобладает степной хорь, относительно редко встречается лисица.

3.4. КАРТА НАСЕЛЕНИЯ ГРЫЗУНОВ ЗАПАДНО-КАЗАХСТАНСКОЙ ОБЛАСТИ

3.4.1. Вводная часть

Благодаря сотрудничеству с биогеографами и картографами Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН нам удалось составить карту и ГИС населения грызунов Западного Казахстана (Окулова с соавт., 2014а, б). Создание картографических документов позволяет наглядно и всесторонне представить особенности пространственного размещения населения животных и дать его всестороннюю характеристику в максимально сжатой форме (Тупикова, 1996). Такое зоогеографическое обобщение и осмысление важно для любых территорий, но для Западно-Казахстанской области Республики Казахстан (ЗКО) представляет особый интерес в связи с большим массивом накопленных зоологических материалов и сложностью территории. Картографирование населения мелких млекопитающих ЗКО до сих пор не проводилось, за исключением работы Г. А. Медзыховского (1993) по картированию поселений малого суслика и мелкомасштабной карты населения грызунов и пищух, которая была составлена на всю территорию СССР в основном по литературным данным (Тупикова с соавт., 1998). В настоящем разделе обобщён опыт предыдущих работ по картографии населения млекопитающих и результаты многолетних исследований грызунов в Западно-Казахстанской области.

3.4.2. Методика картографирования пространственного размещения грызунов

Картографирование населения грызунов на территории Западно-Казахстанской области было проведено нами по результатам более чем 100-летней (с 1914 г.) деятельности Уральской противочумной станции, в основном с 1933 по 2008 гг. с учётом литературных данных. Учёты грызунов вели стандартными методами: 1) суслики, песчанки, тушканчики – капканно-площадочным методом, при этом численность выражают в числе зверьков на 1 га (для сусликов – весной, для песчанок – осенью, для тушканчиков – в среднем за сезон); 2), тушканчики – кроме того, и ночью с автомобиля в свете фар (численность выражают в числе зверьков на 10 км маршрута); 3) водяная полёвка – ленточным маршрутным методом, расставляя капканы № 0 или 1 вдоль береговой линии водоема (численность выражают в числе зверьков на 1 км береговой линии); 4) мелкие млекопитающие в природе – с помощью стандартных линий ловушек Геро (Кучерук, 1952, Карасева с соавт., 2008); при этом выставляют 50–100 ловушек со стандартной приманкой на расстоянии 5 м друг от друга на одну ночь (показатель численности – число зверьков на 100 ловушко-суток, лс). Обилие степных пеструшек и общественных полевок оценивали в числе особей или нор на 1 га. Учёты обычно проводили дважды в сезон: сусликов – в марте и июле, а других грызунов – весной и осенью. Ежегодно на территории области противочумная станция открывала 10–15 стационаров, на каждом обследовали по 20–40 га капканно-площадочным методом, выставляли по 2000–4000 лс давилками Геро; ночные учёты тушканчиков вели обычно в объеме 50–250 км за сезон. На каждом стационаре обследовали ежегодно от 500 до 6000 экз. животных.

Показатели численности популяций в составленных нами обобщающих таблицах даны в 3-балльной шкале: высокая средняя и низкая. При этом использованы следующие соответствия: для желтого и большого сусликов: низкая численность – менее 1 экз./га, средняя – 1–5, высокая – 6 и более; для малого суслика (соответственно): менее 10 экз./га, 10–30 и более 30; для песчанок – до 3 экз./га, 3–6, более 6; для мышей и полёвок в природных биотопах – менее 1 зверька на 100 лс, 1–5, 6 и более. Численность степных пеструшек, общественной и обыкновенной полевок оценена по следующим признакам: при высокой численности их норы и колонии повсеместны, зверьки днём попадаются на глаза, прослеживается скопление хищников, при средней – зверьки нередки в отловах, норы и колонии лишь в некоторых

биотопах, при низкой – единичные встречи при отловах при постановке 2–3 тыс. ловушек. Для видов, по которым не проводили стандартных учётов, баллы численности приведены на основе экспертных оценок, главным образом на основе числа зверьков, из года в год добываемых на данном стационаре любыми орудиями лова и учтённых в лаборатории.

Сбор материала вели в основном на следующих стационарах: 1) Уральск; 2) Зеленовский (Переметное); 3) Тельнов; 4) Чапаев; 5) Джамбейта; 6) Калмыково (Тайпак); 7) Кара-Тюбе; 8) Райгородок; 9) Джаныбек (использованы данные стационара РАН – Линдеман с соавт., 2007); 10) Урда; 11) Новая Казанка (Жана-Казан); 12) Байгазы; 13) Кзыл-Капкан; 14) Айбас; 15) Новый Уштаган, а также на более чем 70–100 точках недолговременных наблюдений. С 1976 г. в работе станции используется формальная сетка деления территории на секторы (Методические рекомендации...1976). Начиная с 1976 г., адрес формальной сетки для каждой поимки грызуна отмечали в журнале наблюдений. На основе этих данных составляли карты размещения каждого вида в области, использованные нами при составлении карты населения грызунов (см. главу 2 данной книги).

На основе литературных данных и собственных наблюдений было проведено ландшафтное районирование местности и определена приуроченность каждого из стационаров к тому или иному фаунистическому району (рис. 94).

Нами были оценены многолетние материалы станции и литературы по видовому составу, численности, соотношению видов с различным типом ареала (географического происхождения), эколого-географических форм на различных стационарах и точках недолговременных наблюдений. На основе этих данных были построены кластеры сходства населения грызунов стационаров по этим признакам отдельно и по их совокупности. Расчёт проводили методом одной связи, мера измерения дистанций – евклидовы расстояния согласно ППП Statistica-6 (рис. 95). На основе совокупного кластера сходства были определены ранги сходства стационаров и других мест учета грызунов, построена иерархическая классификация населения грызунов стационаров и сделано иерархическое зоогеографическое районирование (см. выше). Оценку сходства фаун или населения применяли и ранее для зоогеографических исследований (Неронов, 1976; 1980; Скулкин, Пузаченко, 1986; Равкин, Ливанов, 2008; Равкин, 2012 и др.). Наш подход отличается от упоминавшихся ранее тем, что кроме видового состава (в работах Ю. С. Равкина и его последователей – и численности) использован комплекс вышеперечисленных зоогеографических и экологических характеристик населения грызунов и входящих в него видов.

Для более детального анализа была составлена карта и геоинформационная система (ГИС) населения грызунов ЗКО – выделены и картографированы участки, характеризующиеся сходством видового состава обитающих там грызунов, сходством преобладающих (= домини-

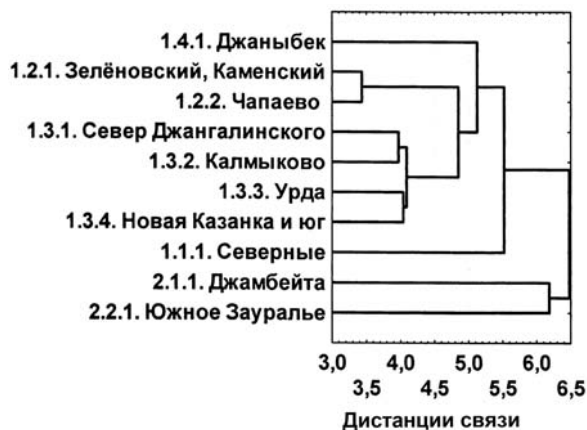


Рис. 95. Сходство районов по населению грызунов

рующих) видов и однотипностью ландшафтных условий. При этом взятые за основу карта и ГИС «Население грызунов и пищух России и сопредельных территорий» (Тупикова с соавт., 1998) были скорректированы и детализированы с учетом карт распространения отдельных видов, вычерченных по формальной сетке, и карт растительности (Грибова с соавт., 1986; Акжигитова с соавт., 2003). Выявленным вариантам населения присвоены номера и в специальных таблицах дана характеристика с использованием имеющихся многолетних материалов о структуре и динамике сообществ грызунов. Строки в таблицах – характеристика населения соответствующего выдела на карте. Столбцы – сведения о видах грызунов. Виды перечислены по ландшафтно-экологическим группам: таежные (Т), широколиственно-лесные (Ш), степные (С), пустынные (П), виды-космополиты (сиантропные) (К), интразональные (околоводные) (И); внутри этих групп – в систематическом порядке. В ячейках закодированы популяционные характеристики.

Использованы обозначения: *численность* (Н – низкая, С – средняя, В – высокая, Я – не определена), *доминирование* – **жирный шрифт** с подчеркиванием – ежегодное, без подчеркивания – в годы резкого подъема численности. *Широта распространения* в пределах выдела: **крупный шрифт** – сплошное (20% площади и более), *мелкий шрифт и курсив* – фрагментарное (во второстепенных местообитаниях). Названия основных местообитаний приведены в таблице, названия второстепенных местообитаний обозначены строчными буквами и расшифрованы ниже. После запятой – дополнительная информация: Л – обитает локально (в базе данных имеются координаты этих отдельных точек находок), М – обитает местами, Р – расселяется; ! – характерны массовые размножения. Другие: * – вид исчез к 1960 г. (до этого численность была низкая); И – исчезает или исчез к 1980 г.; в 2008–2000 гг. не отмечали, до 1960 г. средняя численность, + – имеются сведения о наличии вида в данном выделе, ? – обитание вида предполагается, прочерк – вид не обитает.

Расшифровка названий второстепенных местообитаний: в-заросли травянистой околоводной растительности, часто с бурьянами и кустарниками вдоль естественных водоемов и оросительных систем, по заболоченным участкам водоразделов, на севере ЗКО с древесной растительностью, на юге – с тамариксом; г – гривы в долинах рек и другие участки с комплексом сообществ пустынного и пустынно-степного типа; д – древесно-кустарниковая растительность (уремы, колки, лесополосы, заросли кустарников, ивовые западины); з – злаковые, разнотравно-злаковые, иногда кустарниковые ложбины, мелкие депрессии, балки, саи, овраги, долины и террасы рек; л – луга галофитные, лугово-солянковое понижения периодически затопляемые, солончаки, лиманы, чиевники; п – участки песков в разной степени задернованные, местами развеваемые, опесчаненные гривы, ашики; т – такыры, соры, уплотненные и щебнистые участки и окаймляющие их заросли полыней и солянок; ц – целинные степные участки среди и по окраинам полей, обочины дорог, выгоны, межи, дамбы и др. неудобья; ч – поселения и сооружения человека, стоянки чабанов колодцы, бахчи.

Границы фаунистических регионов разного ранга проведены с использованием границ составленной нами карты населения грызунов.

Систематика и видовые названия грызунов по: Павлинов, Лисовский (2012).

3.4.3. Результаты

Всего на территории ЗКО зарегистрировано 36 видов грызунов: малый суслик (*Spermophilus pygmaeus* Pall. – сокращенно для таблиц: *Sp pyg*), желтый суслик (*Spermophilus fulvus* Licht. – *Sp ful*), большой суслик (*Spermophilus major* Pall. – *Sp maj*), сурок байбак (*Marmota bobak* Mull. – *Mar bob*), бобр речной (*Castor fiber* L. – *Cas fib*), степная мышовка (*Sicista subtilis* Pall. – *Sic sub*), лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall. – *Sic bet*), мохноногий тушканчик (*Dipus sagitta* Pall. – *Dip sag*), емуранчик (*Stylodipus telum* Licht. – *St tel*), тушканчик большой (*Allactaga major* Kerr. – *All maj*), тушканчик малый (*Allactaga elater* Licht. – *All el*), тарбаганчик (*Pygeretmus pumilio* Kerr. – *Pyg pum*), толстохвостый тушканчик (*Pygeretmus platyrurus* Licht. – *Pyg pl*), гигантский слепыш (*Spalax uralensis* Tiflov, Usov – *Spl ur*), хомяк

обыкновенный (*Cricetus cricetus* L.–*Cr cr*), хомячок Эверсмanna (*Allocricetulus evermanni* Brandt–*Alc ev*), серый хомячок (*Cricetulus migratorius* Pall.–*Crl mig*), ондатра (*Ondatra zibethicus* L.–*Ond zib*), рыжая полевка (*Myodes /syn. Clethrionomys/ glareolus* Schreb.–*Cl gl*), слепушонка обыкновенная (*Ellobius talpinus* Pall.–*El tal*), степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pall.–*Lag lag*), водяная полевка (*Arvicola amphibius* L.–*Arv amf*), полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.–*Mic oec*), общественная полевка (*Microtus socialis* Pall.–*Mic soc*), обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* Pall.–*Mic arv*), мышь малютка (*Micromys minutus* Pall.–*Mm min*), малая мышь лесная (*Sylvaemus uralensis* Pall.–*Syl ur*), мышь желтогорлая (*Sylvaemus flavicollis* Melch.–*Syl flav*), мышь полевая (*Apodemus agrarius* Pall.–*Ap agr*), мышь домовая (*Mus musculus* L.–*Mus mus*), серая крыса (*Rattus norvegicus* Berk.–*Rat nor*), песчанка тамарисковая (*Meriones tamariscinus* Pall.–*Mer tam*), песчанка полуденная (*Meriones meridianus* Pall.–*Mer mer*), песчанка краснохвостая (*Meriones libycus* Licht.–*Mer lib*), песчанка большая (*Rhombomys opimus* Licht.–*Rh op*). В ЗКО была обнаружена также восточноевропейская полевка (*Microtus rossiaemeridionalis* Ognev) (Ковальская, 1994; Окулова с соавт., 2004), но в большинстве исследований восточноевропейскую и обыкновенную полевку не различали, поэтому ниже, говоря об обыкновенной полевке, мы имеем в виду оба вида.

В настоящее время наблюдается сокращение численности и исчезновение одних видов: полевая мышь, малый суслик и др., и проникновение на территорию региона других: большая и краснохвостая песчанки (см. в табл. обозначения: * и И – для первых и Р – для вторых). Не отмечено ни одного вида, встречающегося повсеместно. Наиболее широко распространена домовая мышь, заселяющая в ЗКО многие природные местообитания.

Результаты кластерного анализа сходства населения стационаров и участков менее регулярных учетов грызунов по комплексу эколого-зоогеографических характеристик представлены на рис. 95. Согласно этому анализу мы построили иерархическую классификацию населения по трём рангам сходства (районы, подрайоны и провинции):

Район 1. Предуралье и Северное Зауралье – население грызунов Волго-Уральского междуречья (Северо-Приуральская часть области) и сухостепной части Северного Зауралья). Подрайон 1.1. Северно-Зауральский – население грызунов северных сухо-степных районов Северного Зауралья). *Провинция 1.1.1.* – Северное Зауралье (табл. 17). Подрайон 1.2. Северо-Приуральский – население грызунов северных и центральных, прилежащих к р. Урал участков глинистой полупустыни Волго-Уральского междуречья (Зелёновский р-н с окрестностями и Чапаевский стационар). *Провинции:* 1.2.1. Зелёновская – население грызунов Зелёновского и окрестных районов, северная полупустыня с разливами (табл. 2, вверху); 1.2.2. Чапаев – население грызунов окрестностей Чапаевского стационара, прилежащие к пойме р. Урал участки центральной полупустыни (табл. 18); Подрайон 1.3. Средне-Приуральский – население грызунов Средне-Предуральского участка южной глинистой полупу-

Таблица 17. Население грызунов подрайона 1.1. Северное Зауралье.

№ на карте	Т		Ш				Степные								Пустынные				К		И	
	<i>Cl gl</i>	<i>Mic arv</i>	<i>Mm min</i>	<i>Syl ur</i>	<i>Syl flav</i>	<i>Ap agr</i>	<i>Sp pyg</i>	<i>Sp maj</i>	<i>Mar bob</i>	<i>Sic sub</i>	<i>All maj</i>	<i>Cr cr</i>	<i>Alc ev</i>	<i>Crl mig</i>	<i>Lag lag</i>	<i>Sp ful</i>	<i>St tel</i>	<i>Pyg pum</i>	<i>El tal</i>	<i>Mus mus</i>	<i>Cas fib</i>	<i>Arv amf</i>
Степи																						
1	–	Hз	Hз	Hдз	–	–	С	Сз	Яз	Hз	С	Cn	С	Н	Н	Hз	Н	Я,М	Н	+	–	–
2	–	Вз	Hз	–	–	–	Н	Н	–	–	Н	+	Н	Н	С	Hn	В	+	Н	Vn	–	–
Долинные комплексы																						
3	+	С	+	С	?	–	С	–	–	Н	–	С	–	–	–	–	–	+	Н	С	Н	В

Обозначения – см. во введении к разделу

Таблица 18. Население грызунов подрайона 1.2. Северное Приуралья; провинции 1.2.1. Зелёновская (вверху) и 1.2.2. Чаплев (внизу)

№ на карте	Таяжные			Ш			Степные										Пустынные						К			Инграональные		
	Sic bet	Cl gl	Mic oec	Mic arv	Mit tin	Syl wr	Ar agr	Sp pyg	Sp maj	Sic sub	A maj	Cr cr	Ale ev	Lag lag	Mic soc	Sp ful	St tel	Al el	Pyg pum	El tal	Mus mus	Rat nor	Cas fib	Ond zib	Arv anf			
4	Нд, Л	Нд, Л	Нд, Л	C	Вдд	Явд	И	Вч	Сч	Нч, М	Н	Нч	Вдч	Н	Нч!	-	Нч	-	Сч	Сч, М	Нч	B	Я	Нв	Нв, Л	Св		
5	-	Нд	-	C	Нч	С	И	Сч, М	+	И	Н	Сч	Ндч	-	Нч!	-	Нч	-	Сч	Сч	Нч, М	B	С, Р	Нв	Св			
Сухоэрозноравно-чернопочвенные сообщества в комплексе с типчиково-кочкельными, в понижениях - с луговыми и тростниковыми																												
6	-	-	-	Сз	?	-	-	?	-	Св	С	Св	C!	Н	-	-	-	-	-	-	Я	C	-	-	Св			
7	-	-	-	C	?	Сд	-	B	-	Нз	Нз	Н	Нз,!	-	Нз	+	Н	Нз	-	Нз	-	C	-	-	С			
Долинные комплексы (пойма р. Урал)																												
8	-	С	+	Н	Н	С	И	+	-	Н	С	Н	Н	-	-	-	+	Н	-	-	C	С	Н	-	Н			

№ на карте	Широколиственно-лесные					Степные										Пустынные										К			Инграональные		
	Cl gl	Mic arv	Mit tin	Syl wr	Syl flav	Ar agr	Sp pyg	Sp maj	Sic sub	A maj	Cr cr	Ale ev	Cr ting	Lag lag	Sp ful	St tel	St tel	Al el	Pyg pum	El tal	Mer tam	Mer mer	Mer lib	Rh op	Mus mus	Rat nor	Cas fib	Ond zib	Arv anf		
9	-	Сз	Яв	Яв	-	-	C	-	Яв	С	Св	Н	-	C!	+	-	Н	Н	Я	Н	Н	-	-	-	C	-	-	Св			
10	-	?	?	Яв	-	-	Нз	-	Нз	Н	Н	-	-	Нз	-	?	-	Нз	-	Нз	-	-	-	C	-	-	С				
11	-	-	-	Яв	-	-	Н	-	Яв	С	-	Н	Н,!	Нн	-	-	С	Н	Я	Сн	-	-	-	C	-	-	Н				
12	-	Сз	Яв	Яв	-	-	C	-	Нв	С	-	Н	Н,!	Яч	-	-	С	Н	Я	Сн	-	-	-	C	-	-	Н				
Долинные комплексы (пойма р. Урал)																															
13	Н	Н/С	Н	C	Н	И	+	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Нн	+	+	+	Сн	+	Л	-	-	-	C	С	Н	+	С			
14	-	Н	Н	C	-	-	Н	-	Н	Н	Н	Н	Вн	-	Вн	-	С	-	Вн	И	+	+	+	Р	C	-	-	C			

Таблица 19. Население грызунов подрайонов 1.3. Средне-Приуральский и 1.4. Западный.

№ на карте	Ш			Степные							Пустынные							К	И					
	Mic arv	Mm min	Syl ur	Ap agr	Sp pug	Sic sub	All maj	Cr cr	Acr ev	CrI mig	Lag lag	Mic soc	Sp ful	Dip sag	St tel	All el	Pug pit			El tal	Mer tam	Mer mer	Rh op	Mis mus
<p>Преимущественно печанопольные сообщества (15, 16, 20, 23), белополенные и мягlikово-белополенные (17, 18, 19) в комплексе с чернополенными (21), с участием псаммофильного разнотравья; по барханам - кустарниковые заросли</p>																								
15	-	-	He	-	Cn	Cl	+	-	*	H	-	?	C	Hn	H	+	+	H	C	H	-	H	Ce	
16	He	-	-	-	Hn	Hn	Hn	-	Hn	H	Hn!	-	H	C	H	Hn	Hn	Hn	C	C	-	C	-	
17	He	-	-	-	-	Hn	Hn	-	Hn	H	Hn!	-	H	C	H	Hn	Hn	Hn	C	C	-	C	-	
18	Ce	-	-	-	Hn	Hn	Cl	-	Hn	H	Hn!	-	H	C	H	Hn	Hn	Hn	C	C	H, P	C	He	
19	-	-	-	-	Hn	Hn	Hn	-	+	H	Hn!	-	Hn	H	Hn	Hn	Cl	Cl	C	H	-	H	-	
20	Hn	-	-	-	-	Cl	Cl	-	-	C	H!	-	C	C	-	Hn	Hn	Hn	C	H	-	H	-	
21	-	-	-	-	-	?	+	-	-	H	-	C	C	?	-	+	+	H	C	Hn	-	H	-	
22	Hn	-	*	*	I	Hn	Hn	Hn	*	H	Hn!	-	C	C	*	C	C	Hn	V	B	-	H	-	
23	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	H	V	-	Я	C	Hm	C	B	-	H	-	
<p>Пустынные польноно-типчакково-ковыльные степи, в 27 местах кустарниковые и колосняковые заросли</p>																								
24	C3	Ye	He	-	V	Ye	H	Ce	Ce	-	C!	C!	-	-	-	-	-	Я	Hч	-	-	C	Ce	
25	C3	Ye	Ye	-	V	Ye	C	Ce	-	-	C!	-	Яn, Л	-	-	+	H	Я	-	-	-	C	Be	
26	-	-	Ye	-	H	-	C	-	He	-	C	H, Л!	-	-	-	H	-	Я	Cn	-	-	C	-	
27	-	?	Ye	-	H	Ye	C	He	?	H	C	H!	?	-	-	-	H	Я	-	-	-	C	Ce	
28	-	-	?	-	*	?	C	-	-	-	H	?	Яn	-	?	+	H	Я	Hn	-	-	C	Ce	
<p>Долинные комплексы и бессточные понижения с галофитными лугами, тростниками и камышом; кустарники по урзу воды</p>																								
29	H	?	C	-	He	He	He	H	-	-	-	-	-	-	-	-	C	-	-	-	H	-	C	?
30	H	?	C	-	He	He	He	-	H	-	-	?	-	-	+2	+2	C	He	-	-	H	-	C	?
31	-	-	C	-	He	He	He	H	H, Л	-	-	H, Л!	-	-	+2	+2	?	-	-	-	H	-	C	Ce

Таблица 20. Население грызунов района 2. Среднее и Южное Зауралье. Подрайоны 2.1. Джам-бейта (вверху) и 2.2. Южное Зауралье (внизу)

№ на карте	Ш			Степные							Пустынные							К	И				
	<i>Mic arv</i>	<i>Mm min</i>	<i>Syl ur</i>	<i>Sp pyg</i>	<i>Sp maj</i>	<i>Sic sub</i>	<i>All maj</i>	<i>Cr cr</i>	<i>Acr ev</i>	<i>Cr1 mig</i>	<i>Lag lag</i>	<i>Sp ful</i>	<i>St tel</i>	<i>All el</i>	<i>Pyg pum</i>	<i>Pyg pl</i>	<i>Spl ur</i>			<i>El tal</i>	<i>Mer mer</i>	<i>Mer tam</i>	<i>Rh op</i>
Белополынно-чернополынные на перевыпасах степи (32, 33) и чернополынные солонцы (34)																							
32	+	-	-	В	<i>Bz</i>	-	С	-	С	Н	Н	Н	С	С	Н	Н	-	Н	-	-	-	С	-
33	-	-	-	В	<i>Bz</i>	-	С	-	С	Н	Н	Н	С	С	Н	Н	-	Н	-	С	-	С	-
34	-	-	-	Я	<i>Hз</i>	Н	Н	-	-	Н	Я,1	Я,М	-	-	-	-	-	Н	-	-	-	-	-
Комплекс злаково-полынных солончаковых пустынь и дерновинно-злаковых глинистых степей																							
35	-	-	-	Н	-	С	-	С	Н	-	Н	С	С	С	С	-	Н	-	+	С,Р-	-	-	-
36	+	-	-	Н	-	С	-	С	Н	-	Н	С	С	С	С	-	Н	-	+	+	-	-	-
37	+	-	+	Н	С	-	Н	-	С	Н	-	Н	С	С	С	С	-	Н	+	+	+	-	-
38	-	-	-	Н	<i>?n</i>	Н	-	Н	Н	С	<i>Hn</i>	В	+	+	?	Н	Н	-	С	-	<i>Bn</i>	-	-
39	-	-	-	Н	-	Н	-	Н	Н	С	<i>Hn</i>	В	+	+	?	Н	Н	+	С	-	<i>Bn</i>	-	-
Поймы, плесы пересыхающих рек																							
40	С	Н	С	-	+	Н	-	С	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	С	В	-
41	С	Н	С	-	-	Н	-	С	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	„Л	+	„Р-	С	В

№ на карте	Ш			Степные						Пустынные							К	И					
	<i>Mic arv</i>	<i>Syl ur</i>	<i>Ap agr</i>	<i>Sp pyg</i>	<i>Mar bob</i>	<i>All maj</i>	<i>Acr ev</i>	<i>Cr1 mig</i>	<i>Mic soc</i>	<i>Sp ful</i>	<i>St tel</i>	<i>All el</i>	<i>Pyg pum</i>	<i>Pyg pl</i>	<i>El tal</i>	<i>Mer tam</i>			<i>Mer mer</i>	<i>Mer tib</i>	<i>Rh op</i>	<i>Mus mus</i>	<i>Arv amf</i>
Злаково-полынные и дерновинно-злаковые северные пустыни на глинистых равнинах																							
42	-	Н	-	-	+	С	С	Н	+	Н	С	С	С	С	Н	С	Н	-	С,Р	+	-	-	-
43	-	„М	-	Н	-	С	С	Н	+	Н	С	Н	С	С	Н	С	-	-	Н,Р	+	-	-	-
44	-	-	-	Н	-	С	С	Н	Н	Н	С	Н	С	Н	Н	С	-	Н,Р	В ,Р	+	-	-	-
45	-	-	-	Н	-	С	С	Н	Н	Н	С	Н	С	Н	Н	С	Н	Н,Р	С ,Р	+	-	-	-
Долинные комплексы (тростниковые заросли и галофитные злаковые луга)																							
46	<i>Hл</i>	С	<i>*ч</i>	-	-	С	+	+	-	-	-	-	-	-	С	*	Н,Р	В ,Р	С	С	Н	-	-
47	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	Н,Р	Н,Р	С	С	В	-	-

стыни и северных песчаных пустынь центра и севера Волго-Уральских песков (табл. 19), номера на карте 15–23). *Провинции: 1.3.1.* Фурмановская – население грызунов Казталовского и восточной части Фурмановского стационара, центральные полупустынные районы); *1.3.2.* Калмыково – население грызунов глинистых полупустынь юго-востока Волго-Уральского междуречья (стационар Калмыково); *1.3.3.* Урда – население грызунов западной окраины Волго-Уральских песков (стационар Урда); *1.3.4.* Джангала – население грызунов северных окраин, севера и центра Волго-Уральских песков. Подрайон 1.4. Западный – население грызунов западной глинистой полупустыни Джаныбекского поднятия к востоку до течения р. Малый Узень (табл. 3, номера на карте 24–31). *Провинция: 1.4.1.* Джаныбек.

Район 2. Среднее и южное Зауралье – население грызунов Средне- и южно-Зауральского участка области (табл. 20). Подрайон 2.1. Джамбейта – население грызунов северной части глинистой полупустыни Зауралья (окрестности стационара Джамбейты). *Провинция 2.1.1.* Джамбейта. Подрайон 2.2. Южное Зауралье – население грызунов глинистых и песчаных пустынь юго-восточной части области). *Провинция 2.2.1.* Южное Зауралье.

В Предуралье и Северном Зауралье наибольшим своеобразием населения грызунов, как показал кластерный анализ, отличается подрайон сухой степи 1.1., затем следует подрайон западной глинистой полупустыни 1.4., а остальные более сходны друг с другом, особенно участки центральной и южной части Волго-Уральских песков в пределах подрайона 1.3. (рис. 95).

Выделено 47 вариантов населения, различающихся набором и соотношением численностей составляющих их видов. Видовой состав каждого варианта населения, а также основные популяционные характеристики отдельных видов даны в таблицах 1–4. Варианты населения сгруппированы в эти таблицы согласно классификации населения, полученной в результате кластерного анализа. Каждый вариант населения упомянут только в одной из таблиц, хотя в некоторых случаях может встречаться на территории нескольких подрайонов (например, пахотные земли – на карте № 5 – включены в описание населения Северно-Приуральского подрайона, хотя встречаются и в Северно-Зауральском подрайоне). Наибольшее количество видов грызунов отмечено в северной части региона: в пойме р. Урал (№ 13–25 видов) и на сельскохозяйственных землях (на карте № № 4 и 5 – по 24 и 20 видов соответственно). В каждом из других выделов обитает не более 18 видов. Наименьшее количество (по 8 видов) в чернополянных солонцах на восточной окраине ЗКО (№ 34) и в пойме Уила (№ 47). Отмечено 12 видов грызунов, которые доминировали в населении тех или иных частей ЗКО области. Из них чаще других в число доминантов входили малый суслик, емуранчик, тамарисковая песчанка и домовая мышь.

Итак, фаунистический список грызунов Западно-Казахстанской области состоит из 36 видов, но нет ни одного, встречающегося повсеместно. Наибольшее видовое разнообразие (20–25 видов) отмечено на севере региона: в пойме р. Урал и на пахотных землях; наименьшее (8 видов) – на юго-восточных окраинах.

По комплексу экологических и зоогеографических признаков с помощью кластерного анализа на территории области выделено 2 района, 6 подрайонов и 10 провинций. Наиболее сложной структурой характеризуется население грызунов Средне-Предуральского подрайона, объединяющего южные глинистые полупустыни, северные песчаные пустыни центра и севера Волго-Уральских песков.

Составленная карта населения грызунов содержит многоплановую характеристику населения грызунов различных частей Западно-Казахстанской области. Она характеризует состав населения, доминирующие виды, численность каждого вида и некоторые аспекты ее динамики. Использование в процессе ее создания ГИС-технологий, позволяет анализировать разные аспекты размещения грызунов, в том числе составлять для каждого из видов грызунов карты региональных ареалов с оценкой их пространственной структуры. Общее разнообразие населения ЗКО охарактеризовано 47 вариантами населения, различающихся по видовому составу и соотношению численностей слагающих их видов.

3.4.4. Характеристика выделов

Характеристика выделов и изменение разнообразия населения грызунов внутри каждой провинции даны в соответствии с составленной нами картой населения грызунов (рис. 96). Показатели численности касаются многолетних средних: для сусликов – экз./га при пробуждении, для тушканчиков – экз./га или экз. на 10 км ночного учёта с автомобиля в весенне-летний период, для остальных грызунов во время осенних учётов (мелких грызунов в числе зверьков на 100 лс учётов ловушками Геро, для песчанок в экз./га осенью). Происхождение видов дано по Афанасьеву (1960) с дополнениями: северо-евразийское (С-Е); европейское (Е), восточное и юго-восточное (В) и прочее. По экологическому облику рассматривали: лесные виды, включая лесостепные (Л); степные (С), полупустынные (Пп), пустынные (П) и прочие.

Район 1. Население грызунов Волго-Уральского междуречья и Северного Зауралья. Располагается в северной части ЗКО как на правом, так и на левом берегу Урала, южнее с. Чапаев – только на правом берегу. Характеризуется максимальной долей видов северо-евразийского (19–29.4%) происхождения, повышенной – европейского (8–17.6%) и минимальной – восточного (41.2–57.1%). Максимальна доля лесных видов (12–29.4%), средняя – степных (8.3–16.7%) и полупустынных видов (23.4–36.4%), а пустынных – ниже среднего (до 23.8%). Включает 4 подрайона.

Подрайон 1.1. Северное Зауралье. Население грызунов Илекского сухо-степного и Северного полупустынного припойменного районов. Единственная часть района, расположенная на левом берегу Урала. По сравнению с подрайонами 1.2. и 1.3. характеризуется максимальной долей видов северо-евразийского и европейского происхождения (29.4 и 17.6% соответственно), минимальной долей – южного и юго-восточного (41.2%). Здесь максимальна доля лесных видов (29.4%), довольно много – степных (11.7%), относительно мало полупустынных (23.4%) и минимальная доля пустынных видов (11.7%). В подрайоне встречаются малый и большой суслики, местами байбак. Плотность малого суслика от

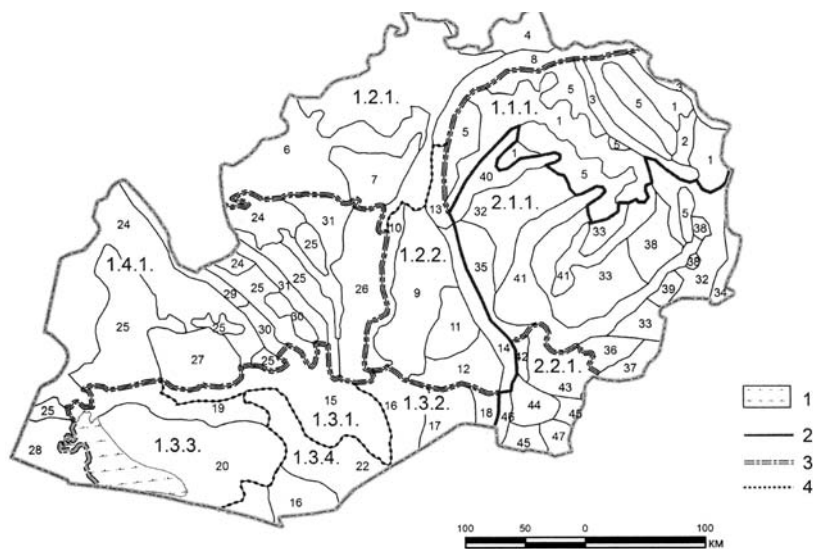


Рис. 96. Карта населения грызунов и зоогеографическое районирование Западно-Казахстанской области (по Окуловой с соавт., 2014а). Условные обозначения: 1 – 47 – номера вариантов населения грызунов (в соответствии с табл. 17 – 21). 1.1.1 – 2.2.1. – номера зоогеографических провинций. В легенде: 1 – постоянное население грызунов отсутствует; границы: 2 – зоогеографических районов; 3 – подрайонов; 4 – провинций.

высокой до средней (более 20 экз./га). Численность домовая мыши средняя (4–5 на 100 лс). В поймах мелких рек, по сравнению с такими же биотопами в других частях области, повышена доля обыкновенной полёвки и малой лесной мыши, относительно велика доля рыжей полёвки. Среди тушканчиков доминирует большой тушканчик (около 75% среди всех тушканчиков), среди хомяков и хомячков – обыкновенный хомяк. Зоологическая изученность недостаточна. Включает одну провинцию.

Для Северного Зауралья характерны различные варианты степей и долинных комплексы. В дерновинно- и корневищно-злаковых выпасаемых степях (на карте выдел № 1). доминирует малый суслик при среднем уровне его численности, значительна роль хомячка Эверсмманна, большого и малого тушканчиков. В сухостепном участке севернее р. Утва (№ 2) доминирует емуранчик (высокая численность), заметна роль степной пеструшки. В тростниково-камышовых зарослях пойм рек Илек и Утва с лугами, кустарниками и тополево-ивовыми лесами (местами с дубом) (№ 3) доминируют водяная полевка и малая лесная мышь. Обычна домовая мышь. Средней численности достигает обыкновенная полевка, а из степных видов малый суслик и обыкновенный хомяк. Кроме того, присутствуют таежные (рыжая полевка) и пустынные виды (тарбаганчик, слепушонка). Часть степей распахана (№ 5), и доминирующим видом становится домовая мышь, содоминантом – обыкновенная полевка. На фрагментах целины среди полей сохраняются типичные для региона степные и пустынные виды грызунов.

Подрайон 1.2. Северное Приуралье. Население грызунов северных и центральных, прилежащих к реке Урал участков глинистой полупустыни Волго-Уральского междуречья. Здесь отмечена близкая к максимальной по области доля видов северо-евразийского и европейского происхождения (27.5 и 15.7% соответственно), близкая к минимуму доля видов южного и юго-восточного происхождения (43.1%). Довольно велика доля лесных видов (23.5%), максимальна – степных (15.7%), близкая к минимуму доля полупустынных (25.5%) и пустынных (13.7%). Включает 2 провинции.

Провинция 1.2.1. Зелёновская. Население грызунов северной глинистой прикаспийской полупустыни (Зелёновский, Каменский районы – северная часть Узенско-Чижинских разливов). Здесь доля северо-евразийских и европейских форм близка к максимуму, а южного и восточного происхождения – к минимуму. Максимальна доля степных видов, близка к максимуму лесных, средняя – полупустынных, близка к минимуму – пустынных (табл. 1). Численность малого суслика высока (более 20 экз./га) и имела до 80-х годов XX века положительный, а позже – отрицательный многолетний тренд. Большого суслика немного. Численность домовая мыши в природе может быть относительно устойчивой и довольно высокой, колеблется в пределах от 5 до 19, обыкновенной полёвки относительно много – около 2 на 100 лс. Численность тушканчиков относительно низка (0,2–0,4 экз./га), среди них доминирует большой (76%), реже встречаются емуранчик или тарбаганчик (по 11–12%). В южной части преобладают малый тушканчик и тарбаганчик – по 34–36% от всех тушканчиков). Наблюдается максимальное обилие степной мышовки. В 50-х гг. XX в. была отмечена устойчивая и довольно высокая численность степной пеструшки на разливах. Среди хомяков и хомячков чаще встречается обыкновенный хомяк, хомячок Эверсмманна довольно редок. Имеются остатки поселений байбака, почти исчезнувшего.

Значительную площадь занимают сообщества с доминированием домовая мыши и обыкновенной полёвки на пахотных землях (№ № 4 и 5). По вкраплениям древесной и кустарниковой растительности встречается рыжая полевка, малая лесная мышь, а на севере области (№ 4) полевка-экономка и лесная мышовка. Численность малого суслика на разнотравно-злаковых степных целинных участках по балкам на севере области (№ 4) высокая, южнее (№ 5) – средняя. Численность большого суслика в местообитаниях с обилием злаков местами средняя. В результате распашки исчезает сурок, сохраняясь в полевных понижениях среди полей на севере области (№ 4). Иначе распределен большой тушканчик: его численность немного выше по фрагментам целины на юге пашен (№ 5). Условия для малого тушканчика в этой провинции благоприятны, и иногда он доминирует среди тушканчиков. Обычна степная мышовка. Емуранчика и полевую мышь отмечали до 1960 г. Серая крыса на рубеже веков достигла средней численности и расселяется.

Среди населения грызунов ксерофильных растительных сообществ выделено 2 варианта (**№ № 6 и 7**). В западной части (**№ 6**) доминирует домовая мышь и временами степная пеструшка, численность которой в годы массовых размножений поднимается до высокой. Доля обыкновенной полевки невысока. Малого суслика мало. К юго-востоку (**№ 7**) видовое разнообразие меняется: не регистрировали слепушонку и общественную полевку, но отмечали малую лесную мышь, желтого суслика и тарбаганчика. Кроме того, юго-восточная часть характеризуется доминированием и высокой (до 40 экз./га) численностью малого суслика. Среди тушканчиков преобладают малый и тарбаганчик, обилие невысоко (0.3 экз./га). Численность мелких грызунов также невелика (4.8 экз. на 100 лс), доминирует домовая мышь, иногда обыкновенная полевка, достигающая в годы пиков численности среднего уровня, или хомячок Эверсмана, доля которого изредка достигает четверти отловленных грызунов. Водяная полевка обычна по широко представленным луговым понижениям.

В пойме р. Урал (преимущественно широтная часть его течения – **выдел 8**) доминирует малая лесная и в некоторые годы домовая мышь. Уровень численности всех мышевидных грызунов средний (9.6 на 100 лс). Доля малой лесной мыши среди них – 69.2%, рыжей полевки и домовой мыши по 14.5%, но в отдельные годы роль домовой мыши возрастает. Обитает, хотя и не в большом числе, бобр. Численность большого тушканчика средняя, тарбаганчик и степная мышовка редки. Еще ниже численность обыкновенных полевков, обыкновенных хомяков, хомячков Эверсмана и водяных полевков. Полевая мышь исчезла после 1960 г.

Провинция 1.2.2. Чапаев. Население грызунов северной глинистой прикаспийской полупустыни с разливами в междуречье Кушума и Урала. Провинция характеризуется средними по области соотношениями долей видов, сгруппированных как по происхождению, так и по экологическому облику. Многолетний тренд численности малого суслика аналогичен таковому в провинции 1.2.1. Основная часть занята населением с доминированием малого суслика, домовой мыши и степной пеструшки в пустынных типчаково-ковыльных степях (**№ 9**). Численность этих видов – средняя, но межгодовые колебания численности пеструшки более резкие: от низкой, до высокой в годы массового размножения. Численность мышевидных грызунов около 4.4 на 100 лс, доля домовой мыши – 40.7%. Жёлтый суслик немногочислен, живёт на валах по берегам гидротехнических сооружений (каналов, водохранилищ). Большого суслика нет. Среди тушканчиков при средней численности преобладает большой тушканчик. Тарбаганчик и малый тушканчик малочисленны. Встречаются хомячок Эверсмана, тамарисковая песчанка. У водоёмов поддерживается средняя численность водяной полевки и ондатры, в луговых западинах – обыкновенных полевков.

В окружающих степных местообитаниях, сочетающихся со злаковыми и тростниковыми низинами, доминирует домовая мышь (**№ № 10, 11, 12**), на юго-востоке провинции (**№ 12**) вместе с малым сусликом. Степная пеструшка, которой обычно немного, может в отдельные годы достигать высокой численности. Большие площади начинает занимать водяная полевка. Тамарисковая песчанка здесь встречается не так широко, преимущественно по участкам песков в разной степени задернованных и опесчаненным гривам. В юго-восточной части (**№ № 11, 12**) повышается до среднего уровня численность малого тушканчика, нет обыкновенного хомяка, но встречается серый хомячок. В населении северного из этих двух вариантов (**№ 11**) нет обыкновенной полевки и мыши малютки. По Кушуму (**№ 11**) не отмечены степная пеструшка, малый тушканчик, слепушонка.

В эту провинцию мы включили также население поймы р. Урал (большая часть его меридионального течения) с доминированием водяной полевки, малой лесной мыши и периодически домовой (**№ № 13 и 14**). Высокое видовое богатство пойменного населения, участие в составе доминантов малой лесной мыши, небольшие, хотя и имеющиеся, различия населения разных берегов Урала, стали причиной проведения границы между районами по восточной границе пойменного выдела, т. е. в провинцию Чапаев мы включили оба берега обсуждаемой части р. Урал. При этом нужно отметить экотональный характер границы высокого ранга и возможность ее проведения по руслу р. Урал.

В пойме (№ № 13 и 14) при низкой численности встречаются как лугово-лесные виды: мышь-малютка, обыкновенная полёвка, так и степные: малый суслик, большой тушканчик, степная мышовка, хомячки серый и Эверсмманна, обыкновенный хомяк. По фрагментам песков с юга проникают пустынные виды: желтый суслик, тамарисковая песчанка, достигающая местами (№ 14) высокой численности (8.2 в правобережной и 8.8 экз./га в левобережной пойме), и редкая полуденная песчанка. Северная часть поймы р. Урал довольно широкая и лесистая (№ 13). Сюда с севера по лесам и кустарникам проникают рыжая полёвка и желтогорлая мышь, до 1972 г. встречалась полевая мышь. Изредка встречаются большой суслик, серая крыса, бобр и ондатра, которые не обитают в других частях этой провинции. На самом юге отмечена пойма степного сурка (2 экз.). Численность мышевидных грызунов в этой части поймы (№ 13) высокая (до 18.4 на 100 лс). Доминирующая малая лесная мышь составляет в отловах 66.5%, домовая мышь доминирует не ежегодно. Доля обыкновенных полёвок немного больше, чем в соседних выделах (22.4%), их численность меняется от низкой до средней. Наблюдается сильное антропогенное воздействие. На бахчах преобладает домовая мышь, реже – малая лесная; в бурьянах наиболее обычны малая лесная мышь и обыкновенная полёвка, на сенокосах встречаются степная пеструшка, обыкновенные полёвки. В населении грызунов южной части поймы (№ 14) постоянные доминанты – домовая мышь и водяная полёвка, доля малой лесной мыши снижена. Численность малого суслика не имеет многолетнего тренда и снижена в припойменных участках до 9.8. Численность жёлтого суслика высока, достигает 9.1 экз./га, тамарисковых песчанок – около 8 экз./га, в последние годы больше. Численность тушканчиков средняя, иногда высокая, около 1.2 экз./га, преобладают большой и малый тушканчики (по 44–46% от всех тушканчиков), доля последнего к югу возрастает. Полуденные песчанки после 1960 г. почти перестали встречаться, но стали проникать большие и краснохвостые песчанки.

Подрайон 1.3. Средне-Приуральский. Население грызунов Средне-Приуральского участка южной глинистой полупустыни и северной песчаной пустыни центра и севера Волго-Уральских песков. Население грызунов характеризуется минимальной долей видов европейского происхождения (8.7%), средним – северо-евразийского (23.9%) и восточного или юго-восточного происхождения (53.3%). Здесь минимальна доля степных видов (9.8), близка к минимуму доля лесных (15.2%), максимальна доля полупустынных видов (33.7%), отмечена средняя доля пустынных видов (20.7%). Численность малого суслика имеет отрицательный многолетний тренд. Чем ближе к югу, тем ниже численность малого суслика, тем раньше начался многолетний спад численности, тем глубже современная её депрессия. Подрайон включает 4 провинции.

Провинция 1.3.1. Новая Казанка. Приурочена к переходной полосе от глинистой пустыни к северной части Волго-Уральских песков. В населении грызунов (**выдел 15**) доминирует тамарисковая песчанка, которая достигает здесь среднего уровня численности (6.9 экз./га) и составляет около 77% населения малых песчанок. Плотность обеих песчанок составляет 9 экз./га. Тушканчиков немного (около 0.2 экз./га), малый преобладает на плотных грунтах, а мохноногий – в песках. Численность желтого суслика средняя (2.4 экз./га), слепушонки, серого хомячка – низкая. Хомячок Эверсмманна встречался в 1930–1940-х гг., позже исчез. Малого суслика немного (10 экз./га), лишь локально он достигает среднего уровня. Степная мышовка имеет среднюю численность. Возле Камыш-Самарских озёр преобладает домовая мышь, реже – лесная, доля которой возрастает при росте увлажнения, относительно много водяной полёвки (около 11 экз. на 1 км береговой линии)

Провинция 1.3.2. Калмыково. Население грызунов южной глинистой полупустыни и северо-восток Волго-Уральских песков. Здесь относительно велика доля северо-евразийских видов при близкой к минимуму доле видов европейского происхождения; средняя доля видов южного и юго-восточного происхождения. Минимальна доля степных форм, близка к максимуму доля полупустынных; средние доли наблюдаются для пустынных и лесных форм.

На стационарах этой провинции: Кзыл-Капкан (**выдел 16**) и Байгазы (**выдел 17**) закреплённые мелко-бугристые пески чередуются с участками равнинной супесчаной полупу-

стны с относительно малой долей разбитых песков, тогда как Калмыково (**выдел 18**) расположено в ландшафте глинистой южной полупустыни. Население грызунов различных частей провинции (№ № **16, 17, 18**) во многом сходно. Видовой состав различается незначительно: малый суслик отмечен в краевых частях провинции (№ № 16 и 18), а на востоке (№ 18) встречается водяная полевка и проникла большая песчанка. Доминирует везде тамарисковая песчанка (70–78% среди песчанок). Суммарная численность малых песчанок сниженная (5–7 экз./га) и довольно неустойчивая, особенно полуденной. Заметную роль играют тушканчики, из которых преобладает мохноногий (58%). Плотность всех тушканчиков от 0.1–0.2 до 1.25 на га. Численность большого и малого тушканчиков увеличивается к востоку провинции (№ 18). Емуранчик и тарбаганчик редки, хотя последний местами составляет до 15% среди тушканчиков. Из мышевидных грызунов повсеместно регистрировали домовую мышь. Ее численность снижена до 1–7 на 100 лс, на востоке провинции чуть выше. Типична степная пеструшка, дающая периодически небольшие и изредка – высокие всплески численности. Реже встречаются обыкновенные полёвки, заселяя заросшие участки, их численность – 1.5 на 100 лс. Во влажных местообитаниях востока провинции (№ 18) они могут достигать средней численности, водяных полёвок немного. Численность серого хомячка, предпочитающего участки мелко-бугристых песков и хомячка Эверсмана, заселяющего степные песчаные участки (ашики), низка. Последний вид на востоке провинции (№ 18) встречается локально. Жёлтый суслик всюду немногочислен, и лишь на востоке провинции (№ 18) локально отмечают среднюю численность. Малые суслики заселяют ашики. К концу XX в. их численность снизилась от 10–15 до 3–7 экз./га, а позже они – на грани исчезновения. В центре провинции (№ 17) малых сусликов не отмечали, в восточной части (№ 18) численность низкая, но устойчивая.

Провинция 1.3.3. Урда. Население грызунов западной части Волго-Уральских песков. Здесь довольно мала доля видов северо-евразийского и европейского происхождения, средняя доля видов южного и юго-восточного происхождения. Доля полупустынных форм близка к максимуму, а лесных форм – к минимуму. Прочие экологические группы встречаются в среднем соотношении.

В этой провинции на территории ЗКО выделено 2 варианта населения грызунов, приуроченных к участкам псаммофильного разнотравья в составе преимущественно белопопынных северных пустынь (**выдел 19** – северная часть провинции) или песчанополынных (**выдел 20** – центральная часть). На западе провинции расположен огромный солончак, он и его ближайшие окрестности лишены постоянного населения грызунов. Видовой состав обоих вариантов населения сходен, за исключением хомячка Эверсмана и емуранчика, отмеченных в северной части провинции (№ 19) и обыкновенной полевки, обнаруженной в ее центральной части (№ 20). Сходны они также доминированием тамарисковой песчанки: На севере (№ 19) ее доля среди песчанок 87.4%, а в центральной части (№ 20) чуть выше (88–90% при среднем обилии обеих песчанок 6.3 экз./га). Центральная часть провинции (№ 20), приуроченная к развиваемым бугристым пескам, отличается более высокой, чем на севере (№ 19), численностью практически каждого из обитающих видов, кроме тарбаганчика и слепушонки, которые к югу встречаются реже, и повсеместно малочисленных домовая мышь, полуденной песчанки и степной пеструшки. Последняя появляется локально в годы разлитых пиков численности. Малый суслик довольно обычен, достигая местами средней численности 8–18 экз./га (в выделе 19 его поселения локальны). Жёлтый суслик обитает при средней численности. Среди тушканчиков доминируют большой и малый (по 46–47% от всех тушканчиков), их численность местами достигает 3 экз./га. В участках песков отмечено доминирование, но невысокая численность мохноногого тушканчика (0.14 экз./га). Общая численность мышевидных грызунов низка (0.96 на 100 лс). Домовой мыши в природе меньше, чем где бы то ни было.

Провинция 1.3.4. Джангала. Население грызунов переходной части от южной полупустыни к северу песков и центра Волго-Уральских песков. Новая Казанка, Сасык-Тай, Новый Уштаган, Айбас. Юг Джангалинского района и север Гурьевской области. Для провинции характерна малая доля европейских форм, но близкая к максимуму доля видов

северо-евразийского происхождения; доля южных и юго-восточных форм средняя. Отличается максимальной долей полупустынных видов, малой долей степных и средней всех прочих.

Характерна высокая численность малых песчанок (9.3 экз./га), среди них часто преобладает полуденная песчанка (30–60% среди песчанок), ее доля нарастает от окраин (23–30%) к центру песков (40–53%, а в выделе № 22: 50–60%). Другой значимый вид – мохноногий тушканчик (0.4 экз./га и 74.8% среди тушканчиков). Численность малого суслика до 1960-х гг. была низкой, местами по глинистым останцам среди пустыни средней (10 экз./га), до 1970–80 гг. имела отрицательный многолетний тренд, после чего малый суслик исчез, изредка встречаясь в относительно небольшом пятне с несколько иным населением (**выдел № 16**, см. характеристику в 1.3.2.). Жёлтый суслик при почти повсеместном распространении имеет среднюю численность (4.3 экз./га). Отмечена средняя, местами низкая, численность тарбаганчика и малого тушканчика, низкая – большого тушканчика и степной мышовки. Численность мышевидных грызунов низкая (1.72 на 100 лс). Повсюду встречается серый хомячок, во влажных биотопах преобладает домовая мышь, а в песках велика доля обыкновенных полёвок. Чаше, чем в других провинциях, встречается степная пеструшка, которая изредка может давать вспышки численности. Обыкновенный хомяк отмечен в антропогенных биотопах (плантации, огороды). В 1-й половине XX в. отмечали полевую и малую лесную мышей, хомячка Эверсмманна, муранчика.

Подрайон 1.4. Западный. Население грызунов западной глинистой полупустыни Джаныбекского поднятия к востоку до течения реки Малый Узень (Джаныбекский, Казталовский и запад Фурмановского района). Самый западный из подрайонов. Характерна несколько более низкая, чем в среднем по области, доля видов восточного и юго-восточного происхождения (45%) при слабо повышенной или близкой к средней доле остальных форм. Максимальна доля полупустынных видов (35%), лесных – чуть выше среднего значения (20%), степных и пустынных – минимальна (по 10%). Кривая многолетнего тренда численности малого суслика такая же, как в подрайоне 1.2.2., но спад численности начался позже и был не столь глубоким. Везде в природных биотопах доминирует домовая мышь, численность её средняя. Включает 1 провинцию.

Провинция 1.4.1. Джаныбек. Население грызунов Джаныбекского, Казталовского и западной части Фурмановского района. Основную площадь провинции занимает население с постоянно высокой (50 и более экз./га) плотностью малого суслика (выделы **24** и **25**). Характерна домовая мышь, имеющая среднюю численность, степная пеструшка, достигающая высокой численности в годы массового размножения. Встречаются слепоушонка, большой тушканчик. По увлажненным биотопам здесь обычны обыкновенная полевка, обыкновенный хомяк, водяная крыса, среднюю численность имеет степная мышовка, реже встречаются малая лесная мышь, мышь-малютка,. В пустынных полынно-типчакково-ковыльных степях (**№ 24**) кроме перечисленных видов обитает общественная полевка, достигающая в годы ее подъема средней численности, по бурьянам на залежах ловится хомячок Эверсмманна, вдоль железнодорожного полотна селится тамарисковая песчанка. По возвышенным участкам Джаныбекского поднятия и междуречным районам (**№ 25**) отмечены малый тушканчик и тарбаганчик, у оз. Сакрыл регистрировали желтого суслика.

Во всех остальных частях провинции численность малого суслика низка и основа населения грызунов – домовая мышь. В пустынных степях на востоке провинции (**№ 26**) фауна относительно обеднена. Домовая мышь составляет 45% среди пойманных мышевидных грызунов, общая численность которых – 9.2 на 100 лс. В годы пиков численности доминирует степная пеструшка, местами иногда бывает обычной общественная полевка. При общей невысокой численности (0.27 экз./га) среди тушканчиков преобладает малый (46.4%), обычен большой тушканчик. В понижениях встречается малая лесная мышь, в отдельные годы она составляет до 31.3% отловленных зверьков. Изредка встречаются хомячок Эверсмманна и тамарисковая песчанка. Район Арал-Сора с обильными засоленны-

ми участками отличается от предыдущего отсутствием малого тушканчика и тамарисковой песчанки, но наличием тарбаганчика, серого хомячка, а по увлажненным местообитаниям еще хомячка Эверсмanna и обыкновенного хомяка. Население грызунов юго-запада области (**№ 28**) изучено слабо. Малый суслик здесь, по-видимому, совсем исчез, кроме домово́й мыши значимы тушканчики (большой, малый и тарбаганчик), встречается тамарисковая песчанка.

В населении пойм обоих Узеней, для которых характерны долинные комплексы и бессточные понижения с галофитными лугами, тростниками и камышом, местами с кустарниками по урезу воды, устойчиво доминирует домовая мышь (**№ № 29–31**). Немного ниже численность малой лесной мыши и слепушонки, еще ниже – обыкновенной полевки и тамарисковой песчанки. По гривам можно встретить малочисленные поселения малых сусликов. По Малому Узеню (**№ № 29, 30**) обитает малочисленная обыкновенная полевка, по Большому Узеню (**№ 31**) – изредка хомячок Эверсмanna, малый тушканчик и тарбаганчик. Обыкновенный хомяк отмечен в пойме Большого (**№ 30**) и в северной части Малого (**№ 29**) Узеня. Полуденную песчанку отмечают в южной части поймы Малого Узеня и по западному берегу Большого Узеня (**№ 30**). По Большому Узеню (**№ 31**) в годы подъёмов численности местами заметна общественная полёвка, в прибрежных биотопах довольно много водяной полёвки (до 11 на 1 км учёта по береговой линии).

Район 2. Население грызунов центральной и южной частей Зауральского участка области. Район чётко отличается от остальной части области минимальной или ниже средней долей североазиатско-европейских видов (18.9%), малой долей европейских форм (9.4%), максимальной долей восточных и юго-восточных форм (60.4%). По экологическому облику район характеризуется сходной с районом 1 долей степных (11.3%) и полупустынных (30.2%) видов, максимальной – пустынных (30.2%); доля лесных форм близка к минимуму (15.1%). Включает 2 подрайона.

Подрайон 2.1. Джембейта. Население грызунов северной части глинистой полупустыни Зауралья (окрестности стационара Джембейты). Здесь велика доля видов восточного и юго-восточного происхождения (58.6%) и относительно мало европейских форм (10.3%). Доля северо-евразийских видов минимальна (17.2%). Прослеживается повышенная доля пустынных видов (27.6%), слабо сниженные, по сравнению со средне-областными, значения долей прочих форм. Для подрайона характерно присутствие трёх видов сусликов (большого, малого и жёлтого). Многолетний параболический тренд численности малого суслика имел максимум в 1960–1980-е гг., а в 2000-е гг. численность стала снижаться. Включает 1 провинцию.

Провинция 2.1.1. Джембейта. Северная часть подрайона. Основу населения грызунов представляют сообщества с доминированием малого суслика в глинистых белополянно-чернополянных полупустынях (**№ № 32, 33**), чередующиеся с сообществами с доминированием водяной полевки по засоленным поймам и плесам пересыхающих рек (**№ № 40, 41**). Выделы 32 и 33 близки по населению и различаются присутствием обыкновенных полевков только в выделе 32, а тамарисковых песчанок (около 5.5 экз./га) – только в выделе 33. Характерна повсеместно высокая (20 и более экз./га) численность малого суслика. Местами по западинам многочислен большой суслик. Численность мышевидных грызунов в целом высокая: домово́й мыши – 11 на 100 лс, обыкновенной полёвки – 1.5–2.2 на 100 лс. Среднюю численность имеет хомячок Эверсмanna. Заметную роль в населении грызунов играют тушканчики, преобладает емуранчик (до 70%) или малый (местами 50% среди тушканчиков). Численность их невысока (0.17 экз./га). Суммарная по провинции численность тушканчиков составляет около 0.5 экз./га или 4.5 на 10 км ночного автомобильного учёта. Встречаются жёлтый суслик, толстохвостый тушканчик, слепушонка, серый хомячок и степная пеструшка, их численность повсеместно низка.

По берегам степных водоёмов, поймам и плесам пересыхающих рек (**№ № 40 и 41**) много водяных полёвок (около 11 на 1 км учёта по береговой линии). Среднюю численность имеют домовая и малая лесная мыши, обыкновенная полёвка, обыкновенный хомяк,

степная мышовка. Малочисленны мышь-малютка, и тамарисковая песчанка. Различаются выделы 40 и 41 присутствием большого суслика только в 40 выделе, а емуранчика, толстохвостого тушканчика, местами полуденной и большой песчанок – только в 41. Средняя встречаемость степной мышовки.

В восточных (№ № 35) и южных частях провинции (№ № 36, 37) численность малого суслика снижается, соответственно возрастает роль тушканчиков. Каждый из 5 видов тушканчиков достигает средней численности, но преобладает емуранчик (81.7% встреч). Вблизи поймы Урала (выдел 35) среди тушканчиков преобладает малый (64.7%) при средней численности зверьков этой группы 0.2 экз./га. Роль большого тушканчика к юго-востоку провинции (№ 37) снижается. Численность хомячка Эверсмана средняя, серого – низкая. Мало жёлтого суслика и слепушонки. Здесь не отмечена степная пеструшка. На юге выдела 35 в начале XXI в. возникли колонии больших песчанок со средней численностью. Южные окраины провинции (№ № 36 и 37) характеризуются присутствием большой песчанки. На самом юго-востоке (выдел 37) встречаются большой суслик, достигающий средней численности, и немногочисленная полуденная песчанка.

Выделы 38 и 39, расположенные в восточной части провинции, характеризуются высокой численностью емуранчика (местами малого тушканчика) и средней – тамарисковой песчанки. Обычна степная пеструшка. Численность остальных видов низкая, но фрагментарно по песчаным гривам многочисленна домовая мышь. На отдельных небольших участках по окраинам заросших островных песков обитает гигантский слепыш, не встречающийся в других частях ЗКО. В отличие от выдела 38 только в 39 обитает полуденная песчанка. На северо-востоке провинции встречаются распаханые участки (№ 5). Там доминирует хомячок Эверсмана, а на фрагментах целины преобладает емуранчик. Самая восточная часть провинции (№ 34) изучена слабо. Малый суслик доминирует, но данных о его плотности нет. Выявлено присутствие степной мышовки, большого тушканчика, серого хомячка, степной пеструшки, слепушонки, местами желтого суслика, а по западинам – большого суслика, численность которого низкая.

Подрайон 2.2. Южное Зауралье. Население грызунов глинистой полупустыни и песчаных пустынь юго-восточной части области. В населении грызунов снижены доли видов северо-евразийского и европейского происхождения и максимальны доли видов восточного и юго-восточного происхождения (66.7%). В подрайоне максимальна доля пустынных видов (33.3%), немного выше средне-областных значений доля степных и полупустынных видов. Доля лесных по сравнению со средними заметно снижена. Включает 1 провинцию.

Провинция 2.2.1. Южное Зауралье. В населении грызунов пустынно-степных территорий (№ № 42–45) основную роль играют тушканчики. Повсеместно встречается 5 видов. Их суммарная численность здесь самая высокая в области – 1.2 экз./га по учётам на площадках и около 6 экз./10 км ночного автомобильного учёта. Преобладает емуранчик (68.7%), обычны по всей провинции большой тушканчик и тарбаганчик, в северной ее части (№ № 42 и 43) толстохвостый тушканчик, а на северо-западе (№ 42) – малый. Численность малых песчанок средняя: 7.7 экз./га, среди них доля тамарисковой, обитающей здесь повсеместно, составляет около 76%. Полуденная песчанка отмечена в западной и южной частях провинции (№ № 42, 45, 47). Еще реже встречается краснохвостая песчанка, расселившаяся с юга до центральных частей провинции (№ № 44–47). Большая песчанка сейчас расселилась по всей провинции, местами многочисленна и доминирует в населении грызунов. Численность малого суслика на значительной территории, занятой глинистой полупустыней, снижена (около 14 экз./га). Характерно заметное присутствие хомячка Эверсмана и в некоторые годы общественной полевки. Жёлтый суслик, серый хомячок и слепушонка малочисленны. На севере провинции (№ № 42 и 43) изредка встречается лесная мышь.

В эту провинцию мы включили также население южной части поймы р. Урал (№ 46), видовой состав которого обеднен. В последние десятилетия (после 2000 г.) сюда вселились большая песчанка, ставшая многочисленной, и краснохвостая песчанка, что сближает население этой части поймы с населением грызунов других частей провинции. В поймен-

ных кустарниках обычна (местами многочисленна) тамарисковая песчанка. Полуденная песчанка встречалась здесь только до 1960 г., позже почти исчезла. Вместе с ней на бахчах была многочисленна полевая мышь, сейчас она здесь не встречается, а доминирует домовая мышь. Общая численность мышевидных грызунов в пойме на среднем уровне (7.8 на 100 лс), среди них преобладает малая лесная мышь, доля которой ниже, чем выше по течению (№ 14); ей сопутствуют домовая мышь и обыкновенная полёвка. Среди хомяковых выявлены хомячок Эверсмманна и серый. В тростниково-галофитных лугах поймы Уила (№ 47) многочисленна водяная полёвка, значима роль домовой мыши, обитают малая лесная мышь, общественная полёвка и все 4 вида песчанок.

3.4.5. Заключение к разделу 3.4

В Западно-Казахстанской области наибольшим своеобразием грызунов характеризуется район Среднего и Южного Зауралья, в котором доля видов восточного и юго-восточного происхождения, а также доля пустынных видов больше, чем в других частях ЗКО. Сложность и комплексность ландшафтной структуры региона обуславливают сложное переплетение границ распространения видов и экотональный характер границ между выделенными единицами зоогеографического районирования. Даже граница высокого ранга (между районами), приуроченная к пойме реки Урал, не линейна. Население обоих берегов Урала в центральной части региона в большей степени тяготеет к Предуральному району, а южной части ЗКО – к Зауральному.

Из 36 видов фауны грызунов ЗКО 12 отмечены среди доминирующих видов различных вариантов населения. В большей части выделов доминируют: домовая мышь (в 21 варианте из 47), тамарисковая песчанка (в 11), малый суслик (в 9), емуранчик (в 9), водяная полёвка (6), малая лесная мышь (5), степная пеструшка (5). Остальные виды: большой суслик, малый тушканчик, большая и полуденная песчанки, обыкновенная полёвка входили в состав доминантов не более 3 вариантов населения.

3.5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ

Рассмотрена территориальная структура сообществ млекопитающих в различных частях области. Показано, что видовое богатство крупных частей области почти полностью определяется здесь совместным воздействием гидротермического коэффициента (ГТК) местности, уровнем антропогенного воздействия и удалённостью от берега р. Урал. Богатство видов максимально на территориях с максимальным ГТК, средним уровнем антропогенного воздействия и тем выше, чем ближе берега р. Урал. Показатель константности видов использован для ранжирования видов по встречаемости их в различных ландшафтных выделах. Охарактеризованы основные виды животных по их происхождению, сезонной и суточной активности, питанию и экологическому облику. Рассмотрены географические различия по проценту встречаемости тех или иных форм в разных частях изучаемой территории. Эти данные положены в основу фаунистического районирования и фаунистической характеристики местности в отношении млекопитающих. Затем проведено картирование населения грызунов на изучаемой территории. Параллельно даётся характеристика населения грызунов выявленных выделов.

4. ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

4.1. СООБЩЕСТВА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЛАНДШАФТНЫХ ЗОН, РАЙОНОВ, ЛАНДШАФТОВ И ИХ ЧАСТЕЙ

Сравнивая сообщества мелких млекопитающих различных участков отдельных фаунистических районов, мы обращали внимание на видовой состав, соотношение видов, их численность, частоту доминирования в течение ряда лет, наличие трендов численности за период наблюдений, соотношение видов в основных типах биотопов. Глава базируется в основном на материалах, полученных стандартным методом линейных учётов ловушками Геро.

4.1.1. Население млекопитающих на территориях со смещением природных зон в Северо-Западном Казахстане

По видовому составу грызунов Волго-Уральское междуречье и Зауралье сходны с западной половиной Актыубинской и Мангистауской областями. От западных границ Казахстана далее к востоку в его северной половине и в центре вокруг Каспия происходит смещение природных зон к югу. Более аридный облик ландшафтов Волго-Уральского междуречья и прочей части западного Казахстана до Мугоджар по сравнению с более восточными территориями связан, вероятно, с рельефом местности и воздействием Каспийского моря, способствующими потеплению и иссушению климата, формированию фаун более южного типа, чем в более восточных районах, где природные зоны спускаются к югу и в составе фауны появляется ряд северных видов.

Известно, что для ряда территорий Евразии характерно смещение природных зон, когда они следуют не точно с запада на восток, а меняют направление по тем или иным причинам (Мильков, 1952). Рассмотрение географических природных зон в Северо-Западном Казахстане (Чибилёв, Дебело, 2006) показывает, что северные границы степи и полупустыни идут относительно точно в широтном направлении только в Волго-Уральском междуречье. Так, северная граница полупустыни идёт примерно по 50–51° с.ш. За Уралом она резко спускается примерно на 300 км к юго-востоку, и, сравнившись с северной границей песков, на широте до 49° с.ш., идёт на западе Актыубинской области и далее в этом направлении до Кустанайской области. А северная граница полупустыни от ≈ 48°30' в Волго-Уральском междуречье Западно-Казахстанской области спускается в Зауралье той же области и далее в Актыубинской области до примерно 46° с.ш., т.е. на 300 – 350 км. Зона степи, занимающая между Уралом и Оренбургом с севера на юг около 600 км, в районе Орска и Кустаная сужается примерно на 100 км. Очертания природных зон повторяют контур северных берегов Каспийского и Аральского морей. При этом на севере Актыубинской области они опускаются к югу.

Население млекопитающих степей на северо-западе Актыубинской области до Мугоджар (Дубровский, 1959) сходно с таковым Зауралья в Западно-Казахстанской области: в населении мелких и средних млекопитающих сухих степей и полупустынь преобладает малый суслик, из эндемиков в обоих регионах встречается гигантский слепыш, а в долинах рек обитают водяная и обыкновенная полёвки, малая лесная и домовая мыши. В центре Актыубинской области с севера по Мугоджарам спускаются к югу сообщества растений более северных вариантов степи и островные мелко-лиственные леса с постоянным или временным обитанием косули, лося, европейской рыжей полёвки, малой лесной мыши, степной пищухи. К западу от бассейна р. Ирғиз встречается большой суслик, восточнее начинает преобладать краснощёкий, который в Акмолинской области почти полностью вытесняет малого. За Мугоджарами население средних и мелких млекопитающих представлено господствовавшими в 50-х гг. XX в. поселениями малого суслика и степного сурка на севере. Особенно благоприятны для сурка возвышенные участки севера и юго-востока области. Впоследствии, возможно, степной сурок перестал играть значи-

мую роль в населении млекопитающих из-за распахки целины и промысла (Варшавский, Гарбузов, 1964). Южнее встречаются стада сайгаков, а сурка сменяет жёлтый суслик, также сопутствующий малому суслику, который остаётся доминантом, с таким же, что и на западе, населением зверьков в долинах рек. На юге Актюбинской и в Мангистауской области к списку видов присоединяются выявленная в портах Каспийского моря чёрная крыса, а также южный вид – тушканчик Северцова (Макаров, Майканов, 2012). В Кустанайской области, по данным В.Е. Флинта (1958), появляются в достаточном числе такие виды как красная, узкочерепная (стадная) полёвки и полёвка-экономка, землеройки рода *Sorex*, проникающие с севера, и джунгарский хомячок с востока. Появляется краснощёкий суслик, т.е. сильнее сказывается влияние фауны севера и востока. В Акмолинской области (Карасёва, 1963; наши данные, и др.) полёвка-экономка, узкочерепная и красная полёвки проникают в полупустынную зону, численность хомячков возрастает. Северная граница полупустыни здесь вновь поднимается к северу, до 50–50°30' с.ш., как и в Западно-Казахстанской области. В Центральном Казахстане (Казахский мелкосопочник) красная и узкочерепная полёвки распространены ещё далее к югу и востоку (Залесский и др., 1980; Ержанов, 2000; Исенов, 1990).

Карта физико-географического районирования Северо-Западного Казахстана (Чибилёв, Дебело, 2006) показывает, что изучаемый регион подразделяется на три страны: 1) восточно-европейская равнина, 2) Уральская горная страна и 3) лежащая восточнее Турано-Тургайская страна. К югу и юго-западу располагается Приэмбинская равнина. Насколько различаются эти подразделения по населению млекопитающих? Для сравнения мы составили списки фауны грызунов шести основных частей изучаемой местности: 1) Волго-Уральское междуречье, Западно-Казахстанская область; 2) Зауралье, та же область; 3) Приэмбинская равнина, Гурьевская (ныне Атырауская) обл.; 4) Актюбинская (западная часть до Мугоджар) и Мангистауская области, включая Мангышлак и Устюрт; 5) Кустанайская область; 6) Акмолинская область. При составлении списков использовались как собственные данные по Западно-Казахстанской и Акмолинской областям, так и литературные данные (Архангельская, 1957; Дубровский, 1959; Макаров, Майканов, 2012; Млекопитающие Казахстана; Карасёва, 1963; Шенброт и др., 1995), табл. 21.

На основе этих данных был проведён анализ сходства фауны с помощью кластерного анализа методом одной связи. Дистанции связи представлены эвклидовыми расстояниями. (рис. 97). Анализ показал, что весь материал распадается на два кластера: 1) фауна прикаспийских территорий и 2) фауна более восточных областей. При этом фауны обоих участков Западно-Казахстанской области сходны по составу и ближе к таковой Приэмбинской равнины на востоке Гурьевской области; несколько обособленно, но всё же ближе к предыдущим, располагается фауна Актюбинской (западная часть) и Мангистауской областей, хотя они обогащены южными формами, отдаляющими этот участок от северо-западных территорий; две наиболее восточные из рассматриваемых областей близки между собой и заметно отделены от прочих. Индекс сходства фауны по Чекановскому-Съёренсену составляет для наиболее удалённых друг от друга территорий (Волго-Уральское междуречье и Зауралье – от Акмолинской области) 35.1 – 35,7%, а для соседних – 40 – 46,97%. Наибольшее сходство отмечено для Приэмбинской равнины с Зауральем ($T_{cs} = 79.24\%$). Из вышесказанного видно, что Мугоджары отграничивают фауны грызунов со значительной долей европейских форм (западные области) от таковых с большим значением в фауне северных и восточных форм (две восточные области).

Таким образом, расположение природных зон и состав фауны млекопитающих в них в Северо-Западном Казахстане определяется, с одной стороны, воздействием Каспийского моря, а с другой – разграничивающим влиянием Мугоджарских гор.

Объяснение причин смещения природных зон составляет задачу географов и выходит за рамки данной работы. Можно лишь кратко предположить, что формирование аридных зон в Северном Прикаспии связано, во-первых, с рельефом местности, когда медленное, но неуклонное понижение рельефа от южных предгорий Урала к югу увеличивает как сток вод, так и прогрев поверхности Земли вследствие более отвесного падения солнечных лучей,

Таблица 21. Состав фауны грызунов областей Северо-Западного Казахстана.

Вид	Западно-Казахстанская область		Приэ-бинская равнина Гурьевская обл.	Актю-бинская и Манги-стауская области	Куста-найская область	Акмо-линская область
	Волго-Уральское междуречье	Заура-лье				
Белка <i>Sciurus vulgaris</i> L.	–	–	–	–	+	–
Жёлтый суслик <i>Spermophilus fulvus</i> Licht.	+	+	+	+	+	+
Малый суслик <i>S. pygmaeus</i> (Pallas)	+	+	+	+	+	+
Большой суслик <i>S. major</i> (Pallas)	+	+	–	+	+	+
Краснощёкий суслик <i>S. erithrogenus</i> Brandt	–	–	–	–	+	+
Сурок байбак <i>Marmota (Marmota) bobak</i> Muller	+	–	–	+	+	+
Бобр речной <i>Castor fiber</i> L.	+	+	–	–	–	–
Степная мышовка <i>Sicista subtilis</i> Pall.	+	+	+	+	+	+
Лесная мышовка <i>S. betulina</i> Pall.	+	–	–	–	–	–
Большой тушканчик <i>Allactaga (A.) major</i> Kerr.	+	+	+	+	+	+
Малый тушканчик <i>A. (A.) elater</i> Licht.	+	+	+	+	–	–
Тушканчик прыгун <i>A. (A.) sibirica</i> (Forster)	–	–	+	+	–	–
Тушканчик Северцова <i>A. severtzovi</i> Vinogradovi	–	–	+	+	–	–
Толстохвостый тушканчик <i>Pugetomys (P.) platyurus</i> Licht.	–	+	+	+	+	+
Тарбаганчик <i>P. (Allactagulus) pumilio</i> Kerr.	+	+	+	+	+	+
Бледный толстохвостый тушканчик <i>Salpingotus pallidus</i> Vor. et Schenbrot	–	–	–	+	–	–
Емуранчик <i>Stylodipus telum</i> Licht.	+	+	+	+	+	+
Мохноногий тушканчик <i>Dipus sagitta</i> Pall.	+	+	+	+	–	–
Гигантский слепыш <i>Spalax giganteus</i> Nehring	–	+	–	+	–	–
Серый хомячок <i>Cricetulus (Migratorius) migratorius</i> Pall.	+	+	+	+	–	–
Хомячок Эверсмана <i>Allocri-cetulus evermanni</i> Brandt	+	+	+	+	+	+
Джунгарский хомячок <i>Phodopus sungorus</i> Pall.	–	–	–	–	–	+
Обыкновенный хомяк <i>Crice-tus cricetus</i> L.	+	+	–	+	+	+

Таблица 21. Окончание

Вид	Западно-Казахстанская область		Приэм-бинская равнина Гурьевская обл.	Актюбинская и Мангистауская области	Кустанайская область	Акмолинская область
	Волго-Уральское междуречье	Зауралье				
Европейская рыжая полёвка <i>Myodes glareolus</i> Sch.	+	+	–	+	–	–
Красная полёвка <i>Myodes rutilus</i> Pall.	–	–	–	+	+	+
Ондатра <i>Ondatra zibethicus</i> L.	+	+	–	+	+	+
Степная пеструшка <i>Lagurus lagurus</i> Pall.	+	+	+	+	+	+
Водяная полёвка <i>Arvicola amphibius</i> L.	+	+	–	+	+	+
Общественная полёвка <i>Microtus (Sumeriomys) socialis</i> Pall.	+	+	+	+	–	–
Обыкновенная полёвка <i>M. (Microtus) arvalis</i> Pall. s.l.	+	+	+	+	+	+
Узкочерепная полёвка <i>Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis</i> Pall.	–	–	–	+	+	+
Полёвка-экономка <i>Alexandromys oeconomus</i> Pall.	+	+	–	+	+	+
Обыкновенная слепушонка <i>Ellobius (Ellobius) talpinus</i> Pall.	+	+	+	+	+	+
Тамарисковая песчанка <i>Meriones (M.) tamariscinus</i> Pall.	+	+	+	+	–	–
Полуденная песчанка <i>M. (Pallasiomys) meridianus</i> Pall.	+	+	+	+	–	–
Краснохвостая песчанка <i>M. (P.) libycus</i> Licht.	–	+	+	+	–	–
Большая песчанка <i>Rhombomys opimus</i> Licht.	–	+	+	+	–	–
Малая лесная мышь <i>Sylvaeomys uralensis</i> Pall.	+	+	–	+	+	+
Желтогорлая мышь <i>S. flavicollis</i> Melch.	+	–	–	–	–	–
Полевая мышь <i>Apodemus (A.) agrarius</i> Pall.	+	+	–	+	+	+
Домовая мышь <i>Mus (M.) musculus</i> L.	+	+	+	+	+	+
Мышь-малютка <i>Micromys minutus</i> Pall.	+	+	–	+	+	+
Серая крыса <i>Rattus norvegicus</i> Berk.	+	+	+	+	+	+
Чёрная крыса <i>Rattus rattus</i> L.	–	–	–	+	–	–
Всего видов	30	31	23	37	26	26

и, с другой стороны, физическими свойствами песка, огромные массы которого слагают массив Волго-Уральских песков, возникший из-за трансгрессий и регрессий Каспийского

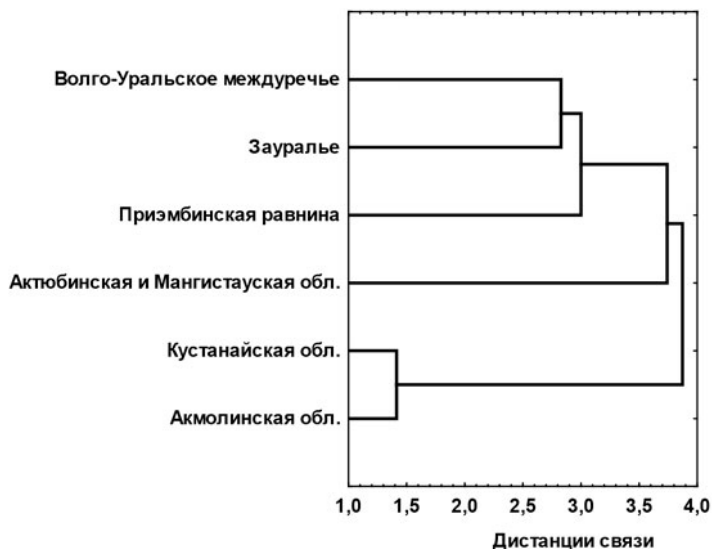


Рис. 97. Сходство фаун грызунов шести территорий Северо-Западного Казахстана

моря. Песок хорошо аккумулирует тепло, что ведёт к повышенному испарению влаги с его поверхности. Горячие и сухие ветры («дыхание пустыни») прогревают и сушат расположенные севернее массивы более плотных грунтов, способствуя образованию зоны полупустыни. Сходство северных и южных областей, лежащих на западе среди 6 рассмотренных, усиливается тем фактом, что территории, лежащие к востоку от Каспия, также как и северо-западные, подвергались регрессиям и трансгрессиям этого моря. С восточной стороны в Актюбинской области на расположение природных зон влияют Мугоджары – невысокий горный массив, продолжение к югу Уральских гор. Он способствует задержке влаги, приносимой западными ветрами, благодаря чему зона степи спускается к югу в Актюбинской области значительно южнее, чем в Западно-Казахстанской. Воздействие, по-видимому, было сильнее в прошлом, до значительного разрушения этих гор и влияло на формирование фауны грызунов. В то же время, этот массив оказывается, как и более высокие Уральские горы, заметной преградой для расселения ряда видов млекопитающих с севера и востока.

К сожалению, в рамках данной монографии невозможно привести детальный анализ территориального распределения (по всем участкам территории и биотопам). Здесь мы приводим материалы в основном по 14 участкам области и по трём типам биотопов (влажные, сухие, пески), более детальные данные по биотопам использованы для иллюстрации.

4.1.2. Зона пустыни. Северная и центральная части Волго-Уральских песков

В песчаной части территории работ было выделено 5 участков в окрестностях следующих стационаров (рис. 23): 1) Новый Уштаган и Айбас, центр Волго-Уральских песков – территория Южного песчаного экологического района; 2) Кзыл-Капкан – северо-восточная часть Волго-Уральских песков; 3) Новая Казанка – северная и переходная к глинистой полупустыне часть Волго-Уральских песков; 4) Урда – северо-западная и переходная к глинистой полупустыне часть песков; 5) Байгазы – северо-восточная окраина песков. Все эти территории, как будет показано далее, отличаются в общем сходным составом фауны, но различным соотношением видов зверьков, разным уровнем численности и различиями в заселении биотопов (табл. 22).

Как видно из табл. 22, максимальная численность зверьков наблюдается на севере песков (стац. Новая Казанка), их северо-восточной окраине (стац. Байгазы) и на северо-за-

Табл. 22. Многолетняя средняя численность и соотношение видов мелких млекопитающих песков в открытых биотопах по данным стандартных учётов ловушками Геро за 1937–2002 гг. ВУП – Волго-Уральские пески

Участок	Всего экз.	ДМ*	ОП	СХ	ХЭ	МЛМ	МБ	Общ.П	СтП	Сл	СтМ
Численность зверьков осенью, экз./100 лс											
1 – Центр ВУП	1.37	0.59	0.19	0.52	0.05	-	0.01	-	0.02	-	-
2 – Северо-восточн. часть ВУП	1.29	1.13	0.12	0.04	-	-	-	-	-	-	-
3 – северная часть	6.35	4.91	0.76	0.62	-	0.05	-	-	-	-	-
4 – северо-западная часть ВУП	2.62	0.58	-	0.45	0.01	0.03	0.10	+	0.04	0.01	0.01
5 – Сев-вост. окраина ВУП	3.77	3.09	0.11	0.42	0.15	-	-	-	-	-	-
Среднее для ВУП	3.05	1.86	0.22	0.40	0.04	0.016	0.005	0.005	0.012	0.002	0.002
Доля вида в населении зверьков (% от числа пойманных)											
1 – Центр ВУП	314	42.7	13.7	37.6	3.8	-	0.6	-	1.6	-	-
2 – Северо-восточн. часть ВУП	523	87.6	9.3	3.1	-	-	-	-	-	-	-
3 – северная часть	5833	77.3	12.0	9.8	-	0.8	-	-	-	-	-
4 – северо-западная часть ВУП	1103	49.1	22.1	17.2	0.3	1.1	3.8	4.4	1.6	0.3	0.3
5 – Сев-вост. окраина ВУП	99	81.8	3.0	11.1	4.0	-	-	-	-	-	-
Среднее для ВУП	7872	67.9	12.0	15.72	1.62	1.62	0.88	0.88	0.64	0.06	0.06

* *ДМ – домовая мышь; ОП – обыкновенные полёвки; СХ – серый хомячок; ХЭ – хомячок Эверсмана; МЛМ – малая лесная мышь; МБ – малая белозубка; Общ.П. – общественная полёвка; Ст.П – степная пеструшка; Сл – слепушонка; СтМ – степная мышовка

паде (стац. Урда), тогда как в центре песков и особенно в их северо-восточной части (стац. Кзыл-Капкан) численность ниже. На последнем участке не наблюдается положительного тренда осенней численности зверьков, который есть или намечается (недостовверная связь) в других участках. Из табл. 22 можно видеть также, что для этого участка характерна максимальная доля домовой мыши в открытых биотопах (88.6%); несколько ниже эта доля на северо-восточной окраине и на севере песков (88.6–81.8%). В Урде и особенно в центральной части песков доля домовой мыши в населении мелких млекопитающих снижена до 49.1–42.7%, хотя доминирование в сообществе этот вид нередко сохраняет.

Доля обыкновенной полёвки в населении зверьков максимальна на северо-западе песков, довольно велика в центре песков и на их севере, а минимальна – в северо-восточной части песков и особенно – на их северо-восточной окраине; серый хомячок составляет максимальную долю населения мышевидных млекопитающих в центре песков; меньше эта доля по окраинам песков, минимальна – в их северной части. Лесная мышь встречается на севе-

Таблица 23. Характеристика населения мелких млекопитающих песчаной части Западно-Казахстанской области (северная половина Волго-Уральских песков)

Показатель	вид	Центр песков	Северо-запад песков (ст. Урда)	Северо-восток песков (ст. Кзыл-Капкан)	Север песков (Ст. Н. Казанка)	Северо-восточная окраина песков (ст. Байгазы)
Средняя численность*, весна осень		0.582 (21) 1.373 (19)	0.11 (11) 2.61(20)	0.50(20) 1.28 (21)	1.055(19) 6.348 (18)	1..618 (7) 3.77 (8)
Доли видов в населении зверьков, %%	ДМ**	42.68	49.14	88.57	77.28	81.82
	ОП	13.69	22.12	9.18	12.03	3.03
	СХ	37.58	17.23	2.87	9.82	11.11
	Прочие	4.95	11.51	-	0.87	4.04
	n	314	1103	523	5833	99
Доля лет с доминированием, %%	ДМ	15.38	57.1	90.9	83.3	85.7
	ОП	15.4	7.14	-	-	-
	СХ	46.15	28.6	9.1	-	14.3
	Прочие	23.07	14.28	-	16.7	-
	n	13	14	11	18	7
Тренд численности весной осенью		Нет Слабо положит.	Нет Положит.	Нет нет	нет слабо поло- жит.	Нет данных То же
Годы пиков численности		1974,1988, 1991	1942, 1960, 1963, 1974, 1980, 1988, 1992	1970, 1974, 1987, 1996, 1997	1972, 1974, 1977, 1987, 1990, 1995	1974, 1976, 1988

* В скобках или через n обозначено число лет учёта

** обозначения названий видов см. табл. 22

ре и северо-западе песков, общественная полёвка – чаще в Урде, как и степная пеструшка, которая занимает иногда заметную долю среди зверьков и в центральной части песков.

Процент лет, когда домовая мышь является доминантом в сообществе (табл. 23), как и показатель доминирования, максимален на северо-востоке песков (стац. Кзыл-Капкан) – 90.9% лет, велик – на севере и по северо-восточным окраинам песков (83–85.7%), ниже – в Урде (57.1%) и особенно – в центре песков (15.4%). В последнем случае чаще всего доминирует серый хомячок (46.15% лет), в Урде он доминирует реже – в 28.6% лет. В остальных участках серый хомячок редко бывает видом-доминантом (в 9–14.3% лет). Обыкновенная полёвка тоже редко доминирует, но чаще (также, как и серый хомячок), в центре песков (15.4% лет), в Урде – только в 7.1% лет, а в остальных она вообще не отмечена как вид-доминант. Для Новой Казанки отмечен рост доминирования домовой мыши во времени от 1937 к 1996 г. Для центра и северо-запада песков в редкие отдельные годы характерно доминирование второстепенных видов грызунов – хомячка Эверсманна (в 7.7% лет в центре песков в начале периода наблюдений), а также общественной полёвки и лесной мыши (в 7.7% лет на северо-западе песчаной части).

Таким образом, население центральной части Волго-Уральских песков по своему повышенному разнообразию, смене доминантов и повышенной роли серого хомячка более всего сходно с таковым северо-западного участка (стац. Урда). На севере при более высокой

численности чаще наблюдается доминирование домовая мыши и обыкновенной полёвки, а на северо-востоке песков и их северо-восточной окраине доминирование домовая мыши максимально, а серого хомячка – минимально.

За 1970–1991 гг. выявлен один год общего подъёма численности (1974), остальные пики наступали в разных местах в разные годы, некоторые (например, в 1988 г.) охватывали территорию нескольких стационаров, другие отмечались только в одном – двух. Чаще всего пики возникали за счёт численности домовая мыши, реже – за счёт других видов (серый хомячок, обыкновенная и общественная полёвки).

На основе представленных данных по учётам численности и соотношению видов зверьков был проведён анализ перекрытия экологических ниш (ПЭН) по территориям участков севера Волго-Уральских песков (табл. 24).

Максимальное перекрытие экологических ниш при сравнении отдельных участков песков отмечено для малой белозубки с достаточно редкими видами – общественной полёвкой, обыкновенной слепушонкой и степной мышовкой (0.919), поскольку они при данных учётах отмечены только в двух участках – центральном и северо-западном, а также для пар более многочисленных видов: обыкновенная полёвка – домовая мышь (0.762) и серый хомячок – обыкновенная полёвка (0.714). Средне-видовое перекрытие ниш максимально у общественной полёвки, обыкновенной слепушонки, степной мышовки, а у более многочисленных видов, особенно у фонового вида – домовая мышь – оно оказалось на минимальном уровне. Максимальное совпадение территорий обитания (I_g по участкам) у более редких видов связано с тем, что эти виды, как уже отмечалось, сосредоточены главным образом в двух участках, тогда как на остальной части территории песков обитает почти исключительно домовая мышь, которая довольно слабо перекрывает территорию своего обитания с остальными видами.

Такие пустынно-степные и луго-степные виды как домовая мышь, обыкновенная полёвка и серый хомячок занимают территории, слабо перекрывающиеся с другими степными видами (общественная полёвка, степная пеструшка, слепушонка и степная мышовка), т.к. первая группа видов, помимо участков песчаной степи, заселяет и бугристые пески, которых избегают представители второй группы. Перекрытие ниш по биотопам песков рассматривается ниже, в разделе о биотопах.

Таблица 24. Перекрытие экологических ниш мелких млекопитающих по участкам I_g (наддиагональная матрица) и биотопам песков I_b (поддиагональная матрица) северной половины Волго-Уральских песков. I_t – Перекрытие ЭН по территории в целом (произведение I_g на I_b)

Виды	ДМ*	ОП	СХ	ХЭ	МЛМ	МБ	ОбщП	СтП	Слеп	СтМ	$I_{гcp}$
ДМ	-	0.762	0.698	0.367	0.563	0.17	0.117	0.17	0.117	0.117	0.342
ОП	0.75	-	0.714	0.205	0.536	0.409	0.328	0.467	0.328	0.328	0.453
Сх	0.058	0.081	-	0.485	0.525	0.301	0.22	0.472	0.22	0.22	0.428
ХЭ	0.292	0.041	0	-	0.033	0.115	0.505	0.28	0.505	0.505	0.353
ЛМ	0.025	0.01	0.0056	0	-	0.349	0.349	0.349	0.349	0.349	0.349
МБ	-	-	-	-	-	-	0.919	0.743	0.919	0.919	0.519
ОбщП	0.671	0.873	0.0056	0	0.01	0	-	0.662	0.662	0.662	0.528
СтП	0.053	0.075	0.9944	0	0	0	0	-	0.662	0.662	0.496
Слеп	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0
СтМ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.529
$I_{гcp}$	0.308	0.305	0.191	0.056	0.008	-	0.268	0.187	-	-	-
I_{bcp}	0.105	0.138	0.082	0.020	0.003	-	0.142	0.093	-	-	-

* обозначения названий видов см. табл. 22

Низкие значения показателя ПЭН ($I_{\text{ср}}$) для массовых видов, обычные для пустыни, и, как будет видно из дальнейшего, также для степи и полупустыни, не характерны для лесной зоны равнинной части Европейской России (Окулова с соавт., 2005б), горно-лесного пояса Западного Кавказа и лесостепи Центрального Черноземья (Окулова с соавт., 2007а; Окулова с соавт., 2007б). По всей вероятности, это связано с низкой численностью и фоновых, и второстепенных видов в аридных открытых ландшафтах, тогда как в более богатых ресурсами лесной и лесостепной зонах, в горных лесах и предгорьях Северо-Западного Кавказа численность фоновых видов гораздо выше, вследствие чего территории их обитания неизбежно перекрываются с таковыми остальных видов.

4.1.3. Глинистая полупустыня Волго-Уральского междуречья и Зауралья

Включая пойму р. Урал, было выделено 17 участков, характеризующих отдельные территории глинистой полупустыни междуречья Волга-Урал в пределах области. Выделены: северные, центральные и южные варианты пойменных (по р. Урал), припойменных плакорных и удалённых от поймы центральных плакорных территорий. Плакорные участки имеют размеры около 50–70 км с севера на юг и 20–50 км с запада на восток, пойменные – длину вдоль русла р. Урал около 70–80 км, в ширину – не более 1 км. Были выделены следующие районы: 1) северная группа – пойма р. Урал по обоим берегам на территории Зелёновского, Приурального, б. Каменского, Теректинского, Бурлинского и Чингирауского административных районов; 2) плакорные участки в этих же местах; 3) луго-степной (северная часть Фурмановского района); 4) Приуральный полупустынный (приуральная часть главным образом Чапаевского административного района – до пос. Калмыково); 5) «чапаевская» пойма (пойма р. Урал в тех же пределах); 6) Приуральный пустынный (прилежащий к пойме участок глинистой полупустыни в пределах Тайпакского района южнее пос. Калмыково); 7) «калмыковская» пойма (в тех же пределах); 8) Центральный полупустынный (в пределах Фурмановского и Казталовского административных районов с более северным участком «лугостепи» и собственно центральным участком полупустыни); 9) юг Центрального полупустынного по границе с севером Волго-Уральских песков (стац. Кисык-Камыш). На Левобережье выделено 7 участков (кроме общего с Приуральем северного участка поймы): два пойменных – центральный и южный, аналогично таковым на Правобережье; два прилежащих к этим пойменным участкам и три центральных плакорных участка – северный, центральный и южный. Приводимые результаты получены стандартными методами учёта зверьков ловушками Геро.

4.1.3.1. Пойма р. Урал

4.1.3.1.1. Северная часть поймы

В 1975 г. по обоим берегам р. Урал при высокой численности (31.5 на 100 лс в мае-июле) соотношение видов было следующим: малая лесная мышь доминировала (48.2% в отловах), домовая мышь составила 19.4%, европейская рыжая полёвка – 15.6%, обыкновенная – 8.7%, хомячок Эверсмана – 0.6, водяная полёвка – 6.2%, малая белозубка – 0.3%, обыкновенная бурозубка – 0.4%, 0.8% – прочие виды (многолетние средние см. табл. 25 и 27). При этом на правом берегу в мае-июле поддерживалась более низкая численность (20.8), а на левом – более высокая (34.6).

4.1.2.1.2. Правобережная пойма

«Чапаевская» пойма. Средняя численность за ряд лет (1973–1984 гг.) здесь заметно ниже, чем в более северной части поймы и составляет 3.7 весной и 8.8 на 100 лс осенью. В населении зверьков здесь по сравнению с северной частью приуральной поймы резко снижена доля европейской рыжей полёвки и обыкновенной бурозубки,

Таблица 25. Соотношение видов мелких млекопитающих в различных участках поймы р. Урал по данным учёта ловушками Геро в разные периоды учётов. Среднегодовые данные

Период	число зверьков		Процентное соотношение видов									
	Абс.	На 100 лс	ПП**	ТП	ДМ	МЛМ	ПМ	ОП	МБ	ОБ	РП	Прочие
Северные участки												
1958–2000	нд	34.6	-	-	19.35	48.24	-	8.7	0.25	20.8	15.58	ХЭ -0.63 ВП -6.16; проч. -1.14
«Чапаевская» пойма, правобережье												
1950–2002	2885	6.3	-	0.104	12.13	64.42	-	22.05	0.173	0.624	-	0.06*)
«Калмыковская» пойма, правобережье												
До 1950	37	0.6	51.35	5.71	35.14	-	8.11	-	-	-	-	-
1951–1979	нд	5.4	-	14.99	20.41	47.16	-	15.17	1.28	-	-	-
1980–2002	нд	7.3	-	-	44.15	30.79	-	25.06	-	-	-	-
За все годы	нд	4,3	17,12	6,90	33,23	23,65	2,70	13,41	0,43	-	-	-

*) стП – 0.208; ОХ – 0.035; сл. – 0.035; СтМ – 0.07; ММ – 0.1%

**) обозначения названий видов см. табл. 22. Кроме того: ТП – тамарисковая песчанка; ПП – полуденная песчанка, ПМ – полевая мышь; ВП – водяная полёвка; РП – европейская рыжая полёвка; ОХ – обыкновенный хомяк; ОБ – обыкновенная бурозубка; ММ – мышь-малютка

появляется тамарисковая песчанка, возрастают доли обыкновенной полёвки и малой лесной мыши за счёт исчезновения или резкого снижения численности второстепенных видов.

«Калмыковская» пойма. При сравнении с более северным участком поймы в этом выделе появляется полуденная песчанка (только до 1950 г.), возрастают доли домовый мыши, тамарисковой песчанки, малой белозубки, падает доля лесной мыши, исчезают рыжая полёвка, бурозубки, мышь-малютка и другие редкие виды. Если в северных участках поймы отмечено более 8 видов мелких млекопитающих, в центральных – 11, то на юге – 7, а последние полвека – 5. По сравнению с концом 30-х – 40-ми гг. XX в. к его концу произошло заметное изменение видового состава мелких млекопитающих поймы: исчезли нередкие в начале наблюдений полуденная песчанка и полевая мышь, появились не отмеченные ранее малая лесная мышь, обыкновенная полёвка и малая белозубка. Численность зверьков, низкая в начале периода наблюдений (0.6 на 100 лс), позже возрастает до 5.4–7.3 в среднем за 1950–70-е и 1980–2000-е гг. Доля тамарисковой песчанки в населении зверьков со временем также заметно возрастает.

Интересно заметить, что южнее, в пределах Гурьевской области уже возле северной границы поймы р. Урал теряет лесистость, затем сокращаются и постепенно исчезают и другие пойменные биотопы. Вследствие этого малая лесная мышь исчезает, доля обыкновенной полёвки среди мелких мышевидных млекопитающих падает до 3.0–8.1%, а домовый мыши – возрастает до 85.1–96.8% (Ротшильд с соавт., 1969).

4.1.3.1.3. Левобережная пойма

В Зауральной пойме численность зверьков немного ниже, чем в Приуральной. Средняя численность в районе «чапаевской» поймы составляет весной 4.4 (12 лет учётов), осенью – 6.24 (7 лет), табл. 26. При этом около двух третей приходится на малую лесную мышь (63.6%), 27.1% – на домовую мышь, 18.9 – на обыкновенную полёвку. Таким образом, здесь население мелких млекопитающих левобережной поймы сходно с таковым правобережной по уровню численности доле фонового вида – малой лесной мыши. Доля домовой мыши на левобережье несколько снижена за счёт обыкновенной полёвки.

В «калмыковской» пойме Зауралья численность зверьков почти столь же низка, как и в Приуралье, видовой состав гораздо беднее, чем в «чапаевской» (более северной) пойме Зауралья, соотношение видов сходно (хотя доля домовой мыши несколько выше за счёт обыкновенной полёвки). При сравнении право- и левобережных участков поймы оказывается, что численность в левобережном участке лишь не намного ниже, чем на аналогичном правобережном, доля домовой мыши выше, а малой лесной мыши и обыкновенной полёвки та же. Видовое богатство в пойме на правом берегу составляет 7, на левом – 9 видов.

Из табл. 27 видно, что доминирование (по числу лет максимальной доли в населении) малой лесной мыши на правом и левом берегах р. Урал от севера к югу падает, особенно резко – на правом берегу. Доля лет с доминированием домовой мыши возрастает на обоих берегах от севера к югу, особенно – на правом берегу. Доминирование обыкновенной полёвки изредка имеет место на «чапаевском» участке левобережья, в других случаях не наблюдается. Соответственно меняется доля зверьков того или иного вида в населении мелких

Табл. 26. Численность и соотношение видов мелких млекопитающих в различных участках глинистой полупустыни Зауралья (в % от общего числа пойманных при учётах ловушками Геро, 1937–2002 гг.)

ЛЭР	Экз. на 100 лс	Процентное соотношение видов									
		ДМ	МЛМ	ОП	ХЭ	ВП	МБ	ОХ	ОбщП	СтП	РП
Плакоры											
Северные районы	9.59	14.5	69.2	8.8	-	-	-	-	-	-	14.5
Джамбейтинский полупустынный	6.0	35.1	34.4	22.8	-	0.02	0.3	0.5*	-	-	-
Пустынный, юг Зауралья	3.91	60.8	11.0	24.8	1.4	0.02	0.2	-	-	0.11**	-
Участки, прилежащие к р. Урал											
Полупустынный	4.8	43.5	19	10.0	24.5	-	-	-	-	-	Пр. 2.1
Пустынный	4.4	40.7	23.8	23.6	0.2	0.2	1.2	-	-	-	ГП 6.0 ПМ 0.1
Пойма р. Урал											
Полупустынный	5.3	9.5	66.5	22.4	0.04	-	0.11	0.11	-	-	Сл.0.04СтМ 0.1 ***
Пустынный	7.78	16.5	60.4	16.5	-0.3	-	-	-	-	-	-

* Кроме того, ОБ – 0.02; ** Кроме того, СХ – 0.1; СтМ – 0.004; СтП – 0.11; ОБ – 0.04; ГП – 1.3; ПП – 0.2; *** Кроме того, сл. – 0.04; ТП – 0.1. Обозначения названий видов см. табл. 22, 25

Таблица 27. Доминирование основных видов в населении мелких млекопитающих поймы р. Урал. Вне скобок показан процент лет, когда доминировал тот или иной вид, в скобках – доля вида в населении зверьков

берег	ЛЭР	МЛМ	ДМ	ОП
Правый	Полупустынный («чапаевская» пойма), 13 лет наблюдений	76.9 (63.78)	23.1 (40)	0 (13.13)
	Пустынный («калмыковская» пойма), 6 лет	16.7 (38.98)	83.3 (32.53)	0 (20.42)
Левый	Полупустынный («чапаевская» пойма), 11 лет	72.7 (63.6)	18.2 (27.1)	9.09 (18.87)
	Пустынный («калмыковская» пойма), 7 лет, доминирование Совместное доминирование	28.57 28.57 (42.25)	42.85 28.57 (44.48)	0 0 (11.84)

млекопитающих. Мы рассчитали также долю лет, когда доминировал тот или иной вид в населении зверьков (табл. 27)

4.1.3.1.4. Заключение по населению зверьков поймы р. Урал

Итак, можно выявить общую тенденцию в структуре населения мелких млекопитающих поймы р. Урал на протяжении около 300 км меридианальной части его течения: 1) на севере заметно повышена суммарная численность зверьков (почти в три раза); 2) там же довольно высока численность и доля в доминировании европейской рыжей полёвки при полном отсутствии тамарисковой песчанки. К югу исчезает рыжая полёвка, падает и численность водяной полёвки, и домовый мыши, не говоря о лесной мыши. Доля малой лесной мыши оказывается максимальной в центре области, в полупустынном ЛЭР. Доля домовый мыши возрастает от северного участка к полупустынному и пустынно-му от 20 до 30–40%. Доля обыкновенной полёвки на обоих берегах возрастает от севера к полупустынному пойменному участку, а от полупустынного к пустынному – немного падает на левом и возрастает – на правом берегу. Доля тамарисковой песчанки от «чапаевской» к «калмыковской» пойме левобережья значительно возрастает. Существенной особенностью населения мелких млекопитающих юга левобережной поймы является недавнее её заселение большой песчанкой, которая образует ленточные поселения вдоль р. Урал (см. раздел 8.3.2), а также менее многочисленной краснохвостой песчанкой.

4.1.3.2. Плакорные участки глинистой полупустыни, прилежащие к пойме р. Урал

4.1.3.2.1. Волго-Уральское междуречье

Численность и соотношение видов зверьков показаны в табл. 28. На прилежащем к «чапаевской» пойме полупустынном участке по сравнению с таким же пойменным участком общая численность повышена от 6.3 до 12.1 на 100 лс, доля домовый мыши в населении зверьков повышена от 12.13 до 43.6%, снижены доли малой лесной мыши (от 64.4 до 43.6%) и обыкновенной полёвки (от 22.1 до 14.6%). Прочие виды исчезают. Южнее, на широте «калмыковской» поймы, в прилежащем к пойме участке плакора численность снижена почти вдвое по сравнению с таковым более северным и, в гораздо меньшей доле, с соседним пойменным участками, видовой состав обеднён по сравнению с обоими выше названными участками. Доля домовый мыши максимальна (60%) за счёт малой лесной мыши, которой больше в «калмыковской» пойме и столько же, сколько в более северном прилежащем к пойме участке.

Таблица 28. Численность и соотношение видов мелких млекопитающих в различных плакорных участках глинистой полупустыни Волго-Уральского междуречья (в %% от общего числа пойманных при учётах ловушками Геро, 1937–2002)

ЛЭР	Экз. на 100 лс	Процентное соотношение видов									
		ДМ	МЛМ	ОП	ХЭ	ВП	МБ	ОХ	ОбщП	СтП	РП
Участки плакоров, прилежащие к р. Урал											
полупустынный	12.14	43.2	43.6	14.6	-	-	-	-	-	-	-
пустынный	5.5	60	40	-	-	-	-	-	-	-	-
Центральные части плакоров											
Северные районы	12.5	39.5	47.9	6.1	-	-	-	-	-	-	6.3
Центральный полупустынный, «луго-степь»	5.82	62.9	11.4	22.9	-	2.9	8.6	-	-	-	-
Центральный полупустынный	9.16	45.4	31.3	21.5	0.96	-	0.1	0.1	0.4	0.1	-
Юг полупустыни	1.6	50	50	-	-	-	-	-	-	-	-

Обозначения названий видов см. табл. 22, 25.

4.1.3.2.2. Зауралье

Из табл. 26 видно, что на прилежащих к пойме р. Урал участках численность немного ниже, чем в пойме на широте Чапаева (полупустынные участки), и значительно ниже, чем в пойме на широте Калмыково (пустынные участки). В прилежащей к «чапаевской» пойме части плакоров по сравнению с теми же участками поймы заметно снижено видовое богатство; резкое доминирование малой лесной мыши в населении зверьков (66.5%) сменяется доминированием домового мыши (43.5% в населении против 9.5% в пойме), вдвое уменьшается доля обыкновенной полёвки за счёт увеличения доли хомячка Эверсмманна (от 0.04 до 24.5%).

В прилежащем к «калмыковской» пойме участке плакора, как и в более северном участке, происходит заметное увеличение доли малой лесной мыши по сравнению с поймой (60.4% против 23.8%) и возрастание доли домового мыши (до 40.7% по сравнению с 16.5% в соответствующем участке поймы). Доля хомячка Эверсмманна заметно не меняется. Необходимо отметить, что тамарисковые песчанки существуют как вид в «чапаевской» пойме, но табл. 27 их не показывает, поскольку их отлавливают в капканы, в ловушки Геро они попадают случайно.

4.1.3.2.3. Заключение к разделу о населении участков плакоров прилежащих к пойме

Итак, на северных плакорных участках по обе стороны от р. Урал численность зверьков сходная и довольно высокая (около 5 весной и 20 – осенью, среднегодовая около 12–13), при постоянном доминировании лесной мыши. Второе место занимают рыжая полёвка или домовая мышь.

Далее к югу численность на плакорных участках снижается от 6.0 на широте «чапаевской» поймы до 3.9 южнее, на широте «калмыковской» поймы. Аналогично снижается и доля малой лесной мыши в населении зверьков (соответственно от 34.4 до 11%), а доля домового мыши возрастает от 14.5 на севере до 35.1% на широте «чапаевской» поймы и до

60.8% – на широте «калмыковской» поймы. Доля обыкновенной полёвки в обоих последних участках плакоров выше, чем на севере и составляет 22.8–24.8%, а рыжая полёвка исчезает из числа доминантов и субдоминантов. Сравнивая эти данные с таковыми по Волго-Уральскому междуречью, видим, что снижение общей численности зверьков характерно для обоих регионов. Доля домового мыши на правом берегу закономерно колеблется в пределах 45–63%, а доля малой лесной мыши в населении зверьков возрастает от 11% на севере до 50% на юге за счёт исчезновения обыкновенной полёвки из числа массовых и обычных видов.

4.1.3.3. Центральные плакорные участки полупустыни

4.1.3.3.1. Волго-Уральское междуречье

В правобережной плакорной части северного участка при довольно высокой численности (многолетняя средняя 12.5 экз. на 100 лс) слабо доминирует малая лесная мышь (47.9%), велика доля домового мыши (39.5%), а европейская рыжая и обыкновенные полёвки относительно малочисленны (табл. 29). По сравнению с северными участками поймы р. Урал на плакоре численность снижена (от 34.6 до 12.5), возрастает доля домового мыши в населении зверьков (от 19.4 до 39.5%); доли малой лесной мыши и обыкновенной полёвки сохранились примерно теми же, а доля европейской рыжей полёвки заметно снизилась от 15.6% до 6.3% в населении. Землеройки – малая белозубка и обыкновенная бурозубка, обычные в пойме, на плакоре не попадались, также как другие, более редкие зверьки.

Центральные плакорные участки правого берега р. Урал на севере характеризуются сходной с прилежащими к пойме р. Урал довольно высокой многолетней средней численностью, постепенно снижающейся при движении к лугостепи и центральному полупустынный району до 5.8–9.2 на 100 лс и далее к югу – до 1.6. На центральных плакорных участках, по сравнению с прилежащими к пойме плакорными участками, также наблюдается повышение к югу доли домового мыши в населении, которая снижена в полупустыне (особенно в «лугостепи»); отмечается также уменьшение долей малой лесной мыши (в прилежащих к пойме участках полупустыни – 40, на центральных плакорах – 31–11%) при сходной доле в 40–50% на юге. Доля обыкновенной полёвки в полупустынных участках центральных плакоров выше, чем на прилежащих к пойме участках плакоров (21–22% против 14.6%); южнее обыкновенная полёвка на центральных частях плакоров малочисленна, учётами не отмечена. Центральный полупустынный плакорный район Волго-Уральского междуречья характеризуется максимальным видовым богатством: по учётам ловушками Геро там зафиксировано 8 видов против 2–5 в других плакорных участках.

Сравнивая в табл. 29 различные участки глинистой полупустыни Волго-Уральского междуречья, видим, что в пойме р. Урал и прилежащих к пойме плакорных участках численность падает от севера к югу. В центральных частях плакоров это изменение выражено слабо. Вероятно, градиент условий в пойме от севера к югу меняется сильнее, чем в центре плакорных участков.

В пойме р. Урал лесная мышь доминирует везде, хотя её доля в населении зверьков и процент лет, когда она является доминантом, к югу падает, а домового мыши – возрастает.

Из табл. 29 видно также, что в северной части Волго-Уральского междуречья численность зверьков падает от поймы к плакорам, при этом также сменяется доминирующий вид: лесная мышь в пойме и участках плакоров, прилежащих к пойме и домовая мышь – в центральных участках плакоров. На севере поймы доминирование лесной мыши наблюдалось лишь в 16.7% лет, домового – в 83.3% лет. В приуральных плакорах на севере доминировала лесная мышь, реже – домовая. На плакорах в две трети лет доминировала домовая, а в одной трети – обыкновенная полёвка.

В центральной части междуречья максимальная численность отмечена на Приуральных участках, от поймы к центральным плакорным участкам численность уменьша-

Таблица 29. Характеристика населения мелких млекопитающих различных участков глинистой полупустыни Волго-Уральского междуречья

Часть междуречья	Показатель	Пойма р. Урал	Приуральные плакорные участки	Центральные плакорные участки
Север	Среднегодовая численность	20.8	13.8	5.82
	Доминирующий вид, в скобках – его доля в населении	ЛМ (48.2)	ЛМ (41.14)	ДМ (62.86)
	Процент лет доминирования: МЛМ ДМ ОП	16.7 83.4 -	62 20 -	- 66.7 33.3
Центр	Среднегодовая численность	6.26	12.14	9.16
	Доминирующий вид, в скобках – его доля в населении	ЛМ (63.78)	ЛМ (43.56)	ДМ (45.37)
	Процент лет доминирования: МЛМ ДМ ОП	100 - -	76.9 23.1 -	30.77 53.85 7.69
Юг	Среднегодовая численность	6.47	3.25	1.56
	Доминирующий вид, в скобках – его доля в населении	ЛМ (38.98)	ЛМ И ДМ (по 50)	ДМ (43.9) и ОП (42.78)
	Процент лет доминирования: МЛМ ДМ ОП	66.7 Поровну с ОП 1 год из трёх	33.3 66.7	- 1 из 3, 1-год доминирование, совместное с ОП

ется. Доминирование лесной мыши в пойме сменяется совместным доминированием (в равных долях) обоих видов мышей, а в центральных плакорных участках доминирование переходит к домовый мыши. Доминирование видов сменяется от поймы к центральному плакорам в том же порядке, что и на севере: в пойме и Приуралье доминирует лесная мышь, доля которой постепенно падает, а в центральных плакорам доминирование переходит к домовый мыши. Число лет с доминированием лесной мыши падает от 100% в пойме до 76.9% лет в Приуральном и 30.78% – в центральном плакорном участке.

На юге междуречья многолетняя средняя численность зверьков, как и на севере, снижается на плакорных участках и замещается равным доминированием домовый мыши и обыкновенной полёвки. Доля лет, когда доминирует лесная мышь, падает от двух третей лет до одной трети в приуральных участках и до нуля – в центральных плакорных участках.

Таким образом, в Волго-Уральском междуречье, как правило, происходит отмеченное ранее снижение численности мелких зверьков от поймы р. Урал к центральному плакорным участкам с одновременной сменой доминирования лесной мыши на таковое домовый мыши и, в меньшей степени, обыкновенной полёвки.

Сравнивая численность и соотношение наиболее многочисленных видов на севере региона, видим, что центр и прилегающие к пойме участки плакоров здесь сходны по многолетнему среднему уровню численности и доминированию двух основных видов мелких млекопитающих – малой лесной и домовый мышей. В центральном лугостепном плакор-

ном участке по сравнению с северным плакорным участком численность заметно снижена (от 12.5 до 5.8 экз. на 100 лс); аналогичным образом там снижена доля малой лесной мыши (от 47.4 до 11.4%) за счёт увеличения доли домового мыши (от 39.5 до 62.9%). Здесь попадались водяная полёвка и малая бурозубка, но не была поймана европейская рыжая полёвка, нередкая на плакорах далее к северу.

Южнее, на широте «чапаевской» поймы, в Центральном полупустынном ЛЭР на центральном плакорном участке по сравнению с таковым, но прилежащем к пойме, доля домового мыши сходная (43–45%), а малой лесной мыши снижена (от 43 до 31.3%), за счёт увеличения доли обыкновенной полёвки (от 14.6 до 21.5%). Видовой состав при том же сравнении богаче на центральном плакоре, чем на прилежащем к пойме за счёт степных полёвок, обыкновенного хомяка, хомячка Эверсмана, малой белозубки.

Ещё южнее, на центральных участках плакора численность ещё ниже, видовой состав обеднён до двух видов (домовая и малая лесная мыши), также как и в соседнем, прилежащем к «калмыковской» пойме, участке плакора.

В целом от севера к югу на плакорах центральной части Волго-Уральского междуречья общая численность падает от севера к югу (в центральных плакорных участках от 12.5 до 1.6 на 100 лс). Доля домового мыши немного возрастает, хотя и не столь значительно, как в пойме. Доля обыкновенной полёвки на плакорах обоих типов от севера к центру возрастает, а затем, южнее, снова падает, тогда как в пойме она возрастает от севера к югу. Доля малой лесной мыши меняется неопределённо.

В итоге в Волго-Уральском междуречье от севера к югу в пойменных, прилежащих к пойме, а также на центральных плакорных участках общая численность зверьков снижается, соотношение видов меняется в сторону сокращения доли малой лесной мыши и возрастания роли домового мыши, иногда обыкновенной полёвки. Только на севере обитает достаточно многочисленная рыжая полёвка, которая южнее исчезает, и появляются песчанки. Численность тамарисковой песчанки в пойменных участках нарастает к югу.

4.1.3.3.2. Зауралье

На центральных плакорах левобережной части северного участка (табл. 30) при сходной с таковыми северного правобережья среднем уровне численности (9.6 и 12.5 на 100 лс) большую долю составляют малые лесные мыши (69.2 против 47.9%) и рыжие полёвки (14.5 против 6.3%) доля обыкновенных полёвок сходна (6–8.8%). Доля домовых мышей относительно мала и ниже, чем в Приуралье (14.5 против 39.5). В целом, в плакорных местобитаниях Зауралья численность весной составляет около 5–6 экз./100 лс, причём от половины до трёх четвертей зверьков составляют лесные мыши, второе место занимает рыжая полёвка, третья – обыкновенная, а домовая мышь оказывается на 4-м месте. К осени численность возрастает до примерно 20 экз./100 лс; доли домового мыши, а на левобережье – и рыжей полёвки – возрастают за счёт малой лесной мыши и обыкновенной полёвки.

В Зауралье (табл. 30), как и в Волго-Уральском междуречье, многолетний средний показатель численности меняется в сторону снижения от пойменных участков к Приуральным и далее – к центральным плакорным на севере и юге области, а в центре нет чёткой градации численности. На севере доминирование малой лесной мыши сохраняется в пойме и на центральных плакорах. В центре Зауралья, как и в междуречье, доминирование лесной мыши сохраняется и в пойме, и в Приуральном плакорном участке, сменяясь доминированием домового мыши в центральных плакорных. Процент лет, когда малая лесная мышь доминирует в пойме, несколько ниже такового в Волго-Уральском междуречье (за счёт домового мыши и реже – обыкновенной полёвки), а в центральных плакорных участках такой же, как и в соответствующем участке правобережья р. Урал. На юге Зауралья численность зверьков везде – и в пойме, и в прилежащих к пойме участках плакоров, и на центральных плакорных участках – ниже, чем в Волго-Уральском междуречье, при этом порядок снижения численности от поймы

Таблица 30. Характеристика населения мелких млекопитающих различных участков глинистой полупустыни Зауралья

Часть междуречья	Показатель	Пойма р.Урал	Приуральные плакорные участки	Центральные плакорные участки
Север	Среднегодовая численность	20.8	нд	13.03
	Доминирующий вид (в скобках – его доля в населении)	ЛМ (48.2)	нд	ЛМ (61.54)
	Процент лет доминирования: МЛМ ДМ ОП	16.7 83.4 -	нд	100 - -
Центр	Среднегодовая численность	5.32	4.8	6.0
	Доминирующий вид, в скобках – его доля в населении	ЛМ (63.6)	ЛМ (47.6)	ДМ (35.14)
	Процент лет доминирования: МЛМ ДМ ОП	72.73 18.18 9.09	нд	33.3 50 16.67
Юг	Среднегодовая численность	7.84	4.4	3.91
	Доминирующий вид, в скобках – его доля в населении	ЛМ (52.9)	ДМ (45.11)	ДМ (60.83)
	Процент лет доминирования: МЛМ ДМ ОП	83.3 16.7 0	28.57+28.57* 42.85 + 28.57*	17.86 71.43 3.57+7.14**

* содоминирование в равных долях (ДМ/МЛМ); ** содоминирование в равных долях (ДМ/ХЭ);

к центральным плакорам сохраняется, как и в междуречье. Процент лет доминирования лесной мыши снижается, а домовой мыши – нарастает от поймы к приуральным плакорным и затем – к центральным плакорным участкам. В центральных плакорных участках юга Зауралья, как и в Волго-Уральском междуречье, встречаются годы доминирования обыкновенной полёвки.

4.1.3.3.3. Заключение к разделу о населении центральных участков плакоров

Сравнивая Волго-Уральское междуречье и Зауралье, можно заключить, что численность зверьков оказывается более высокой на севере и юге Зауралья, тогда как в центральной части области она повышена в междуречье (табл. 29 и 30). Общий характер смены доминирования основных видов по обе стороны р. Урал сходен: при переходе от северных к южным и от пойменных к центральным плакорным участкам происходит замена лесной

мышь на домовую, иногда с примесью обыкновенной полёвки, при несколько большей общей доле в населении зверьков малой лесной мыши в Зауралье.

Итак, выявленные в Волго-Уральском междуречье закономерности пространственной динамики населения мелких млекопитающих на центральных участках плакоров от севера к югу региона подтверждаются и в Зауралье: 1) постепенный спад общей численности к югу; 2) возрастание удельного веса домовой мыши за счёт сокращения доли малой лесной мыши, реже – обыкновенной полёвки.

4.1.4. Перекрывание экологических ниш по участкам территории

Анализ перекрывания экологических ниш по участкам территории области I_g (табл. 31) показал, что сильнее всего перекрываются, как обычно, экологические территориальные ниши у массовых видов: пары домовая мышь – обыкновенная полёвка, малая лесная мышь – обыкновенная полёвка – особенно в Волго-Уральском междуречье, у малой белозубки – с домовой мышью, обыкновенной полёвкой, малой лесной мышью, у рыжей полёвки с малой лесной мышью – на левобережье. Перекрывание экологических ниш по территории сходно в Волго-Уральском междуречье и в Зауралье для наиболее многочисленных видов (домовая мышь, обыкновенная полёвка, малая лесная мышь, хомячок Эверсмanna, тамарисковая песчанка). Для некоторых немногочисленных видов средневидовой показатель перекрывания экологических ниш ниже на левом берегу р. Урал (полевая мышь, степная пеструшка, слепушонка, мышь-малютка, полуденная песчанка, обыкновенный хомяк); у нескольких видов – малой белозубки, европейской рыжей и водяной полёвок этот показатель выше на левобережье, чем в Волго-Уральском междуречье.

Перекрывание экологических ниш мелких млекопитающих на соседних территориях и сравнительные данные приведены в табл. 32. При изучении распределения массовых видов грызунов дельты Волги в 1964–1967 гг. уже после зарегулирования её стока (Касаткин В. И. с соавт., 1969) по трём участкам – верхней, средней и нижней частям дельты авторы показали, что наиболее часто здесь встречаются три вида: 1) домовая мышь (доминант, численность падает от 12.5 экз./100 лс в верхней части дельты до 8.2 в средней и 5.6 в нижней части дельты); 2) полевая мышь – более влаголюбивый вид-субдоминант, роль её возрастает от верхней к средней и далее к нижней части дельты, где возрастает и численность: от верхней части дельты (1.2 экз./100 лс) к средней (2.0) и далее – к нижней части (5.2). Соответственно, более редкий мезофильный вид-субдоминант – обыкновенная полёвка – встречается реже, её численность составляет 0.2 в верхней и средней частях дельты, возрастает в южной части (1.1). Оказалось, что перекрывание экологических ниш² по участкам поймы здесь максимально у субдоминанта полевой мыши (0.727), меньше – у обыкновенной полёвки (0.656) и минимально, хотя и достаточно велико – у домовой мыши (0.525). Эти показатели значительно выше таковых для тех же видов в Западном Казахстане (см. выше). Можно предполагать, что различия связаны с разными уровнями численности зверьков в этих регионах, хотя зависимость не всегда чёткая. Аналогичный показатель, рассчитанный нами для зверьков Северо-Западного Кавказа и Предкавказья (Окулова с соавт., 2007б), а также по областям Центрального Черноземья (Окулова с соавт., 2007а), как видно из табл. 32, для домовой мыши выше всего в Центральном Черноземье (где она в природе немногочисленна) и в пойме р. Волги (где она вид-доминант), ниже в Западном Казахстане и минимален – на Кавказе, где домовая мышь редка на полях, обычна – в тростниках низовий Кубани. Для малой лесной мыши соответственный максимум перекрывания наблюдается в Центральном Черноземье, средний – на Кавказе (в обоих регионах лесная мышь – вид-доминант) и минимальный – в Западном Казахстане. Аналогичные выводы можно сделать и для других видов. Наибольшее перекрывание наблюдается в Волжской дельте, меньшее – в Центральном Черноземье и минимальное – в Западном Казахстане.

² Рассчитано нами по данным авторов

Таблица 31. Перекрывание экологических ниш мелких млекопитающих по участкам территории глинистых полупустынь Волго-Уральского междуречья (поддиагональная матрица) и Зауралья (наддиагональная матрица).

	ДМ	ОП	ЛМ	СХ	ХЭ	МБ	РП	ВП	ОБ	ОХ	ТП	ПП	Ст.м	ММ	Слеп.	Ст.п	ПМ	Исп
ДМ	-	0.828	0.667	0.131	0.316	0.660	0.444	0.373	0.409	0.144	0.248	0.131	0.145	0.028	0.028	0.131	0.216	0.306
ОП	0.734	-	0.726	0.096	0.248	0.602	0.372	0.303	0.434	0.197	0.218	0.096	0.167	0.118	0.118	0.096	0.103	0.289
ЛМ	0.542	0.527	-	0.012	0.203	0.609	0.641	0.479	0.586	0.119	0.061	0.012	0.123	0.100	0.100	0.012	0.030	0.287
СХ	0.181	0.064	0.094	-	0.037	0.052	0.	0.0004	0.009	0	0.155	1.0	0.003	0	0	0.037	0	0.090
ХЭ	0.277	0.311	0.421	0	-	0.200	0.148	0.153	0.163	0.011	0.044	0.0037	0.863	0.003	0.003	0.052	0.007	0.152
МБ	0.350	0.409	0.057	0	0.085	-	0.341	0.499	0.665	0.149	0.376	0.047	0.037	0.039	0.039	0	0.143	0.430
РП	0.314	0.212	0.185	0.098	0.598	0.070	-	0.795	0.676	0.0	0	0	0	0	0	0.0004	0	0.210
ВП	0.266	0.258	0.509	0	0.598	0.333	0.107	-	0.677	0.029	0.005	0.0004	0.002	0	0	0.009	0.004	0.208
ОБ	0.136	0.114	0.148	0	0	0.147	0	0	-	0.067	0.028	0.009	0.099	0.31	0.31	0	0	0.278
ОХ	0.169	0.276	0.453	0	0.402	0.213	0	0	0.214	-	0.019	0	0.059	0.061	0.061	0.155	0	0.067
ТП	0.130	0.196	0.122	0	0	0.302	0	0	0	0	-	0.155	0.022	0.019	0.019	1.0	0.826	0.220
ПП	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.03	0	0	0.003	0	0.033
Ст.м	0.136	0.114	0.148	0	0	0.147	0	0	1.0	0.214	0	-	-	0.093	0.093	0	0	0.103
ММ	0.136	0.114	0.148	0	0	0.147	0	0	1.0	0.214	0	-	-	-	1.0	0	0	0.111
Слеп	0.136	0.114	0.148	0	0	0.147	0	0	1.0	0.214	0	-	1.0	1.0	-	0.37	0	0.116
Ст. п	0.136	0.114	0.148	0	0	0.147	0	0	1.0	0.214	0	-	1.0	1.0	1.0	-	0	0.116
ПМ	0.828	0.196	0.122	0	0	0.198	0	0	0	0	1.0	-	0	0	0	0	-	0.083
Исп	0.252	0.250	0.258	0.029	0.179	0.183	0.106	0.138	0.317	0.172	0.117	0-	0.317	0.317	0.317	0.317	0.317	0.110-

Обозначения видов см. табл. 21, 24

Таблица 32. Видовой показатель перекрытия ниш по участкам территории I_g в разных частях ареалов для некоторых видов мелких млекопитающих

Место вид	ВУМ, глинистые ландшафты	Зауралье, глинистые ландшафты	ВУП	Волжская дельта	С-З Кавказ и Предкавказье	Центральное Черноземье
ДМ	0.252	0,306	0.342	0.525	0.249	0.570
МЛМ	0.258	0.287	0.349	-	0.436	0.52
ПМ	0.216	0.083	-	0.727	0.322	0.671
ВП	0.138	0.208	-	-	-	-
ОП	0.250	0.289	0.453	0.656	0.213	0.610
РП	0.106	0.210	-	-	-	0.680
СХ	0.029	0.09	0.428	-	-	0.560
ОХ	0.172	0.067	-	-	-	0.397
ХЭ	0.179	0.152	0.353	-	-	-
ТП	0.117	0.220	-	-	-	-
ПП	-	0.093	-	-	-	-
СтП	0.317	0.116	0.496	-	-	-
СтМ	0.317	0.103	0.529	-	-	-
Слеп	0.317	0.116	1.0	-	-	-
ОБ	0.317	0.278	-	-	-	0.627
МБ	0.183	0.430	0.519	-	0.244	0.437
ММ*	0.317	0.110	-	-	-	0.610

Обозначения названий видов см. табл. 22, 25

4.1.5 Заключение к разделу 4.1

По видовому составу грызунов Волго-Уральское междуречье и Зауралье сходны с западной половиной Актюбинской и Мангистауской областями. От западных границ Казахстана далее к востоку в его северной половине и в центре вокруг Каспия происходит смещение природных зон к югу. Более аридный облик ландшафтов Волго-Уральского междуречья и прочей части западного Казахстана до Мугоджар по сравнению с более восточными территориями связан, вероятно, с рельефом местности и воздействием Каспийского моря, способствующими потеплению и иссушению климата, формированию фаун более южного типа, чем в более восточных районах, где природные зоны спускаются к югу и в составе фауны появляется ряд северных видов.

Основная закономерность территориальной смены населения мелких млекопитающих Западного Казахстана по глинистым ландшафтам состоит в том, что по мере аридизации условий (от севера к югу или от поймы р. Урал к центральным участкам плакоров) уменьшаются и численность зверьков и доля лесной мыши, в меньшей степени обыкновенной полёвки, а доля в населении зверьков открытых пространств домовая мышь возрастает. Это отмечается и по показателям численности, и по числу лет доминирования этого вида.

В Волго-Уральских песках многолетняя средняя численность уменьшается от северо-восточных окраин песков и северной, северо-западной их частей к центру и северо-востоку песков, при этом северная и северо-восточная части песков, как и их северо-восточная окраина, отличаются повышенной долей домовая мыши в населении зверьков. Северо-западная часть (Рын-пески) и особенно центр Волго-Уральских песков отличаются низкой долей домовая мыши как вида-доминанта и максимальной долей в населении видов содоминантов – серого хомячка (особенно в центре песков) и обыкновенной полёвки (особенно – в северо-западной части песков). Это связано с максимальным увлажнением северо-запада песков.

Средневидовой показатель перекрывания экологических ниш I_g по участкам территории для Западного Казахстана максимален у всех видов в песках, что говорит о благоприятности (богатстве ресурсов) мест обитания в песках по сравнению с другими частями области, когда конкурентные взаимоотношения слабы. В глинистых ландшафтах Зауралья I_g несколько выше, чем в Волго-Уральском междуречье, кроме некоторых видов более северного экологического облика. При сравнении I_g в Западном Казахстане с другими регионами оказывается, что они максимальны в районах Центрального Черноземья и Волжской дельты, а на Северо-Западном Кавказе и в Предкавказье близки к таковым в Западном Казахстане. Высокое значение I_g в Центральном Черноземье и Волжской дельте можно объяснить или богатством ресурсов, или сильной экологической разнородностью участков (леса и степь в Черноземье, сухие и сильно увлажнённые участки в дельте Волги), вследствие чего ни одна из жизненных форм зверьков не получает достаточной территории для обитания, хотя в других отношениях эти регионы благоприятны для наращивания численности зверьков.

4.2. СООБЩЕСТВА ПРИРОДНЫХ БИОТОПОВ

4.2.1. Биотопы песков

4.2.1.1. Общая характеристика

Пески отличаются большими, чем глинистая полупустыня, колебаниями условий как по рельефу, так и по растительности, защитным и кормовым характеристикам, засолённости. Чётко выделяются сообщества ашиков, мелко- и крупнобугристых песков, голых барханных песков и засолённых участков. Везде в песках основное деление экологических ниш происходит между малыми песчанками (см. раздел о гильдиях песчанок). То же пространство используют суслики (малый и жёлтый) и тушканчики, особенно мохноногий. Полёвки и другие мышевидные в этих условиях приурочены к зарослям злаков в межбарханных понижениях и у подножий барханов; эти заросли создают для них благоприятные условия как в отношении пищи, так и в отношении температуры и влажности (толстый слой отмерших стеблей), а также в плане защиты от хищников, особенно пернатых. Полуденная песчанка часто приурочена к зарослям полукустарничков и крупных пустынных травянистых растений (курай, кумарчик и др.), дающих корм и защиту от хищников и от палящих лучей солнца, тогда как тамарисковая песчанка предпочитает участки с кустарниками. Мохноногий тушканчик, нуждающийся для своего передвижения в обширных свободных от растительности пространствах, предпочитает придерживаться участков незакреплённых голых песков или их окраин. Пример размещения нор тамарисковых песчанок и других грызунов на участке северо-восточной части Волго-Уральских песков в биотопе мелкобугристых песков приведён на рис. 98.

Распределение зверьков по участкам пустыни показано в табл. 33.

Из табл. 33 видно, что домовая мышь – вид-доминант среди мелких млекопитающих открытых биотопов песчаной пустыни – преобладает в сухих биотопах в значительно большей степени, чем во влажных или в песках. При этом большая доля этого вида в населении зверьков наблюдается в северной и северо-восточной части, на окраинах песков по сравнению с центральной и северо-западной частями песков сохраняется в обоих типах биотопов, но во влажных биотопах домовая мышь оказывается доминантом не на всех участках, как то отмечено для сухих биотопов, а только на северо-востоке и на северо-восточной окраине песков. Обыкновенная полёвка большую долю в населении сухих биотопов составляет на северо-западе и севере песков, а во влажных биотопах – на севере и северо-востоке, но нигде не доминирует. Серый хомячок характерен для сухих биотопов только в центре песков, а во влажных встречается почти везде, доминируя в них в центре и в северо-восточной части песков.

В целом принцип распределения мелких млекопитающих по биотопам песков единообразен, поэтому мы не рассматриваем этот вопрос для каждого участка отдельно, а даём

Таблица 33. Соотношение основных видов грызунов в типах биотопов песчаной пустыни (в скобках – число точек-лет)

Показатель	вид	Центр песков	Северо-запад песков (ст. Урда)	Северо-восток песков (ст. Кзыл-Капкан)	Север песков (ст. Н. Казанка)	Северо-восточная окраина песков (ст. Байгазы)
Среднегодовая численность*,		0.958 (21)	1.723 (20)	0.90 (21)	3.630 (37)	2.766 (15).
Доли видов в населении зверьков в сухих биотопах, %%	ДМ	30.77	50	79.5	93.75	86.67
	ОП	-	30	20.5	6.25	6.67
	СХ	19.23	-	-	-	-
	Прочие	50	20	-	-	6.67
	n	26	10	39	32	15
Доли видов в населении зверьков во влажных биотопах, %%	ДМ	30.78	44.95	17.13	86.29	69.53
	ОП	-	7.34	25.41	12.52	3.91
	СХ	38.46	-	56.3	0.02	26.56
	Прочие	30.76	47.71	1.56	1,17	-
	n	18	109	181	4178	256
Доли видов в населении зверьков в песках, %%	ДМ	22.86	37.3	100	53.79	67.26
	ОП	47.14	8.47	-	10.91	4.42
	СХ	27.14	-	-	35.24	28.32
	Прочие	2.86	54.23	-	0.06	-
	n	70	59	1	1623	226

* В скобках – число лет учёта

результаты в целом по всей северной половине Волго-Уральских песков. Показатели численности и соотношения видов зверьков в различных биотопах песчаной пустыни показаны в табл. 34 и 35.

Соотношение видов зверьков в биотопах песков разного типа по данным учёта ловушками Геро (31138 лс) и капканами (общая площадь учёта капканами более 800 га, выставлено 140 тыс. капкано-суток) за 1937–2002 гг. показано в табл. 34. Из неё можно видеть, что главными доминантами оказываются тамарисковая и полуденная песчанки (29.5 и 28.2% в отловах), а также малый суслик (18.4% в отловах). За ними следуют домовая мышь (9% в отловах), тарбаганчик (5.9%) и серый хомячок (4%). Остальные виды встречаются реже. При этом в ашиках доминируют малый суслик (около 56% от всех отловленных зверьков) и тарбаганчик (18.4%). Довольно часто там встречается также полуденная песчанка (11.2%). В мелкобугристых песках чаще всего попадались полуденные (41.3%) и тамарисковые (27.63%) песчанки, домовые мыши (15.2%). В крупно-бугристых песках преобладают тамарисковые (56.7%) и полуденные (26.9%) песчанки, реже встречаются обыкновенные полёвки (5.9%). Излюбленным биотопом в песках для малого и жёлтого сусликов, малого тушканчика, тарбаганчика, хомячка Эверсманна, степной пеструшки оказались ашики, для домовой мыши, полуденной песчанки, большого тушканчика и серого хомячка – мелкобугристые пески, тогда как обыкновенная полёвка, тамарисковая песчанка, мохноногий тушканчик, слепушонка, малая белозубка, ушастый ёж, ласка предпочитали крупно-бугристые пески. Максимальная численность млекопитающих отмечена по учётам ловушками Геро в крупнобугристых песках (6.25 на 100 лс). При этом видовое богатство оказалось максимальным в ашиках (16 из 19, или 84.2% от числа встреченных в песках видов), меньше в мелко-бугристых песках (13 из 19, или 68.4%) и менее всего – в крупно-бугристых песках (12 из 19 видов, или 63.2%).

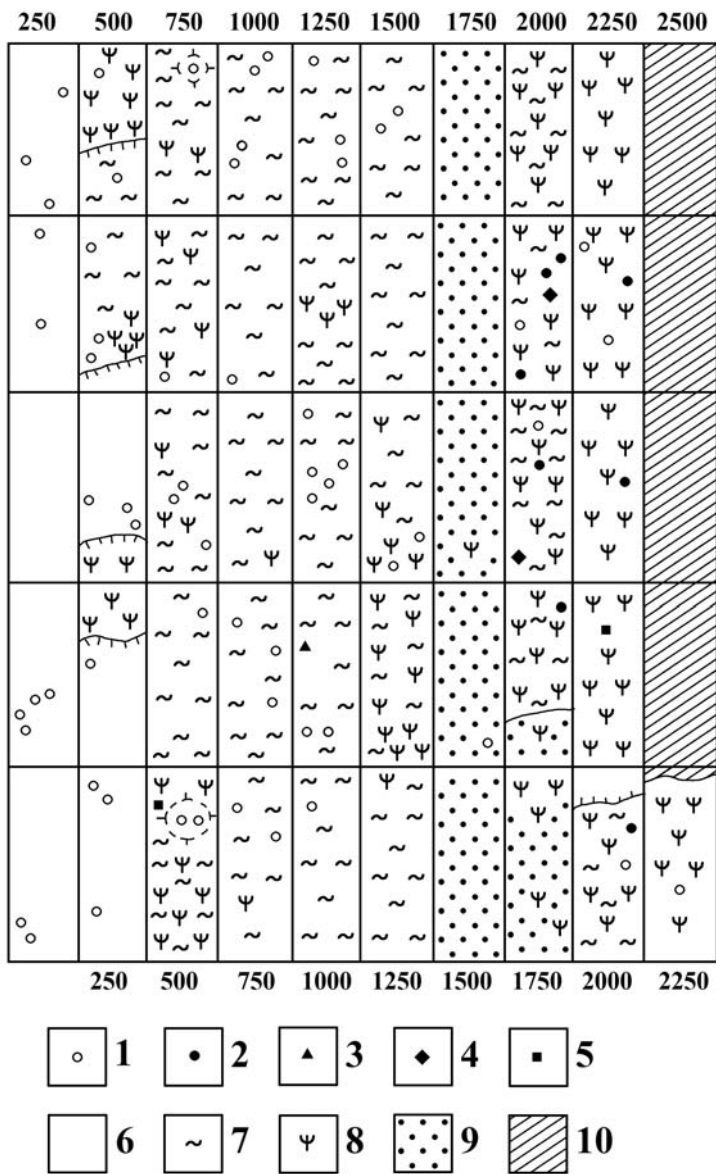


Рис. 98. Биотопическое размещение грызунов в ландшафте мелкобугристых песков. Волго-Уральские пески, северо-восточная часть, стац. Кзыл-Капкан. (Медзыховский, 1993).
 1 – малый суслик; 2 – тамарисковая песчанка; 3 – жёлтый суслик; 4 – каменка-пласунья; 5 – обыкновенная полёвка; 6 – ашик; 7 – закреплённые пески; 8 – кусты джингила; 9 – развеваемые пески; 10 – сор

В целом в северной половине Волго-Уральских песков по данным этих учётов в начальный период исследований наиболее многочисленным видом была полуденная песчанка. В других разделах мы показали, что для начального периода работ был характерен более богатый видовой состав мелких млекопитающих, чем в последующее время, и иное соотношение видов. Соотношение видов в отловах менялось по сезонам: в марте-июле резко преобладал малый суслик, с мая по август была довольно велика доля тушканчиков, а полуденная пес-

Таблица 34. Соотношение видов (%% от всех пойманных) мелких и средних млекопитающих по материалам капканно-площадочных учётов

Биотоп	ашики	Мелко-бугристые пески	Крупно-бугристые пески	Всего
Всего зверьков	707	1226	610	2543
Домовая мышь	2.83	15.17	3.61	8.97
Обыкновенная полёвка	0.28	0.98	5.90	1.97
Полуденная песчанка	11.17	41.32	26.89	29.49
Тамарисковая песчанка	4.67	27.63	56.72	28.23
Малый суслик	55.59	5.79	0.66	18.40
Жёлтый суслик	0.14	0.08	-	0.08
Мохноногий тушканчик	-	0.32	0.82	0.35
Малый тушканчик	2.97	0.40	-	1.02
Тарбаганчик	18.39	1.63	-	5.90
Большой тушканчик	0.14	0.32	-	0.20
Серый хомячок	1.00	5.79	3.93	4.01
Хомячок Эверсмана	1.84	-	-	0.51
Степная пеструшка	0.56	0.32	0.16	0.35
Слепушонка	-	-	0.16	0.04
Малая белозубка	0.14	-	0.16	0.08
Ёж ушастый	0.14	-	0.16	0.08
Ласка	-	0.16	0.82	0.28
Хорь степной	0.14	-	-	0.04

Таблица 35. Распределение мелких млекопитающих по типам биотопов в северной половине Волго-Уральских песков по данным стандартных учётов ловушками Геро (1939–2002 гг.)

Тип биотопа	Число лс	Всех зверьков на 100 лс	Соотношение видов, %%								
			ДМ*	ОП	СХ	ЛМ	Общ.П.	МТ	ТП	СтП	ХЭ
влажные	48959	10.55	87.6	10.5	1.98	1.5	0.7	-	-	-	-
Сухие равнины	15710	0.36	86.0	10.5	-	-	3.6	-	-	-	-
пески	229854	1.01	49.2	12.2	32.7	-	-	0.2	5.5	0.1	Проч-0.1
Древесно-кустарн.	нд	11.3	-	-	-	100	-	-	-	-	-
бурьян	нд	5.5	70.1	1.3	-	20.8	-	-	-	-	7.8

* обозначения названий видов см. табл. 22, 24. МТ – малый тушканчик

чанка преобладала над тамарисковой. В остальную часть года тамарисковые песчанки попадались чаще, чем полуденные, что следует связать с большей чувствительностью полуденных песчанок к холоду. Осенью и зимой чаще встречались мышевидные млекопитающие.

Недостаточный учёт мелких зверьков является заметным недостатком капканно-площадочных учётов. Поэтому в дальнейшем, при рассмотрении биотопического распределения мышевидных млекопитающих мы использовали главным образом данные стандартных учётов с помощью ловушек Геро.

4.2.1.2. Биотопическое распределение отдельных видов

Из табл. 35 видно, что повышенная численность зверьков наблюдалась в древесно-кустарниковых и влажных биотопах, при этом в первых – за счёт малой лесной мыши, а во вторых, кроме многочисленных домовый мыши, обыкновенной полёвки и серого хомячка, обитали также лесная мышь и общественная полёвка (в годы своего присутствия), хотя последний вид занимал большее место в населении зверьков на сухих равнинах. Домовая мышь доминировала на сухих равнинах и во влажных биотопах, обыкновенная полёвка составляла сходную долю в населении зверьков во влажных, сухих биотопах и песках, в бурьянах была редка, а в древесно-кустарниковых биотопах отсутствовала. Серый хомячок наибольшую долю в населении составлял в песках, во влажных биотопах встречался изредка, а в других не был отмечен. Лесная мышь – единственный вид – обитатель древесно-кустарниковых биотопов, была редка во влажных биотопах и обычна – в бурьянах. Для хомячка Эверсмманна излюбленный биотоп в зоне северной пустыни – бурьяны, изредка он встречался и среди песков (в ашиках). Остальные виды были отмечены только в песках. Более детально размещение зверьков по биотопам песков представлено в табл. 36.

Среди песков наиболее высокая численность наблюдается в крупно-бугристых песках (в основном за счёт песчанок), ниже – в мелкобугристых и ниже всего – в ашиках. При этом для мелкобугристых песков характерны максимальное доминирование домовый мыши и высокая доля в населении серого хомячка, тогда как в ашиках по сравнению с мелкобугристыми песками несколько повышена доля обыкновенных полёвок, песчанок и степной пеструшки (в годы её присутствия) за счёт остальных видов. При этом численность оказывается максимальной: домовый мыши – в мелкобугристых, обыкновенной полёвки, песчанок, степной пеструшки и серого хомячка – в крупнобугристых песках, а хомячка Эверсмманна – в ашиках.

В 1951–52 гг. в древесно-кустарниковых биотопах (б.ч. кустарники) среди песков и по их окраинам численность зверьков составляла 1.6 на 100 лс, по берегам лиманов – 1.2, тогда как на старом сенокосе, в бурьянах и на залежи не превышала 0.4. Выше всего численность бывает обычно на берегах водоёмов в зарослях куги, где численность иногда (например, в 1997 г.) достигает 43.3% попадания; при доминировании домовый мыши (94.3% в населении) там встречается также обыкновенная полёвка.

На полях и бахчах на стационаре Новая Казанка в 30-х – 50-х гг. XX в. преобладала также домовая мышь (74.2%), встречались обыкновенные полёвки (16.1%) и полевая мышь (9.7%). Последняя в тот период нередко попадалась также по берегам водоёмов, составляя там иногда до половины пойманных зверьков. Особо благоприятные условия иногда складывались в береговых биотопах при их высыхании, после чего остаётся увлажнённая поверхность, на которой буйно разрастается сорная растительность (лебеда бородавчатая, солянки), привлекающая

Таблица 36. Биотопическое распределение мелких млекопитающих в песчаных биотопах в северной половине Волго-Уральских песков по данным стандартных учётов ловушками Геро (1939–2002 гг.)

Биотоп	Число лс	Всех зверьков на 100 лс	Соотношение видов, %%						
			ДМ*	ОП	ПП	ТП	СтП	СХ	ХЭ
Крупнобугристые пески	1519	6.254	6.3	3.2	14.8	69.5	1.1	5.2	-
Мелкобугристые пески	23119	1.276	61.7	4.1	2.7	9.2	-	22.3	-
Ашики	6500	0.446	41.4	6.9	3.4	24.2	13.9	6.9	3.4
всего	31138	1.346	47.7	4.1	5.5	23.9	1.2	17.4	0.2

* обозначения названий видов см. табл. 22, 25, 26

грызунов. Примером может служить район Камыш-Самарских озёр, где подобная ситуация наблюдалась, например, в 1975 г. после жаркого и засушливого июня, когда жара достигала 40°C, вода высохла и возникли небывалые заросли этих сорняков с богатым урожаем семян, в которых сконцентрировались мышевидные (численность до 9% попадания) и песчанки.

Обыкновенные полёвки приурочены к берегам водоёмов и зарослям злаков в песках. Подобные заросли, особенно в первой половине XX в., были приурочены к крупно-бугристым пескам. Впоследствии, из-за обеднения травостоя, доля этой группы видов в песках снизилась, но по берегам водоёмов они сохранились. На стационаре Урда доля домовых мыши и обыкновенной полёвки снижена, большое место занимают прочие виды (в некоторые годы – степные полёвки, малая белозубка и пр.). В сухо-степных биотопах возрастает доля домовая мышь (до 50%), около 30% составляют обыкновенные и 20% – общественные полёвки. По берегам водоёмов на этом стационаре при довольно высокой доле в населении домовая мышь (50%) снижена доля обыкновенной за счёт общественной (33%) полёвки и лесной мыши (11%). На остальных стационарах 86.7–100% населения ашиков составляют домовые мыши, иногда до 6–7% занимают обыкновенные полёвки, реже – хомячки Эверсмманна. Во влажных биотопах доминирует домовая мышь (до 80%), менее многочисленна, но обычна обыкновенная полёвка (до 20%). Таким образом, домовая мышь наиболее эврибионтна, серый хомячок приурочен к бугристым пескам, хомячок Эверсмманна – к ашикам, обыкновенная полёвка – к берегам водоёмов и злаковым западинам в песках.

Анализ перекрытия экологических ниш по биотопам в песках (табл. 24) был проведён на материале за 1960–1977 г. по данным учётов ловушками Геро объёмом 229854 лс, при которых было отловлено 2325 экз. зверьков. Этот анализ показывает, что, как обычно, показатель перекрытия ниш выше у наиболее многочисленных видов – домовая мышь и обыкновенной полёвки, но в целом этот показатель невелик у всех видов и особенно низок у хомячка Эверсмманна. Для пары «серый хомячок – хомячок Эверсмманна» необходимо отметить, что, хотя территориально перекрытие ниш у них довольно велико (0.485), наблюдается чёткое разобщение в распределении по биотопам: серый хомячок отмечен в бугристых песках обоих типов, а хомячок Эверсмманна – в ашиках и бурьянах, где серый хомячок редок.

Сравнивая перекрытие экологических ниш в песках по участкам песчаной пустыни (I_g) и по биотопам (I_b), можно констатировать, что зверьки более различаются распределением по биотопам, чем по участкам песков. По биотопам перекрытие ниш имеет место гораздо реже, чем по участкам.

4.2.1.3. Заключение к разделу о населении зверьков в различных биотопах песков

В песках зверьки чаще всего встречаются в береговых и древесно-кустарниковых биотопах, где численность их составляет около 10–11 экз./100 лс, гораздо реже – в песках и ещё реже – на сухих супесных равнинах между островами песков. Во влажных биотопах песков и на сухих равнинах преобладает домовая мышь, второе место по обилию занимает обыкновенная полёвка; в зарослях бурьянов и особенно в зарослях растений среди песков доля домовая мышь падает за счёт серого хомячка в песках и малой лесной мыши – в бурьянах. Видовое богатство, по данным отловов ловушками Геро, максимально в песках, меньше – во влажных биотопах, бурьянах, ещё меньше – на сухих супесных равнинах, минимально – в древесно-кустарниковых зарослях. Излюбленными биотопами в песках являются крупно-бугристые пески для мелких зверьков, крупно-бугристые пески и ашики – для зверьков средней величины. Ашики по своим условиям ближе всего к глинистой полупустыне, там преобладает жизненная форма полупустыни – малый суслик, их придерживается также жёлтый суслик и сильнее приуроченные к плотным грунтам тушканчики, хомячок Эверсмманна, степная пеструшка. Численность здесь невелика, население наибо-

лее разнообразно. Крупно-бугристые пески предпочитают обыкновенная полёвка, мохноногий тушканчик, слепушонка, малая белозубка, ушастый ёж, ласка. В этом биотопе численность максимальна, а число обитающих видов минимально. Мелкобугристые пески, по своим условиям представляющие среднее между первыми двумя биотопами, предпочитают полуденная песчанка, большой тушканчик, домовая мышь и серый хомячок.

В антропогенных биотопах отмечены домовая мышь, обыкновенная полёвка и полевая мышь (последняя – только в 30–50-х гг. XX в.). Среди обитателей Волго-Уральских песков наиболее эвритопна домовая мышь, серый хомячок приурочен к бугристым пескам, хомячок Эверсмана – к ашикам, обыкновенная полёвка – к берегам водоёмов и злаковым западинам в песках. Строго приурочены к пескам пегий пutorак, мохноногий тушканчик, в меньшей мере – малые песчанки обоих видов.

Сравнение по перекрытию биотопических ниш показывает, что оно в целом невелико; состав зверьков сильнее различается по биотопам, чем по географическим участкам песков, что определяется дефицитом ресурсов.

4.2.2. Биотопы глинистых полупустынь

4.2.2.1. Общая характеристика

Ландшафты глинистой полупустыни в изучаемой области характеризуются относительным однообразием местообитаний как из-за равнинного характера местности, так и из-за малого разнообразия вариантов увлажнения. Огромные территории занимают плакоры, где значительную часть года млекопитающие практически отсутствуют. Существуют варианты бело- и чёрнополынной полупустыни, градации местообитаний по степени засоленности почв или по небольшому градиенту микрорельефа (западины и микроповышения рельефа).

Для биотопов глинистой полупустыни на плакорах характерно разделение экологических ниш по питанию между массовыми видами млекопитающих-фитофагов: малым сусликом, копытными и мелкими грызунами. В то время как малый суслик совершает короткие миграции по отдельным выделам в пределах биотопов (по мере созревания кормов – от мест, где он потреблял луковичные корма к тем, где больше зелёных, а затем – семенных кормов и т.д.), копытные, потребляющие значительные количества наземных частей растений, мигрируют на дальние расстояния по крупным ландшафтными выделам, используя для зимовки одни, для ягнения – другие, для выращивания потомства и нагула – третьи (например, сайгак кочует от полынно-злаковых выделов на окраины и вглубь Волго-Уральских песков и вновь на равнинные глинистые участки полупустыни). Для мышей и особенно полёвок характерно использование временных колебаний в условиях, когда они быстро наращивают численность не столько за счёт миграций, сколько за счёт интенсивного и быстрого размножения, что позволяет им использовать кратковременные и часто небольшие по площади случаи благоприятного стечения обстоятельств в отношении кормов, погодно-климатических и защитных условий. Мелкие по размерам домовые мыши могут использовать ситуации с крайне бедными кормовыми и защитными условиями, что характерно часто для больших пространств плакоров глинистой полупустыни, где корма можно отыскать только для прокормления очень мелких организмов, к тому же мало нуждающихся в воде и, в силу значительной подвижности, в наземных укрытиях. Такие второстепенные виды как тушканчики и хомячки потребляют также малочисленные ресурсы растительности.

Для двух последних групп характерен широкий спектр кормов и насекомоядность, а также наличие зимней спячки или сходного состояния, что позволяет пережить бескормные и холодные периоды года. Эти животные используют пространство выборочно, также как и ещё более редкие и узко специализированные потребители преимущественно подземных частей растений – слепушонка и гигантский слепыш. Они избирают участки со специфической структурой грунта и составом растений, обеспечивающих достаточную биомассу подземных частей для их прокормления. При этом крупные млекопитающие, с экологической стратегией, близкой

к К-стратегии (сайгаки, в меньшей мере суслики) реагируют значительным изменением численности на длительные тренды погодных условий и легче переживают мелкие их колебания, тогда как мелкие грызуны, особенно ярко выраженные г-стратеги (степные полёвки) резко реагируют колебаниями численности даже на кратковременные, длящиеся менее года, колебания условий как в положительную, так и в отрицательную стороны.

Поймы, берега водоёмов и увлажнённые понижения создают особую группу «влажных» биотопов, особенно богатую видами, разнообразную и многочисленную по составу млекопитающих. В этой группе биотопов создаётся особо разнообразный градиент рельефа, увлажнения, температуры, защитных и кормовых условий, что способствует богатству всех форм жизни. Фауна и распределение млекопитающих сильно зависят от особенностей биотопов. Для изучаемой территории характерно постепенное снижение облесённости и обеднение состава и качества древостоя пойменных лесов поймы р. Урал от севера к югу. Условия жизни обитателей этой группы биотопов также сильно зависят от паводков и многолетних циклов водности степных водоёмов – озёр, лиманов (Шнитников, 1969). Среди грызунов преобладают мелкие г-стратеги. Характерно довольно большое число в разной степени специализированных видов, связанных в данных условиях с водоёмами (водяная полёвка, ондатра, полёвка-экономка, землеройки-бурозубки, кутора, мышь-малютка, выхухоль, горностай, норки, выдра, кабан, лось).

При значительном видовом богатстве хищников и копытных вследствие разнообразия экологических ниш численность этих животных невелика из-за небольшой площади благоприятных биотопов и отсюда – недостатка кормов и укрытий. Влажные биотопы в аридных ландшафтах – центры видовой разнообразия и повышенной численности млекопитающих, экологические желоба их расселения (Формозов, 1987). Увлажнённые понижения с сезонным присутствием или даже при отсутствии воды также являются местами повышенного разнообразия и обилия млекопитающих в аридных ландшафтах, поскольку обычно имеют более богатую, чем вокруг, растительность. По ним более влаголюбивые животные проникают на юг и в более засушливые регионы: расселяются малая лесная мышь и землеройки-бурозубки; в неблагоприятные годы сохраняются как в стациях переживания эти же виды, а также обыкновенные, общественные полёвки, степные пеструшки и другие виды.

Для этих биотопов характерен также тесный контакт сухо- и влаголюбивых видов, обмен видами зверьков между сухими и влажными биотопами в некоторые сезоны года, что делает пойменные ландшафты наиболее опасными с эпидемиологической точки зрения (создаются благоприятные условия для циркуляции различных природно-очаговых болезней). Так, миграции домовых мышей и расселение в поймах тамарисковых песчанок и жёлтых сусликов создают предпосылки для вспышек чумной инфекции среди зверьков, а вследствие приуроченности поселков к воде – и среди людей. Влажные биотопы также наиболее благоприятны для сообществ живых организмов, обеспечивающих циркуляцию возбудителей других природно-очаговых болезней: туляремии (водяная полёвка, ондатра, обыкновенные полёвки, соответствующие клещи и двукрылые), геморрагической лихорадки с почечным синдромом на севере области (рыжая полёвка), лептоспирозов (полёвки, мышь-малютка, землеройки).

4.2.2.2. Биотопическое размещение отдельных видов в Волжско-Уральском междуречье

Из пяти районов глинистой полупустыни Волго-Уральского междуречья и правобережной поймы р. Урал на севере и в Чапаевской пойме **домовая мышь** наиболее многочисленна в бурьянах и агроценозах, особенно в тех случаях, когда на полях есть (или в какие-то периоды были) послеуборочные остатки (валки). В Центральном полупустынном ЛЭР домовая мышь придерживается берегов водоёмов и плантаций (зерновых и бахче-

вых культур), в Калмыковской пойме обитает по берегам водоёмов, живёт среди зарослей тростника и других околородных растений (табл. 37, 38).

Из табл. 37 видно, что на севере области в периоды учёта наблюдалась высокая численность зверьков во всех биотопах, кроме берегов водоёмов. Везде, кроме берегов и сухих равнин, сенокосов, залежей, преобладала домовая мышь, на берегах водоёмов – лесная мышь, в остальных биотопах – обыкновенная полёвка. Южнее (табл. 38), в Центральном полупустынном районе, домовая мышь преобладала везде, кроме древесно-кустарниковых биотопов (здесь доминировала лесная мышь) и сухих равнин, залежей и сенокосов, где, как и на севере, доминировала обыкновенная полёвка (табл. 38).

В большинстве биотопов доминировала лесная мышь (бурьяны, древесно-кустарниковые биотопы, берега водоёмов), домовая мышь преобладала только на культурных землях, а обыкновенная полёвка, как и в других рассмотренных участках – на сухих равнинах, залежах и сенокосах. Такой результат получен за счёт объединения биотопов, когда на сухих равнинах практически зверьки отсутствуют, а то, что удаётся поймать, относится к лугам, сенокосам и залежам. Характерен богатый видовой состав зверьков на берегах водоёмов и в зарослях бурьяна. Более южные участки поймы р. Урал и прилежащие к пойме плакорные участки (табл. 40) характеризуются присутствием полевой мыши и полуденной песчанки, что было характерно, как мы отмечали ранее, для первого периода исследований (до 1958 г.), впоследствии же указанные виды из этих мест исчезли. Для рассматриваемых участков характерно преобладание малой лесной мыши везде, кроме агроценозов, почти такое же, как и в «чапаевской» пойме; на посевах преобладает домовая мышь. Характерна также повышенная доля тамарисковой песчанки по берегам водоёмов, особенно в древесно-кустарниковых биотопах.

Индексы верности были рассчитаны для наиболее многочисленных видов (табл. 41). Эти данные показывают, что **домовая мышь** на севере наиболее многочисленна в бурьянах и на полях, особенно там, где оставались валки соломы, а по берегам водоёмов её роль в населении меньше. То же наблюдается и в «чапаевской» пойме. В Центральном полупустынном ЛЭР домовая мышь придерживается берегов водоёмов. В «калмыковской» пойме домовая мышь предпочитает берега водоёмов и заросли тростников.

Таким образом, у этого вида наблюдается «смена стадий» по Бей-Биенко: на юге домовая мышь оказывается теснее приуроченной к более сырým биотопам. Отклонения отмечены только в Приуральном пустынном ЛЭР, где зверёк связан в основном с зарослями бурьянов, по-видимому из-за того, что берега водоёмов здесь слишком открыты и не создают зверьку необходимых условий для существования. Ещё более ярко «смена стадий» заметна при сравнении численности домовой мыши в различных биотопах на севере и юге Акмолинской области (Карасёва, 1963)

Таблица 37. Численность и соотношение видов зверьков по различным биотопам глинистых полупустынь Волго-Уральского междуречья. Северная часть области (2814 капкано-суток, 1940–1975 гг.)

Биотоп	Зверьков на 100 кc	Соотношение видов, %%				
		ДМ*	ОП	МЛМ	СХ	ХЭ
Бахчи, поля	15.68	94.83	-	3.45	1.72	-
Бурьян	13.0	100	-	-	-	-
Сухая равнина, залежь, сенокос	25.0	27.27	72.73	-	-	-
Лес, сад, кусты	9.0	66.67	11.11	22.22	-	-
Берега водоёмов	0.7	14.29	-	35.71	-	50

* обозначения названий видов см. табл. 22

Таблица 38. Численность и соотношение видов зверьков по различным биотопам в районах глинистых полупустынь Волго-Уральского междуречья. Центральный полупустынный ЛЭР (4610 лс, 1940–1942 гг.)

Биотоп	Зверьков на 100 лс	Соотношение видов, %%					
		ДМ*	ОП	ХЭ	ОХ	ОбщП	МБ
Бахчи, поля	6.301	60.87	32.61	5.43	1,09	-	-
Бурьяны	1.54	100	-	-	-	-	-
Залежи, сенокосы, сухие равнины	0.143	45.45	54.55	-	-	-	-
Древесно-кустарниковые биотопы	0.5	31.2	68.8	-	-	-	-
Кладбища	1.14	80	20	-	-	-	-
Берега водоёмов	4.431	89.83	-	-	-	5.08	5.08

* обозначения названий видов см. табл. 22

Таблица 39. Численность и соотношение видов зверьков по различным биотопам в районах глинистых полупустынь Волго-Уральского междуречья. Приуральный полупустынный ЛЭР и «чапаевская» пойма (17536 лс, 1942–1962 гг.)

Биотоп	Зверьков на 100 лс	Соотношение видов, %%										
		ДМ*	ОП	МЛМ	ММ	Стм	Слеп	ОБ	МБ	ТП	ОХ	Ст.п
Бахчи, поля	17.5	63.26	7.89	26	-	-	-	-	-	-	-	2.86
Бурьяны	16.13	8.11	35.93	55.16	-	0.16	-	0.16	0.32	-	0.16	-
Залежи, сенокосы, сухие равнины	2.5	-	33.3	26.67	-	-	-	-	-	-	-	40
Древесно-кустарниковые биотопы	15.39	5.51	13.97	80	-	-	-	0.13	-	0.38	-	-
Берега водоёмов	18.41	12.94	20.19	64.73	0.27	0.1	0.1	1.45	0.3	-	-	-

* обозначения названий видов см. табл. 22, 25

Таблица 40. Численность и соотношение видов зверьков в различных биотопах правобережной поймы р. Урал в районе глинистых пустынь («калмыковская» пойма, 8180 лс, 1939–1974 гг.)

Биотоп	Зверьков на 100 лс	Соотношение видов, %%					
		ДМ*	ОП	МЛМ	ПМ	ПП	ТП
Бахчи, поля	0.84	33.3	-	-	10	46.	6.7
Бурьяны	6.5	15.4	23.1	53.8	-	-	7.7
Древесно-кустарниковые биотопы	1.17	22.2	2.2	33.3	-	8.9	33.3
Берега водоёмов	2.6	15.4	15.4	69.2	-	-	-

* обозначения названий видов см. табл. 22, 25

Обыкновенная полёвка на севере приурочена к лугам и залежам, в пойме – к бурьянам, луговым и береговым биотопам, а в полупустыне – к древесно-кустарниковым биотопам. В Приуральном пустынном ЛЭР она, как и домовая мышь, приурочена к зарослям бурьянов, поскольку, по-видимому, и этот вид находит здесь ресурсы более богатые, чем по берегам водоёмов, где сохраняются только лесная мышь и тамарисковая песчанка.

Таблица 41. Индекс верности зверьков биотопам в глинистых полупустынях Волго-Уральского междуречья.

Вид	Биотоп	север	Центральный полупустынный ЛЭР	Южный Приуральный пустынный ЛЭР	«Чапаевская» пойма	«Калмыковская» пойма
ДМ*	Бахчи, поля	0.268	0.164	-	0.415	-
	Бурьяны	0.232	0.086	0.85	0.049	0.06
	Сухая равнина	0.122	0.065	0.019	-	-
	Древесно-кустарниковые биотопы	0.107	0.156	-	0.032	0.050
	Берега водоёмов	0.002	0.2	0.13	0.089	0.37
ОП	Бахчи, поля	-	0.193	-	0.091	-
	Бурьяны	-	-	0.873	0.386	0.160
	Сухая равнина	0.938	0.078	-	0.055	0.405
	Древесно-кустарниковые биотопы	0.062	0.344	-	0.141	0.086
	Берега водоёмов	-	-	0.127	0.244	0.132
МЛМ	Бахчи, поля	0.159	-	-	0.106	-
	Бурьяны	-	-	-	0.207	0.090
	Сухая равнина	-	-	-	0.016	0.265
	Древесно-кустарниковые биотопы	0.606	-	-	0.016	0.265
	Берега водоёмов	0.076	-	1.0	0.278	0.138
МБ	Бахчи, поля	-	-	-	-	-
	Бурьяны	-	-	-	0.51	0.133
	Сухая равнина	-	-	-	-	-
	Древесно-кустарниковые биотопы	-	-	-	-	0.046
	Берега водоёмов	-	1.0	-	0.49	0.361
ТП	Бахчи, поля	-	-	-	-	-
	Бурьян	-	-	-	-	0.152
	Сухая равнина	-	-	-	-	-
	Древесно-кустарниковые биотопы	-	-	-	1.0	0.366
	Берега водоёмов	-	-	1.0	-	0.046

* обозначения названий видов см. табл. 22, 25

Малая лесная мышь на севере чётко приурочена к лесным биотопам и зарослям кустарников. В различных участках поймы р. Урал она чаще всего встречается в лесных и береговых биотопах, на юге – приурочена к луговым участкам, в Приуральных плакорных участках – к берегам водоёмов.

Тамарисковая песчанка в «чапаевской» пойме также чётко придерживается древесно-кустарниковых биотопов, южнее, где её численность выше, встречается также среди травянистой растительности по берегам водоёмов и в бурьянах. В Приуральном пустынном ЛЭР обитает преимущественно по берегам водоёмов в степи.

Из более редких видов **хомячок Эверсмanna** на севере придерживается берегов водоёмов, а в Центральном полупустынном ЛЭР – агроценозов; **обыкновенный хомяк** в «чапаевской» пойме обитает главным образом в бурьянах, а в Центральном полупустынном ЛЭР – на полях, как и хомячок Эверсмanna.

Серый хомячок отмечен в песчаной пустыне преимущественно в мелкобугристых песках, изредка – в населённых пунктах, а в глинистой полупустыне – на бахчах и полях.

Данные расчёта перекрытия экологических ниш по биотопам приводятся ниже. Так, в табл. 42 приводятся материалы по перекрытию ниш по биотопам на севере области и в Центральном полупустынном ЛЭР, а в табл. 43 – по перекрытию ниш для пойменных и припойменных участков правобережья р. Урал.

Перекрытие экологических ниш как на севере области, так и в центральном полупустынном ЛЭР оказалось очень низким (в среднем для одного вида 0.119 и 0.143 соответственно); максимальное перекрытие ниш на севере области отмечено для пар «лесная мышь – серый хомячок» из-за их общей приуроченности к культурным землям и «домовая – лесная мыши» из-за довольно высокой численности обоих видов как на культурных землях, так и в древесно-кустарниковых биотопах. В Центральном полупустынном ЛЭР максимальное перекрытие ниш отмечено для пар «хомячок Эверсмanna – обыкновенный хомяк» и «домовая мышь – обыкновенная полёвка», опять-таки из-за приуроченности этих видов к культурным землям: хомяковых – к стерне зерновых культур, а второй пары – к бахчам и, в меньшей мере, к древесно-кустарниковым биотопам.

Из табл. 44 видно, что в плакорном приуральном участке глинистой полупустыни наблюдается полное перекрытие экологических ниш по биотопам для пары «тамарисковая песчанка – лесная мышь», поскольку оба вида встречаются здесь только по берегам водоёмов; довольно значительное перекрытие ниш наблюдается также для пар «домовая мышь – обыкновенная полёвка» и «обыкновенная полёвка – тамарисковая песчанка», опять-таки из-за тяготения этих видов к увлажнённым берегам водоёмов. В пойменном Приуральном участке, прилежащем к полупустыне («чапаевская пойма»), перекрытие ниш в среднем выше, чем на предыдущих участках (0.335 против

Табл. 42. Перекрытие экологических ниш по биотопам на севере области (наддиагональная матрица) и в Центральном полупустынном ЛЭР (поддиагональная матрица, 1939–1942 гг.)

	ДМ*	МЛМ	ОП	ХЭ	СХ	ОХ	ОбщП	МБ	<i>Icp</i>
ДМ	-	0.25	0.184	0.002	0.141	-	-	-	0.144
МЛМ	-	-	0.062	0.076	0.318	-	-	-	0.177
ОП	0.484	-	-	0	0	-	-	-	0.062
ХЭ	0.443	-	0	-	0	-	-	-	0.020
СХ	-	-	-	-	-	-	-	-	0.115
ОХ	0.230	-	0.381	-	-	-	-	-	-
ОбщП	0.100	-	0	-	-	0	-	-	-
МБ	0.200	-	0	-	-	0	1.0	-	-
<i>Icp</i>	0.254	-	0.157	-	-	0.017	0.20	0.20	-

* обозначения названий видов см. табл. 22, 25

Таблица 43. Перекрытие экологических ниш по биотопам в Приуральном полупустынном ЛЭР (наддиагональная матрица) и в полупустынной части правобережной поймы р. Урал («чапаевская пойма, поддиагональная матрица)

	ДМ	ЛМ	ОП	ТП	МБ	<i>Icp</i>
ДМ	-	0.07	0.524	0.07	0.466	0.283
ЛМ	0.363	-	0.062	0.076	0.318	0.284
ОП	0.351	-	-	0	0	0.289
ТП	0.031	-	0	-	0	0.378
МБ	0.499	-	-	-	-	0.117
<i>Icp</i>	0.311	0.370	0.383	0.179	0.466	-

Таблица 44. Перекрытие экологических ниш по биотопам в полупустынной части правобережной поймы р. Урал («калмыковская» пойма, 1958–1998 гг., наддиагональная матрица, плакорный участок полупустыни юга области – поддиагональная матрица)

	ДМ*	МЛМ	ОП	ТП	МБ	<i>I_{ср}</i>
ДМ	-	0.487	0.614	0.336	0.447	0.471
МЛМ	0.14	-	0.749	0.527	0.477	0.560
ОП	0.978	0.127	-	0.40	0.514	0.569
ТП	0.14	1.0	0.127	-	0.369	0.408
МБ	-	-	-	-	-	0.452
<i>I_{ср}</i>	0.371	0.422	0.411	0.422	-	-

* обозначения названий видов см. табл. 22,25

0.270 в Приуральном плакорном участке полупустыни и 0.1 – в остальных участках). Максимальное перекрытие ниш по биотопам наблюдается у пары «обыкновенная полёвка – малая белозубка» из-за обоюдной приуроченности этих зверьков здесь к зарослям бурьяна. Значительно перекрываются ниши также у малой белозубки с домовою и лесной мышами из-за равной приуроченности белозубки и к бурьянам, и к берегам водоёмов, где скапливаются мыши.

На юге правобережной поймы («калмыковская» пойма) перекрытие ниш ещё более возрастает (до 0.492), возможно, из-за уменьшения площади благоприятных биотопов. Максимальное перекрытие отмечено для пары «обыкновенная полёвка – лесная мышь», имеющей высокий индекс верности пойменным лугам, и для пары «домовая мышь – обыкновенная полёвка» из-за максимальной верности обоих видов зарослям бурьянов. Таким образом, решающее значение в распределении по биотопам имеют культурные земли на севере, бурьяны и берега водоёмов – в более южных участках.

Рассмотрение повидовых показателей перекрытия экологических ниш от северных районов к Центральному, затем – к Приуральному, полупустынным и далее – к «чапаевской и «калмыковской» поймам показывает постепенный рост индекса. Отметим, что в песках (табл. 24) среднее перекрытие ниш равно 0.189, что близко к таковому или чуть выше, чем для плакоров глинистых полупустынь.

Таким образом, заключая раздел о распределении зверьков по биотопам глинистых полупустынь и пойменных участков правобережья р. Урал, можно отметить две особенности: 1) постепенную смену стаций зверьками и, в соответствии с правилом «смены стаций» Бей-Биенко, большую приуроченность фоновых видов к влажным биотопам на юге; 2) рост показателя перекрытия экологических ниш зверьков от севера к югу и от плакорных участков к пойменным. По всей вероятности, это свидетельствует об усилении конкуренции за топические ресурсы от плакоров к поймам (из-за сокращения площадей биотопов) и от севера к югу (из-за ухудшения качества биотопов).

4.2.2.3. Биотопическое размещение отдельных видов в Зауралье

Распределение по биотопам рассматривали для двух территорий Зауралья: 1) Джамбейтинский полупустынный район и 2) Бийрюк-Каратюбинский полупустынный и пустынный район (южная половина зауральной части области). Детальное размещение зверьков по биотопам Джамбейтинского участка приводится в материалах за 1940 г. (табл. 45).

Из табл. 45 видно, что выше всего численность зверьков была в песчаной степи, мелкобугристых песках и в древесно-кустарниковых биотопах. Если в степи доминировали емуранчик и хомячок Эверсмана, то в мелко-бугристых песках – полуденная песчанка и

Таблица 45. Численность и соотношение видов зверьков в различных биотопах глинистых полупустынь Заволжья (учёт капканами, 2008 кс, Джамбейтинский участок)

Биотоп	Зверьков на 100 кс	Соотношение видов, %%								
		ДМ*	ОП	МЛМ	ХЭ	ВП	ПП	ТП	Ем	Тр
Бахчи, поля	9.09	60	-	-	40	-	-	-	-	-
Бурьяны	5.5	66.2	0.7	11.2	-	-	-	-	-	-
Древесно-кустарниковые биотопы	11.33	-	-	100	-	-	-	-	-	-
Берега водоёмов	4.11	-	-	-	33.3	66.7	-	-	-	-
Мелкобугристые пески	14.52	-	-	-	16.7	-	33.3	5.6	27.8	16.7
Песчаная степь	14.29	-	-	-	-	-	-	20	80	-

* Ем – емуранчик; Тр – тарбаганчик; прочие обозначения названий видов см. табл. 22, 25

емуранчик, а из мелких зверьков пойман был только хомячок Эверсмanna. В лесо-кустарниковых биотопах обитала только домовая мышь, на плантациях при довольно высокой численности преобладала домовая мышь, реже встречался хомячок Эверсмanna. В бурьянах и по берегам водоёмов численность была ниже, в бурьянах преобладали мыши (домовая и лесная), реже встречалась обыкновенная полёвка. В тростниках по берегам водоёмов отмечены водяная полёвка и хомячок Эверсмanna.

Южнее, на территории Каратобинского района области и соседнего Испульского района на севере Гурьевской области, включая пески Бийрюк и Тайсуган, были получены данные по биотопическому распределению зверьков в 1973–1980 гг. (таблица 46).

Таблица 46. Численность и соотношение видов зверьков в различных биотопах глинистых полупустынь Зауралья (учёт ловушками Геро, 2008 кс, Каратюбинский стационар)

Биотоп	Зв/100 лс	Соотношение видов, %%						
		ДМ*	ОП	МЛМ	ХЭ	ВП	ТП	МБ
Заросли чия	10	50	20	30	-	-	-	-
Бурьяны	23.3	33.5	37.9	28.6	-	-	-	-
Валы оросительной системы	16.33	4.1	37.8	58.2	-	-	7.1	1.0
Заросли тростника	22.02	42.8	32.2	23.7	-	-	0.9	0.6
Берега водоёмов	17.0	74.3	9.6	15.5	-	5.7	2.3	1.1
пески	3.15	12.7	23.8	23.7	-	-	31.8	7.9
Степной сенокос	11.0	45.5	36.4	-	4.5	-	13.6	-
Супесчаная степь	2.0	25.0	-	-	-	-	75	-

* обозначения названий видов см. табл. 22,25

Сравнивая северный и южный участки Зауралья (табл. 45, 46), видим, что заселённость биотопов здесь довольно различна. Так, в песках более северного, Джамбейтинского стационара преобладают полуденная песчанка и емуранчик, в песчаной степи – емуранчик, реже – тамарисковая песчанка. На южном же, Каратобинском стационаре в песках преобладает тамарисковая песчанка, реже встречаются обыкновенная полёвка и лесная мышь, в песчаной степи – та же тамарисковая песчанка, реже – домовая мышь. В бурьянах на северном участке численность ниже, чем на юге, здесь резко преобладает домовая мышь, тогда как на юге отмечено примерно равная доля в населении мышевидных трёх видов – домовой и лесной мышей и обыкновенной полёвки. По берегам водоёмов численность также повышена на юге, при доминировании домовой мыши, на севере преобладает водяная полёвка, реже попадает хомячок Эверсмана.

Ниже приводим некоторые сведения о специфическом воздействии факторов пойменных биотопов на млекопитающих

4.2.3. О влиянии паводка на численность мелких млекопитающих – обитателей пойменных биотопов

Для пойменных биотопов крупных рек очень важно влияние на существующие здесь биоценозы периодичности и высоты весенних паводков. В литературе имеются подобные сведения. Так, в дельте Волги высокий паводок, наступающий после ряда лет с низкими паводками, снижает численность водяных полёвок. В то же время, годы с низким уровнем паводка в течение ряда лет способствуют здесь росту численности этих зверьков (Романов, Едыкина, 1955). Севернее, в пойме Волги в пределах Саратовской области высокие паводки редки. Низкие же паводки и последующие засухи неблагоприятны для водяных полёвок, тогда как наиболее благоприятны годы со средними паводками и дождливым летом (Давидович, Игонина, 1957). Подобные различия связаны, безусловно, с большим дефицитом влаги в саратовском участке поймы Волги по сравнению с дельтой. Н. М. Семёнов с соавт. (1955), обсуждая многолетнюю динамику численности мышевидных грызунов в Волго-Ахтубинской пойме, отмечают, что высокие паводки губят большую часть поголовья обитателей поймы, но последующая судьба популяции во многом определяется состоянием растительности в дальнейший период. Хорошее увлажнение паводковыми водами и последующие осадки могут привести к бурному развитию растительности и росту численности зверьков.

Уровень паводковых вод может влиять на интенсивность размножения грызунов. Так, в период паводка в дельте Волги встречаемость беременных самок обыкновенных (*Microtus arvalis* s.l.) и водяных полёвок резко снижается с тем, чтобы вновь возрасти после спада воды (Романов, 1957; Кондрашкин, 1948). По данным В. Ф. Давидович (1957) в Саратовской области в годы с низким паводком среднее за сезон число эмбрионов на одну самку водяной полёвки было больше, чем в годы со средним уровнем паводка: 6.96 (43 самки) и 6.32 (115 самок) соответственно, что возможно, связано с большей долей сеголетов среди размножающихся самок в более благоприятные годы со средним паводком.

Мы располагаем данными за 19 лет по высоте паводка на реке Урал возле пос. Калмыково и 25 летними – по тому же параметру возле г. Уральска (1950–1981 гг.). В табл. 47 приведены результаты расчётов связей высоты паводка с уровнем численности грызунов в тот же год. Для суслика взята весенняя численность, а для прочих видов – осенняя.

Из табл. 47 видно, что достоверные результаты о воздействии паводка на численность получены только для обыкновенной полёвки (*Microtus arvalis* s.l.). Связь отрицательная и может быть описана уравнением линейной регрессии: $y = -5.8609 - 0.0158x$, где y – число полёвок на 100 лс осенью, x – высота паводка в см по станции в г. Уральске. Ошибка оценки составляет 3.546. Чем выше весной паводок, тем меньше полёвок будет осенью. Фактор на 45.6% определяет уровень численности вида.

Таблица 47. Связь высоты паводка с численностью мелких грызунов в год учёта

Вид	Место учёта	Гидрометеостанция	n - лет учёта	r	F	p
Малый суслик	Чапаево	Уральск	22	0.259	1.44	0.245
	То же	Калмыково	18	0.066	0.07	0.794
	Калмыково	То же	18	0.077	0.11	0.748
Обыкновенная полёвка	Калмыково, Чапаево	Уральск	20	-0.675	14.26	<0.0015
Домовая мышь	То же	То же	23	0.155	0.515	0.481
Малая лесная мышь	То же	То же	13	0.168	0.139	0.584

Для тамарисковой песчанки, обитающей в пойме р. Урал, достоверного влияния паводка методом линейной регрессии не выявлено. Однако кусочно-линейная регрессия дала достоверные результаты: при $n=25$ 1) $y=7.004584-0.004331x$ и 2) $17.86317-0.009919x$, где y – численность песчанки осенью, а x – высота паводка по измерениям в г. Уральске, в см. Точка разрыва при $y=7.738$. $R=0.899$; рассмотренный фактор учитывает 80.84% дисперсии. Чем выше паводок, тем ниже будет численность песчанок осенью. Уровень паводка в предыдущем году достоверно на численность песчанок не влияет: $r=0.005$, $F=0.0005$; $p=0.983$.

4.2.4. Сравнение данных по биотопическому размещению зверьков в Западном Казахстане с другими территориями

4.2.4.1. Вводная часть

Для сравнения мы рассмотрели территориальное распределение примерно тех же видов в других регионах. Н. В. Щепотьев (1990) рассматривал биотопическое размещение домовых мыши и других зверьков на правом берегу Волги в пределах Нижнего Поволжья. Им были изучены 4 участка: северный, центральный, южный степной и полупустынный участки. Оказалось, что численность домовых мыши в населении зверьков здесь возрастает от севера к полупустынному участку; при этом происходит перераспределение зверьков по биотопам: доля зверьков, обитающих на посевах зерновых и пропашных культур уменьшается (от 0.704 до 0.158), а тех, что обитают в бурьянах и древесно-кустарниковых биотопах, возрастает от 0.196 до 0.355 и от 0.1 до 0.269 соответственно. При этом во всём регионе степень перекрытия экологических ниш по биотопам (расчитано нами) довольно велика (0.782) и постепенно уменьшается по мере продвижения в южном направлении от северного участка к центральному (от 0.805 к 0.791), от центрального – к южному (до 0.749) и от южного – к полупустынному (до 0.749). Это также можно объяснить уменьшением площади благоприятных биотопов в южной части района работ, где и концентрируются животные, создавая высокие показатели перекрытия биотопических ниш.

На Ергенях (возвышенные сухостепные плакорные ландшафты б. Сталинградской и Астраханской областей, ныне – Калмыкии), по А. А. Лавровскому с соавт. (1951), в 1947–1949 гг. было выявлено 4 преобладающих по численности вида мелких млекопитающих: домовая, лесная и полевая мыши, а также обыкновенная полёвка. При этом все они имели низкое обилие (в среднем не выше 0.5 на 100 лс), но первые два вида были более многочисленны (0.4–0.5), редкой была полёвка (0.2), а ещё реже встречалась полевая мышь (0.05). При этом домовая мышь была приурочена прежде всего к берегам водоёмов ($ИВ=0.203$), а также к посевам и бахчам (0.12–0.192), немного реже встречалась на бурьянах и залежах (0.101–0.108), ещё реже – в лесах, кустарниках, садах (0.098), в песках (0.086), целинной

степи и на лугах (0.053–0.040). Лесная мышь чаще всего встречалась в древесно-кустарниковых биотопах (ИВ=0.407), на лугах (0.264), реже – по берегам водоёмов (0.147), ещё реже – в бурьянах (0.076), на бахчах и посевах (0.041–0.021), всего реже – в песках (0.028), на залежах (0.0012) и в целинной степи (0.004). Подобно лесной мыши, основная масса обыкновенных полёвок на Ергенях придерживалась древесно-кустарниковых биотопов (0.381) и берегов водоёмов (0.227), реже – бахчей (0.08) и бурьянников (0.066), ещё реже встречалась в песках (0.054), на целине (0.035), залежи (0.029) и полях зерновых культур (0.025). Полевая мышь явно предпочитала берега водоёмов (ИВ=0.707), нередко попадалась в древесно-кустарниковых биотопах (0.138), реже – на посевах (0.076) и бахчах (0.0079), крайне редкой была в бурьянниках (0.0002). В остальных биотопах не обнаружена. В этих условиях перекрытие ниш *Icp* (расчитано нами) составило в среднем для всех массовых видов мелких грызунов 0.431, максимальным оно было у обыкновенной полёвки (0.587), меньше – у лесной мыши (0.567), ещё меньше – у домовый мыши (0.337) и минимально – у полевой мыши (0.234). Если сравнивать степень перекрытия ниш, типичную для видов в Ергенях с таковой на западе Казахстана, можно отметить, что для домовый мыши эти показатели сходны с таковыми в «чапаевской» пойме, а для лесной мыши и обыкновенной полёвки – в «калмыковской» пойме. Таким образом, в более аридных условиях Западного Казахстана перекрытие ниш в пойме сходно с таковым на северных плакорах.

Распределение зверьков в открытых биотопах Волго-Ахтубинской поймы (Фенюк, 1941) в годы высокой численности 1937–1938 гг. отличалось более низким показателем перекрытия ниш (также наши расчеты) в среднем для всех видов – 0.477 против 0.636 при расчете по данным В. И. Касаткина с соавт. (1969). При этом *Icp* для домовый мыши было сходным (0.524 и 0.525), а для обыкновенной полёвки и полевой мыши – ниже 0.418 (Фенюк, 1941) против 0.656 (Касаткин с соавт. 1969) для первого вида и 0.531 и 0.727 у второго, т. е. по-видимому, до зарегулирования стока Волги условия для размещения этих грызунов были благоприятнее, скученность их на территории была меньше, как, вероятно, и межвидовая территориальная конкуренция. Кроме того, Б. К. Фенюк (1941) приводит данные, из которых можно рассчитать, что *Icp* для тамарисковой песчанки в дельте Волги близко к таковому в «калмыковской» пойме – 0.397. При сравнении перекрытия территориальных ниш в пойме Волги и в пойме р. Урал в пределах Западно-Казахстанской области оказывается, что в первом случае эти показатели заметно выше; это может отражать большее обилие ресурсов для грызунов по сравнению с поймой р. Урал прежде всего из-за большей площади пойменных ландшафтов низовий Волги. В связи с этим фоновые виды грызунов могут свободно обитать совместно на большой территории, не конкурируя друг с другом.

4.2.4.2. Сравнение с Кустанайской и Акмолинской областями

В целях сравнения рассмотрим также биотопическое размещение зверьков по степным и полупустынным биотопам в Кустанайской области (Северо-Западный Казахстан, по: Флинт, 1958) и в Акмолинской области (Центральный Казахстан). В Кустанайской области материал был собран в течение трёх лет (1955–1957) в трёх природных зонах: лесостепи, степной и полупустынной в биотопах двух типов: влажных и сухих. Как видно из табл. 48, население мелких млекопитающих полупустынных территорий в общих чертах не отличается от такового в Западно-Казахстанской области, тогда как в более северных природных зонах встречаются виды, вообще не обитающие или крайне редкие на западе Казахстана (красная полёвка, узкочерепная полёвка, полёвка-экономка). Численность грызунов снижается, как обычно, по направлению от лесостепи к полупустыне. При этом два вида – домовая мышь и обыкновенная полёвка – распространены во всех природных зонах и в обоих типах биотопов, малая лесная мышь отсутствует только в сухих биотопах полупустыни. Узкочерепная полёвка отмечена только в лесостепи (оба типа биотопов), а полёвка-экономка и красная полёвка здесь наиболее стенотопны: выявлены только во влажных биотопах лесостепи и степи.

Таблица 48. Видовой состав и численность грызунов (число зверьков на 100 лс) в различных типах биотопов Кустанайской области в 1955–1957 гг. (Флинт, 1958)

Виды	лесостепь	степь	полупустыня
Влажные биотопы			
Обыкновенная полёвка	1.77	3.87	6.0
Полёвка-экономка	14.07	26.3	–
Узкочерепная полёвка	2.07	–	–
Красная полёвка	11.83	7.63	–
Малая лесная мышь	4.07	11.37	2.5
Домовая мышь	0.87	4.7	16.1
Всего	37.6	33.37	24.6
Сухие биотопы			
Обыкновенная полёвка	1.0	2.63	0.13
Полёвка-экономка	–	–	–
Узкочерепная полёвка	7.17	–	–
Красная полёвка	–	–	–
Малая лесная мышь	1.6	0.83	–
Домовая мышь	1.73	1.23	0.06
Всего	11.5	4.69	0.19

Материалы по Акмолинской области были получены экспедицией Института эпидемиологии и микробиологии им. Н. Ф. Гамалея АМН СССР (Москва) под руководством Е. В. Карасёвой и при участии Н. М. Окуловой в июне–сентябре 1955 г., а частично – за весь 6-летний период работы экспедиции в 1955–1961 гг. (характеристику территории, численности, состава фауны см. Карасёва, 1963). В данном аспекте материалы до сих пор почти не были опубликованы. Здесь работой было охвачено три варианта степи: 1) разнотравно-типчаковая умеренно влажная степь, б. Молотовский р-н, окр. посёлков Ново-Никольское и Балкашино; 2) типчаково-ковыльная сухая степь, б. Калининский р-н, окр. посёлков Шаброды, Журавлёвка; 3) полынно-типчаковая сухая степь, Ново-Черкасский р-н, окр. посёлков Астраханка, Красногвардейский и Краснознаменский. Ландшафт подзоны полупустыни рассматривался на материале, собранном в Кургальджинском р-не, возле посёлка ГОХ (государственное ондатровое хозяйство), у озёр Биртобан, рек Кулан-утпес, Кон, Кирей. При сравнении ландшафтных различий в заселённости биотопов в некоторых случаях все варианты степи были объединены. В июне–августе 1955 г. было отработано 17958 ловушко-суток учёта ловушками Геро и отловлено 1499 зверьков. В степи и полупустыне Акмолинской области было выявлено значительно больше видов мелких млекопитающих, чем в Кустанайской, что объясняется, прежде всего бóльшим объёмом работ в первой из них. Из табл. 49 следует, что к целинной степи в Акмолинской области более всего приурочена степная мышовка, к лесным – колкам и островам соснового леса – красная полёвка, лесная мышь и землеройки-бурозубки (из 723 экз. землеройковых 92.4% отнесено к виду обыкновенная бурозубка, 3.3% – малая и 3.7 – к виду средняя бурозубка; 0.97% в отловах землероек составила малая белозубка.).

Из табл. 45, 46, 48 и 50 можно видеть, что видовое богатство мелких млекопитающих в зонах сухой степи (окрестности стац. Джамбейты) и полупустыни (окр. стац. Кара-Тюбе) Зауральной части Западного Казахстана по сравнению со сходными ландшафтными биотопами в Кустанайской и Акмолинской областях сужено, в двух последних областях шире представлены северные (полёвка-экономка) и северо-восточные (узкочерепная полёвка, красная полёвка); в Акмолинской области многочисленнее землеройки-бурозубки. Сходство Кустанайской и Западно-Казахстанской областей состоит в бóльшей, чем в Акмолинской области, доле малой лесной мыши во всех биотопах.

Таблица 49. Видовой состав и численность мелких млекопитающих в Акмолинской области в 1955 г. (попадание на 100 лс)

Вид	Умеренно влажная степь					Север сухой степи				Центр сухой степи			полу-пустыня	
	Цели на	За лежь	Лесо-куст.	поля	Берег вод.	Цели на	Лесо-куст.	поля	Берег вод.	Цели на	поля	Берег вод.	Цели на	Берег вод.
ПЭ*	–	–	0.10	0.12	4.49	–	–	–	2.71	–	–	5.14	–	7.11
ОП	–	–	–	0.06	–	–	–	–	0.07	3.8	–	0.88	–	1.39
УП	–	–	–	0.97	0.05	–	–	–	0.16	0.2	–	0.12	–	–
ВП	–	–	–	–	0.49	–	–	–	0.36	–	–	0.09	–	0.35
КП	0.2	–	5.43	0.12	0.99	–	0.62	2.49	0.02	–	–	–	–	–
ДМ	–	–	–	0.55	0.05	0.14	0.11	–	2.89	–	–	2.63	0.41	6.24
МЛМ	–	–	–	0.24	0,35	–	–	–	0.02	–	–	–	–	1.56
ММ	–	–	–	–	0.05	–	–	–	0.07	–	–	–	–	0.17
ДХ	–	0.24	–	0.18	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ОХ	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.09	–	–
ХЭ	–	–	–	0.55	0.05	–	0.1	0.11	–	–	3.01	–	–	–
МС	–	–	–	–	–	0.29	–	0.11	0.11	1.0	–	0.06	–	–
СтП	–	–	–	0.12	–	–	–	0.11	–	0.5	–	0.12	–	–
ЖМ	–	–	–	0.18	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ЗБ	0.6	–	7.58	–	1.36	–	–	–	2.27	–	–	0.57	–	1.73
Всего лс	500	422	976	1651	2028	700	968	884	4397	500	730	3310	245	577
Зв. всего	0.8	0.24	13.11	3.09	20.12	0.43	0.72	2.94	8.69	4.6	3.01	9.7	0.41	18,54

*ПЭ – полёвка-экономка, ОП – обыкновенная полёвка, УП – узкочерепная полёвка, ВП – водяная полёвка, КП – красная полёвка, ДМ – домовая мышь, МЛМ – малая лесная мышь, ММ – мышь-малютка, ДЖ – джунгарский хомячок, ОХ – обыкновенный хомяк, ХЭ – хомячок Эверсмана, МС – степная мышовка, Ст.п – степная пеструшка, ЖМ – желтогорлая мышь, ЗБ – землеройка-бурозубка.

Видовое богатство в обеих природных зонах, по данным учётов ловушками Геро. составляет 6 видов в Западно-Казахстанской, 5 видов – в Кустанайской и 10 – в Акмолинской области. При этом в зоне сухой степи оно сходно в сухих биотопах (по 3–4 вида), а в подзоне полупустыни падает в сухих биотопах от 4 в Западно-Казахстанской до 2 в Кустанайской и 1 – в Акмолинской области. Если же взять влажные биотопы, то здесь видовое богатство растёт от Западно-Казахстанской к Кустанайской и далее – к Акмолинской области: в зоне сухой степи соответственно от 2 к 5 и далее – до 9, в подзоне полупустыни – соответственно от 4 к 3 и 6. Таким образом, виды убывают от севера к югу в сухих биотопах и увеличиваются – во влажных. Концентрация зверьков во влажных биотопах по мере движения к югу прослеживается и на численности. Так, в Западно-Казахстанской области в зоне сухой степи численность во влажных биотопах составляет 4.19, а в сухих – 4.29 экз./100 лс, т.е. доля влажных биотопов от общей суммы отловов составляет 49.2%. В подзоне полупустыни той же области данные учётов составляют во влажных биотопах 18.49, а в сухих – 9.9 экз./100 лс, т.е. уловы во влажных биотопах составляют 65.1% от общей численности.

Таблица 50. Соотношение видов мелких млекопитающих в %% в Западно-Казахстанской (ЗКО), Кустанайской и Акмолинской областях (обозначение видов см. табл. 49)*

Обл.	зона	МЛМ	ДМ	ОП	КП	ХЭ	ВП	УП	ПЭ	ЗБ	ММ	ОХ	СМ
Влажные биотопы													
ЗКО	Степь	–	–	–	–	33.3	66.7	–	–	–	–	–	–
	Полу пустыня	32.5	40.4	26.5	–	–	–	–	–	0.9	–	–	–
Кустан.	Степь	13.03	5.39	4.4	8.7	–	–	–	30.1	–	–	–	–
	Полу пустыня	10,2	65.4	24.4	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Акмол. обл.	Степь	-	26.3	8.8	–	0.6	0.9	1.2	54.4	5.7	–	0.9	0.6
	Полу пустыня	8.3	33.3	7.4	–	–	1.9	–	37.9	9.2	–	–	–
Сухие биотопы													
ЗКО	Степь	5.7	64.8	0.4	–	29.6	–	–	–	–	–	–	–
	Полу пустыня	16.5	30.7	23.6	–	0.9	–	–	–	–	–	–	–
Кустан.	Степь	17.7	26.2	56.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Полу пустыня	–	31.6	68.2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Акмол. обл.	Степь	–	–	41.9	–	33.2	–	2.2	–	–	–	–	11.0
	Полу пустыня	–	100	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

*) некоторые редкие виды в таблицу не включены

В Кустанайской области в зоне сухой степи численность во влажных биотопах составляет 33,7, а в сухих – 4,7 экз./100 лс, т.е. доля влажных биотопов от общей суммы отловов составляет 87,8%. В подзоне полупустыни той же области данные учётов составляют во влажных биотопах 24,6, а в сухих – 0,2 экз./100 лс, т.е. уловы во влажных биотопах составляют 99,2% от общей численности. В Акмолинской области соответственно в зоне сухой степи численность во влажных биотопах составляет 9,7, а в сухих – 3,7 экз./100 лс, т.е. доля влажных биотопов от общей суммы отловов составляет 72,6%. В подзоне полупустыни той же области данные учётов составляют во влажных биотопах 18,4, а в сухих – 0,4 экз./100 лс, т.е. уловы во влажных биотопах составляют 97,8% от общей численности. Во всех случаях в более южных природных зонах зверьки в большей мере концентрируются у водоёмов, как в смысле видового состава, так и численности.

Соотношение видов зверьков в соответствующих биотопах и ландшафтах трёх областей показано в табл. 50. Из неё следует, что в Западном Казахстане во влажных биотопах сухой степи господствуют водяная полёвка и хомячок Эверсмана, в Кустанайской и Акмолинской областях – полёвка экономка, причём в Акмолинской области её доля максимальна. В подзоне полупустыни в Западно-Казахстанской области преобладает домовая мышь, реже малая лесная, в Кустанайской области преобладает домовая мышь, реже – обыкновенная полёвка. В Акмолинской области во влажных биотопах преобладают полёвка-экономка и домовая мышь. К югу роль домового мыши возрастает.

Изменение населения береговых биотопов к югу отражает, скорее всего, заметное снижение биомассы прибрежно-водной растительности, а также изменение ее видового состава из-за роста солёности водоёмов и доли солёных озёр в полупустыне. В отличие от Западного Казахстана, здесь по берегам водоёмов по мере движения с севера к югу возрастает также доля и численность полёвок-экономок. Это, как и

Таблица 51. Численность домовая мышь в различных типах биотопов в Акмолинской обл. в июне – сентябре 1955 г.; число экз. на 100 лс (в скобках – число лс).

Ландшафт	Целина	Поля и залежи	Берега водоёмов
Разнотравно-типчаковая степь	0 (400)	0.2 (2009)	0.04 (2456)
Типчаково-ковыльная степь	0.4 (700)	0.1 (884)	2.96 (4224)
Полынно-типчаковая степь	0 (600)	0 (730)	3.94 (2030)
Полупустыня	0.7 (145)	-	3.68 (1277)

обилие ряда других видов в фауне (землеройки-бурозубки, степные пеструшки, узкочерепные полёвки, красные полёвки) отражает, с одной стороны, более восточное зоогеографическое положение Акмолинской области по сравнению с Западно-Казахстанской (последние два вида), а с другой – подтверждает известный факт широтного смещения природных зон – их более северное положение на западе и более южное – в центре и далее – на востоке Казахстана.

Как видно из табл. 51, на севере области, в наиболее увлажнённых условиях домовая мышь чаще всего встречается на полях, а южнее – в более широком спектре биотопов, но чаще всего – по берегам водоёмов. На юге, в сухой степи и полупустыне домовая мышь отмечена почти исключительно по берегам водоёмов³, где её численность выше, чем по берегам в более северных участках, в целинных же участках, она хотя и доминирует, но крайне малочисленна.

Таким образом, в степи Центрального Казахстана домовая мышь, обыкновенная полёвка, мышь-малютка, водяная полёвка, бурозубки предпочитают всем биотопам берега водоёмов, узкочерепная полёвка, хомячок Эверсмана, степная пеструшка – поля, красная полёвка и лесная мышь – леса, степная мышовка – целинные участки степи, джунгарский хомячок – залежи.

В Центральном Казахстане, также как и в Западном, у домовой мыши отмечается смена стадий по мере продвижения от севера к югу, возрастает приуроченность к влажным местообитаниям. Так, на севере степной зоны – в подзоне разнотравно-типчаковой степи, домовая мышь наиболее многочисленна на полях, в типчаковой – её больше всего уже по берегам водоёмов, но ещё довольно много в целинной степи и в агроценозах, тогда как южнее – в полынно-типчаковой степи и полупустыне домовая мышь в подавляющем большинстве приурочена к берегам водоёмов. Смена стадий и рост приуроченности к водоёмам на юге отмечается для большого числа видов мелких млекопитающих в аридных условиях. Помимо рассмотренных видов, можно отметить **мохноногого тушканчика**, который в условиях Западного Казахстана приурочен исключительно к мало закреплённым пескам, тогда как в более южных частях ареала, где площади разбитых песков велики, он нередко предпочитает твёрдые грунты, по-видимому, более богатые кормом (Шенброт с соавт., 1995). Такая смена стадий напоминает аналогичную у разноцветной ящурки (*Eremias arguta* Pall.), которая в центре ареала (в данном случае, это и Западный Казахстан) обитает на твёрдых грунтах, а на северных и западных окраинах ареала – в юго-восточной Украине и Румынии приурочена к песчаным массивам (Разноцветная ящурка, 1999).

Акмолинскую область, кроме рассмотренных видов, населяют другие виды мелких и средних млекопитающих, прежде всего, это степная пеструшка, обыкновенная слепушонка, степной сурок, краснощёкий суслик и другие. Учёты нор пеструшек, хомячков, выбросов слепушонки вели в 1955 г. на пеших маршрутах шириной в 2 м. В умеренно влажной

³ Учёты в населённых пунктах не проводились.

степи оработано 30172 кв. м учётов, в северной сухой степи – 37866, в центральной сухой степи – 21125, а в полупустыне – 19700, всего 87.759 кв. м. **Степные пеструшки**, хотя 1955 г. был засушлив и неблагоприятен для них, были выявлены во всех изученных вариантах степи и полупустыни. Плотность нор этих зверьков в умеренно влажной степи в конце лета была невелика (25.5 нор на га), выше – в северной сухой степи (50–93 на га). Максимальное число нор степной пеструшки было отмечено в центральной сухой степи (до 2265 нор на га). К югу, в полупустыне, плотность нор падает до 115, а ещё южнее – до 27.3 норы на га. В умеренно влажной степи пеструшки предпочитали залежи, разнотравные, полынные, типчаковые участки степи. На севере сухой степи эти зверьки местами достигали высокой численности на полях (до 1262 нор/га в конце лета), чаще же всего они встречались в степи – ковыльной (до 4816 нор на га), типчаковой (до 1831), реже в других биотопах. В полупустыне норы степных пеструшек чаще встречались в солянковых растительных ассоциациях (до 405.5 в конце лета), злаковой и типчаковых ассоциациях (до 250). Среди нескольких видов тушканчиков, обитающих в этой области, нами был отмечен только **большой тушканчик**, обычно немногочисленный. Максимальная плотность его нор (до 87.7 на га) была отмечена в злаково-полынном участке полупустыни у р. Кулан-утпес, до 40 нор на га – в полынно-солянковых и выбитых типчаковых участках полупустыни. Южнее, по берегам оз. Кургальджин, большой тушканчик чаще встречался в полынно-солянковых ассоциациях (28.2 норы на га). Учёты нор **хомячков** показали результаты, сходные с учётами ловушками Геро. В умеренно влажной степи численность хомячков невелика (6.1 нор на га), в северной сухой степи их почти нет (0.2), а максимум нор – 21–37 на га – приходится на центральную сухую степь, где хомячки встречаются в основном на полях (недавно для тех лет распаханых участках целины). В полупустыне нор хомячков не обнаружено. **Слепушонка** встречается по всей области, но численность её относительно невелика. В умеренно влажной степи выявлено в среднем 156 выбросов на 1 га, в северной сухой степи – всего 3–8, больше – в центральной сухой степи – 29–125 выбросов на га, а максимум отмечен для северной части полупустыни, где выявлено 399 выбросов/га, хотя здесь размещение слепушонки становится менее равномерным, чем в степи.

В отличие от Западно-Казахстанской области, где **стенной сурок** в 50-е гг. XX в. уже практически отсутствовал, в Акмолинской области в 1955 г. эти грызуны были нередки. Там мы провели автомобильные учёты бутанов сурка на протяжении 253 км. Средняя плотность бутанов по области составила 36.7 на 10 км учёта. К северу от пос. Астраханка (северная сухая степь) плотность бутанов оказалась низкой (0.18 на 10 км), а в центральной сухой степи к северу до пос. Краснознаменский они встречались чаще всего (93.6 на 10 км); далее к югу в центральной сухой степи бутанов стало несколько меньше (47–85 на 10 км). Обитали сурки и на севере полупустынной подзоны, но там нам не удалось провести учёты. В то время сурки заселяли преимущественно поля пшеницы на месте только что распаханной целины, где плотность бутанов составляла 167.5 на 10 км учёта. Впоследствии, по-видимому, эти поселения сурков погибли, т.к. распашка губительно влияет на них (Карасёва, 1963). **Краснощёкий суслик** – более многочисленный из четырёх известных в области сусликов – тоже был немногочислен. Так, в 1955 г. плотность его вертикальных нор составляла 7 на один объединённый гектар, до 38 в отдельных биотопах.

4.2.4.3. Особенности использования биотопов и территории по данным перекрывания экологических ниш в различных областях

При сравнении перекрывания экологических ниш в Кустанайской области (табл. 52) видим, что здесь наиболее обособлена от других видов узкочерепная полёвка (она отмечена только в обоих биотопах лесостепи), а наибольшее перекрывание экологических ниш характерно для стенотопных в этих местах видов – полёвки-экономки и красной.

Таблица 52. Перекрытие экологических ниш грызунов в Кустанайской области по природным зонам (по материалам Флинт, 1958)

виды	ОП	ПЭ	УП	КП	МЛМ	ДМ	Среднее для вида I_{cp}
ОП	–	0.459	0.180	0.549	0.702	0.730	0.524
ПЭ		–	0.842	0.789	0.437	0.579	0.621
УП			–	0.631	0.279	0.427	0.472
КП				–	0.648	0.579	0.639
МЛМ					–	0.553	0.524
ДМ						–	0.574

ОП – обыкновенная полёвка; ПЭ – полёвка-экономка; УП – узкочерепная полёвка; КП – красная полёвка; МЛМ – малая лесная мышь; ДМ – домовая мышь.

Перекрытие биотопических ниш в Акмолинской области (табл. 53) максимально у видов, приуроченных к берегам водоёмов (I_{cp} для 5 видов = 0.385) и к полям (I_{cp} для 3 видов = 0.346), меньше – у тех, что приурочены к целинной степи (I_{cp} для 1 вида = 0.294) и к лесным биотопам – (I_{cp} для 2 видов = 0.225), минимально – у вида, приуроченного к залежи (I_{cp} для 1 вида = 0.149). Эти различия связаны, прежде всего с протяжённостью, а с другой стороны, со степенью пригодности биотопа для того или другого вида. Первые два биотопа наиболее благоприятны для ряда видов, да к тому же первый из них невелик по площади. Остальные биотопы более протяжённы и отличаются меньшим количеством ресурсов, как кормовых, так и защитных, в силу чего там обитает меньшее число видов со специфическими адаптациями и меньшее число особей, что создаёт меньшее перекрытие экологических ниш.

В полупустыне доминирование в целинных биотопах переходит к домовой мыши. В основном же этот зверёк приурочен к берегам водоёмов. В степи максимальное перекрытие биотопических ниш характерно для домовой мыши и обыкновенной полёвки, в полупустыне все виды имеют очень высокие показатели перекрытия биотопических ниш, т.к. они обитают почти исключительно на небольших по площади береговых биотопах.

Для целей сравнения перекрытия экологических ниш по видам и в географическом аспекте желательно использовать одни и те же виды, перекрытие ниш которых рассчитано в пределах избранной группы, но в разных условиях. Мы проделали такую работу по трём видам: домовая мышь, обыкновенная полёвка и малая лесная мышь, которые достаточно обычны во всех трёх областях. В табл. 54 представлены данные по перекрытию территориальных экологических ниш среди этих видов в различных частях трёх рассматриваемых областей. Для трёхвидового сообщества в этих условиях выявлены следующие закономерности: 1) I_{cp} для домовой мыши и обыкновенной полёвки возрастают от севера к югу во всех трёх областях. Для малой лесной мыши такая особенность не прослеживается. 2) средний показатель I_{cp} суммарно для трёх видов максимален (0.748) в степной зоне Кустанайской области. В полупустыне этот индекс возрастает от Западно-Казахстанской (0.442) к Кустанайской и далее – к Акмолинской области (0.877). В среднем для всех трёх областей I_{cp} выше в полупустыне (0.713), чем в степи (0.435). Таким образом, показатель перекрытия экологических ниш I_{cp} грызунов изученной территории для двух из трёх видов нарастает от севера к югу и от более богатых ресурсами ландшафтов – к более бедным.

Рассматривая данные по характеристикам перекрытия территориальных экологических ниш по территории (включая региональный и биотопический аспекты), можем заметить, что колебания средне-видового показателя перекрытия экологических ниш I_{cp} по биотопам зависит в основном от двух факторов: 1) виды, характерные для ландшафта, обычно имеют более высокий I_{cp} (0.4–0.9) для биотопов, чем виды более редкие или неха-

Таблица 53. Перекрывание биотопических ниш у мелких грызунов Центрального Казахстана (Акмолинская обл., июнь-сентябрь 1955г, данные учётов ловушками Геро). Наддиагональная матрица – степные ландшафты, поддиагональная – полупустыня

	ДМ	ОП	УП	СтМ	ПЭ	КП	ЗБ	ХЭ	МЛМ	ДХ	ВП	ММ	СтП	Жм	Иср
ДМ	-	0.703	0.272	0.225	0.907	0.078	0.506	0.069	0.509	0.060	0.900	0.900	0.309	0.060	0.423
ОП	0.877	-	0.305	0.512	0.620	0.077	0.505	0.058	0.048	0.445	0.613	0.613	0.546	0.048	0.392
УП	-	-	-	0.289	0.178	0.077	0.171	0.753	0.428	0.207	0.171	0.171	0.760	0.743	0.348
СтМ	-	-	-	-	0.144	0.326	0.373	0.134	0.0377	0.079	0.376	0.376	0.491	0.079	0.294
ПЭ	0.877	1.0	-	-	-	0.067	0.535	0.029	0.019	0.007	0.981	0.981	0.222	0.007	0.361
КП	-	-	-	-	-	-	0.543	0.085	0.601	0.029	0.048	0.048	0.077	0.029	0.160
ЗБ	0.877	1.0	-	-	1.0	-	-	0.056	0.495	0.452	0.505	0.505	0.209	0	0.373
ХЭ	-	-	-	-	-	-	-	-	0.474	0.041	0.010	0.010	0.704	0.845	0.353
МЛМ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.207	0	0	0.184	0.428	0.290
ДХ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0.207	0.207	0.149
ВП	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0	0.209	0	0.370
ММ	0.877	1.0	-	-	1.0	-	1.0	-	-	-	-	-	0.209	0	0.370
СтП	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.503	0.356
ЖМ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.227
Иср	0.877	0.969	-	-	0.969	-	0.969	-	-	-	-	0.969	-	-	-

Обозначения видов см. табл. 49

Табл. 54. Перекрытие экологических ниш I_{cp} трёх наиболее распространённых видов грызунов Западного, Северо-западного и Центрального Казахстана

Природная зона	Домовая мышь	Малая лесная мышь	Обыкновенная полёвка
Западно-Казахстанская область			
Север полупустыни	0.217	0.156	0.123
Центр полупустыни	0.484	–	0.484
Юг полупустыни	0.559	0.134	0.553
Кустанайская область			
Лесостепь	0.691	0.848	0.696
Степь	0.748	0.694	0.748
Полупустыня	0.742	0.740	0.961
Акмолинская область			
Степь	0.606	0.277	0.376
Полупустыня	0.877	–	0.877

рактерные (табл. 55). В центрах или оптимумах ареалов видовой показатель I_{cp} обычно выше, чем в менее благоприятных частях ареалов (например, домовая мышь – в глинистых ландшафтах Зауралья или Волго-Ахтубинской пойме по сравнению с другими районами, малая лесная мышь – в Зауралье Западно-Казахстанской области, на Ергенях и в Центральном Черноземье, на Северном Кавказе и в Предкавказье по сравнению с Волго-Уральским междуречьем Западного Казахстана).

2) В то же время, сильное перекрытие экологических ниш возможно в случаях, когда малочисленные или редкие зверьки встречаются на небольших по площади биотопах. Примером может служить очень высокий I_{cp} в полупустынном Центральном Казахстане, где домовая мышь приурочена к водоёмам. Аналогичная ситуация характерна для пар «домовая мышь – обыкновенная полёвка» на Северо-Западном Кавказе (Окулова с соавт., 2007б), когда $I_{cp}=0.94$, где эти зверьки были встречены почти исключительно в одном географическом районе, или для пар «полевая мышь – обыкновенная полёвка» в подзоне хвойно-широколиственных лесов на юге Московской области (Окулова с соавт., 2005б), где I_{cp} очень высок (0.811) из-за концентрации обоих видов до 1960 г. на вырубках, или для пары видов «малая лесная мышь – тамарисковая песчанка» в приуральных районах глинистой полупустыни Западно-Казахстанской области ($I_{cp}=1.0$) из-за строгой приуроченности зверьков к берегам каналов или лиманов. Аналогичным образом, очень велик I_{cp} для пар «серый хомячок – тамарисковая песчанка» (0.952) или же первый вид с обыкновенной полёвкой (0.722) на северо-восточной окраине Волго-Уральских песков из-за тесной связи обоих видов с биотопами мелкобугристых песков. В Акмолинской области (Центральный Казахстан) в зоне полупустыни перекрытие биотопических ниш было резко завышено из-за концентрации практически всех видов на берегах водоёмов (табл. 54).

В пойме р. Урал и на прилежащих к ней плакорных участках I_{cp} возрастает от севера к югу для всех видов кроме малой белозубки, у которой изменений не отмечено. Можно предположить, что эти изменения отражают уменьшение площади благоприятных биотопов и снижение фитомассы растительных кормов к югу, т.е. нарастание дефицита ресурсов.

Перемножая соответствующие данные табл. 32 и 54, получим индексы территориального перекрытия ниш I_t , учитывающие и территориальное, и биотопическое распределение зверьков (табл. 56).

Сравнивая видовые показатели I_t в разных частях ареалов у разных видов, было установлено, что максимальным этот показатель оказался у серого хомячка и обыкновенной полёвки, средним – у домовой и малой лесной мышей в местах их относительно высокого обилия, и минимальным – у более редких видов – хомячка Эверсмманна и обыкновенного

Таблица 55. Перекрывание экологических ниш по биотопам I₆

Место вид	ВУМ, глинистые ландшафты	Зуралье, глинистые ландшафты	ВУП	Ергени	Волго-Ахтубинская пойма	С-З Кавказ и Предкавказье	Центральный Казахстан (Акмолинская обл.)		Тульская обл.	Молдавия	Центральное Черноземье
							Степь	Полупустыня			
ДМ*	0.263	0.639	0.308	0.337	0.524	0.112	0.423	0.877	0.358	0.444	
МЛМ	0.294	0.656	0.008	0.567	-	0.355	0.290	-	0.287	0.460	
ПМ	-	-	-	0.234	0.531	-	-	-	-	0.342	
ОП	0.230	0.627	0.305	0.587	0.418	0.117	0.392	0.969	0.281	0.440	
РП	-	-	-	-	-	-	КП *) 0.160	-	-	0.398	
СХ	0.029	-	0.191	-	-	-	-	-	0.162	0.576	
ОХ	0.004	0.404	-	-	-	-	-	-	-	-	
ХЭ	0.005	0.325	0.056	-	-	-	0.353	-	-	-	
ОБ	-	0.563	-	-	-	-	0.373	0.969	0.257	0.563	
МБ	0.079	0.717	-	-	0.516	0.191	-	-	-	0.295	
УП	-	-	-	-	-	-	0.343	-	-	-	
СМ	-	-	-	-	-	-	0.294	-	-	-	
ПЭ	-	-	-	-	-	-	0.361	-	0.969	-	
ДХ	-	-	-	-	-	-	0.149	-	-	-	
ВП	-	-	-	-	-	-	0.370	-	-	-	
ММ	-	-	-	-	-	-	0.370	-	0.969	0.308	
СтП	-	-	-	-	-	-	0.356	-	-	-	
ЖМ	-	-	-	-	-	-	0.227	-	-	-	

*) КП – красная полёвка *Alexandromy rutilus*; УП – узкочерепная полёвка *Microtus (Stenocranius) gregalis* Pall.; СМ – степная мышовка *Sicista subtilis*; ПЭ – полёвка-экономка *Myodes oeconomus*; ДХ – джунгарский хомячок *Phodopus sungorus*; ВП – водяная полёвка *Arvicola amphibius*; ММ – мыш-малютка *Microtus minutus*; СтП – степная пеструшка *Lagurus lagurus*; ЖМ – желтогорлая мышь *Sylviaetis flavicollis*.

Таблица 56. Перекрывание территориальных экологических ниш I_t

Место вид	ВУМ, глинистые ландшафты	Зауралье, глинистые ландшафты	ВУП	С-З Кавказ и Предкавказье	Центральное Черноземье	В среднем для вида
ДМ	0.066	0.196	0.105	0.028	0.253	0.116
МЛМ	0.076	0.188	0.003	0.155	0.155	0.132
ОП	0.058	0.181	0.138	0.025	0.268	0.134
СХ	0.001	-	0.082	-	0.323	0.135
ОХ	0.007	0.027	-	-	-	0.017
ХЭ	0.001	0.049	0.020	-	-	0.023
МБ	0.014	0.308	-	-	0.129	0.150

хомяка. В географическом аспекте Центральное Черноземье и отчасти лесостепь Тульской области отличаются от других рассмотренных регионов более высоким I_t для всех видов. В Западно-Казахстанской области Зауралье характеризуется максимальными показателями I_t для домового и малой лесной мышей, обыкновенной полёвки, обыкновенного хомяка и хомячка Эверсмanna, малой белозубки, а в Волго-Уральском междуречье I_t в песках превышает таковой в глинистых ландшафтах у домового мыши, обыкновенной полёвки, серого хомячка и хомячка Эверсмanna, тогда как противоположная картина отмечена только у лесной мыши.

4.2.4.4. Заключение к разделу о территориальном размещении млекопитающих в различных областях

1. Учитывая фауну и население млекопитающих в целом, можно полагать, что Волго-Уральское междуречье Западно-Казахстанской области ближе к более западным территориям, чем к таковым, лежащим далее к востоку. Три вида мелких млекопитающих – домовая, малая лесная мыши и полёвка обыкновенная – являются наиболее многочисленными представителями мелких мышевидных от Ергеней до Кустанайской области.
2. В Нижнем Поволжье, как и в Западном Казахстане, численность домового мыши невелика, она возрастает от севера к югу. На юге Н. Поволжья домовая мышь реже, чем на севере, заселяет посева, а чаще концентрируется в древесно-кустарниковых биотопах и бурьянах. На Ергенях в сухой степи домовая мышь также малочисленна, но доминирует, как и малая лесная мышь. Обыкновенная полёвка встречается реже, полевая мышь – ещё реже. Здесь домовая мышь приурочена к берегам водоёмов и посевам, малая лесная мышь – к древесно-кустарниковым биотопам, лугам, берегам водоёмов.
3. В более аридных условиях Западного Казахстана перекрывание экологических ниш по биотопам у этих видов в пойме р. Урал сходно с таковым на плакорах в Ергенях. В Волго-Ахтубинской пойме до зарегулирования стока Волги скученность зверьков по территории была значительно меньше, чем на плакорах ввиду благоприятности для зверьков больших площадей поймы.
4. Видовой состав мелких млекопитающих Западно-Казахстанской области беден по сравнению с более восточными территориями, где он обогащается видами северного и северо-восточного происхождения. В Акмолинской области видовой состав и численность млекопитающих во многом отличаются от более западных областей.
5. На востоке по сравнению с Западным Казахстаном в силу различий климата, гидрографических условий, рельефа происходит смещение северных природных зон (степи) к югу. Вследствие смещения более северных растительных сообществ в Акмолинской области к югу и исторических условий заселения сообщества млекопитающих на западе оказываются более близкими к таковым пустыни, а на востоке на тех же широтах имеют более северный, «степной» облик.

6. Во всех рассмотренных областях население мелких млекопитающих от севера к югу обедняется, происходит концентрация зверьков вокруг водоёмов. Это относится и к видовому богатству, и к численности. Доля домового мыши в населении береговых биотопов к югу везде возрастает.

7. В 50-х гг. XX в. в Акмолинской области наблюдалась значительно более высокая, чем в Западном Казахстане, численность степного сурка, степной пеструшки, полёвки-экономки, отмечалась повышенная численность землероек-бурозубок. Западный Казахстан отличается от более восточных областей бóльшим видовым богатством и более высокой численностью грызунов за счёт песчанок, тушканчиков.

4.2.5. Заключение к разделу 4.2

Завершая рассмотрение территориального и биотопического размещения млекопитающих, отметим следующие моменты. 1) особое значение домового мыши. Несмотря на то, что она не является давним обитателем аридных ландшафтов на западе Казахстана, а отмечена только с позднего голоцена (Дмитриев, 2001), домовая мышь приобрела здесь статус фоновой формы мелких млекопитающих как в глинистых полупустынях, так и в северной пустыне. Благодаря своей экологической пластичности, особенностям питания, малым размерам тела, подвижности и способности к широким сезонным миграциям этот грызун смог наилучшим образом адаптироваться к огромным малопродуктивным открытым пространствам сухой степи, полупустыни и северной пустыни, не говоря уже о более типичных для неё пойменных ландшафтах. 2) для территории Западного Казахстана и прилегающих сухостепных и полупустынных территорий Нижнего Поволжья и Центрального Казахстана характерно, что основное богатство и разнообразие жизни сосредоточивается здесь по берегам водоёмов, где отмечается и наибольшее число видов, и наиболее высокая численность. С ухудшением качества биотопов по мере движения от севера к югу и от пойменных биотопов в глубину плакорных пространств видовой состав обедняется, численность падает, нередко в течение подавляющей части года там присутствует в небольшом количестве лишь один вид – домовая мышь. При этом на западе Казахстана в силу аридности климата пустынные элементы проникают гораздо дальше на север, а в центре и на востоке Казахстана природные зоны как бы «спускаются» к югу, и аридные экосистемы начинают преобладать на гораздо более южных территориях. Однако и в Центральном Казахстане при переходе от сухой степи к зоне полупустыни отмечается обеднение видовой состав мелких млекопитающих, снижение численности, увеличение концентрации зверьков в более влажных биотопах и рост доминирования домового мыши во всех биотопах.

4.3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ 4

Основное направление в изменении как географических, так и биотопических особенностей населения мелких млекопитающих состоит в том, что по мере аридизации, как при движении с севера на юг области от влажных ландшафтных разностей (берега рек) к более сухим (плакоры), так и при сравнении биотопов, численность зверьков снижается и возрастает доля домового мыши за счёт уменьшения числа видов и доли второстепенных форм (серый хомячок, обыкновенные полёвки, малая лесная мышь и др.).

Перекрытие экологических ниш по территории (I_1) максимально в песках; в глинистой полупустыне этот показатель в целом снижается, но он выше в Зауралье, чем в Волжско-Уральском междуречье. На территории работ I_1 ниже, чем в лесостепной зоне или в Чернозёмном центре, близок к таковому на Северо-Западном Кавказе и в Предкавказье. Средневидовой показатель I_1 максимален у малой белозубки, серого хомячка и обыкновенных полёвок, средний – у домового и малой лесной мышей, минимален – у обыкновенного хомяка и хомячка Эверсмана.

5. СООБЩЕСТВА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В АНТРОПОГЕННЫХ БИОТОПАХ

5.1. ВВЕДЕНИЕ

Структура сообществ (видовой состав, численность, структура и функционирование популяций, взаимоотношения видов и особей в них, закономерности динамики численности, сезонные особенности жизни зверьков) отличается в биотопах с разным уровнем антропогенного влияния. Среди антропогенных и изменённых человеком биотопов можно выделить следующий ряд по степени воздействия человека.

1) **Населённые пункты** (селитебные территории) – участки территории, коренным образом преобразованной человеком и приспособленной для его обитания. Для песчаной зоны, особенно в XX в., характерны мелкие населённые пункты с большой долей землянок, или группы из 1–3 землянок, разбросанных среди песков. Лишь во второй половине XX в. землянки стали заменяться на саманные, а ещё позже и не в таких широких масштабах – на кирпичные дома. С внедрением строительства фундаментов повысилась «мышнепроницаемость» построек. При домах возникает ряд надворных построек – базы для скота, сараи, загоны и гаражи. В населённых пунктах возрастает количество складов, мельниц, элеваторов, промышленных предприятий и общественных учреждений – столовых, магазинов, больниц, школ, детских садов, бань, объектов транспорта и пр. Все они представляют собой биотопы, в разной степени осваиваемые зверьками. Рост населения и развитие населённых пунктов привели к увеличению селитебной площади, улучшению качества и увеличению количества зданий, созданию инфраструктуры, увеличению запасов пищевых продуктов.

Все эти изменения на протяжении длительного времени вели к изменению условий жизни животных в населённых пунктах. Населённые пункты – специфические местообитания, фауна млекопитающих которых складывалась под влиянием в основном двух факторов – состава окружающей фауны и отбора животных, способных существовать в условиях, предлагаемых этим новым типом биотопа. Наибольшее разнообразие видов – обитателей жилищ – характерно для одиночных или мелких поселений человека, чаще примитивных и мало благоустроенных, которые, в сущности, слабо отличаются от окружающей среды.

С усовершенствованием жилищ и ростом площадей населённых пунктов условия жизни для животных становятся всё более специфическими. Обитающие в них виды должны обладать особым набором качеств: а) зверьки должны быть мелкими, чтобы, во-первых, свободно пролезать в мелкие щели и отверстия в стенах и переборках, довольствоваться малыми объёмами для устройства гнёзд, а во-вторых, легко лазать по различным наклонным плоскостям; другой вариант отбора – более крупные грызуны (крысы), которые адаптируются в основном к помещениям для скота, складам, но не к непосредственным жилищам человека; б) зверьки должны легко обходиться без воды, которая, особенно при наличии водопровода, в подходящем для зверьков виде в доме отсутствует; в) основную потребность в их питании должны составлять концентрированные корма, которые преимущественно заготавливаются человеком и наиболее часто составляют его запасы; именно поэтому мыши в целом оказались наилучшими кандидатами в обитатели жилищ человека: кроме повсеместно распространённой домовый мыши это и полевая мышь – один из многочисленных видов в городах Европы (Andrzejewski et al., 1978, 1981, Haitlinger, 1969) и России (Карасёва с соавт., 1990, 1999; Ксенц с соавт., 1990; Лисин, 1985; Лисин, Петров, 1986; Окулова с соавт., 1996); в мелких поселениях человека в тайге Дальнего Востока преобладает восточно-азиатская лесная мышь (Окулова, 1994); г) зверькам должны быть свойственны хорошие способности к ориентированию, пространственным перемещениям, они должны иметь развитые исследовательские формы поведения, позволяющие быстро осваивать незнакомую обстановку (Котенкова 2000); д) характерной особенностью синантропных видов является также экологическая и этологическая адаптация к существованию в условиях как большой разреженности популяции, так и, напротив, очень

высокой концентрации. Все эти особенности в своей совокупности наиболее характерны для домовых мыши, что и позволило ей, по-видимому, практически единолично и универсально занять такую экологическую нишу как жилище человека. Существующие в домах человека запасы мяса и других продуктов животноводства, а также нередкое присутствие членистоногих (тараканы, мухи, паразиты человека, пауки, членистоногие из природных биотопов) создали экологическую нишу для мелкого насекомоядного зверька; видом, наиболее подходящим к этим условиям, оказалась малая белозубка, более сухолюбивая и устойчивая к голоду, чем землеройки-бурозубки и достаточно мелкая, чтобы довольствоваться теми небольшими объёмами кормов, которые она может найти в жилище. Хорошая адаптированность к этой экологической нише позволила малой белозубке широко заселить посёлки и города и даже, подобно домовых мыши, расширить свой ареал к северу за счёт этого биотопа.

Другие биотопы населённых пунктов, как, например, склады, магазины, помещения для скота, где скапливаются большие запасы кормов, а люди бывают реже, оказались удобной экологической нишей для другого представителя семейства мышинных – серой (реже – чёрной) крысы, которая, в силу своей более крупной величины нуждается в больших, чем домовая мышь, количествах корма, а с другой – обладает большей физической силой и отсюда – способностью прогрызать более крепкие загородки, полы и перекрытия. В силу своей большей влаголюбивости крысы чаще встречаются в условиях влажного климата и по берегам водоёмов, куда они нередко выселяются на тёплые периоды года.

2) **Скирды.** Под этим названием мы объединяем как кучи, скопления сухих трав и других растений, заготовленных человеком для индивидуальных нужд прокорма и ухода за скотом, топлива, так и крупные сооружения из сена, соломы, необмолоченных скошенных злаков, созданные для нужд товарного животноводства. Они могут состоять из дикорастущих высушенных трав, кустарничков или ветвей кустарников (кляк, песчаная полынь, тамарикс и др.), соломы обмолоченных или необмолоченных стеблей и колосьев культурных злаков, которые хранятся осень и зиму в кучах и кучках, стогах, копёшках, копнах или скирдах. Последние отличаются максимальными размерами и плотной укладкой, в силу чего особенно благоприятны для зверьков. На протяжении последнего столетия жители области всё в большей мере переходили от примитивного кочевого животноводства к товарному производству продуктов животноводства, что сопровождалось ростом культуры заготовки и хранения кормов, всё большим применением техники для косыбы, укладки, транспортировки сена и соломы. Скирды и более мелкие подобные сооружения служат длительным прибежищем грызунам и землеройкам в течение холодного времени года, а с созданием скирд долговременного хранения – и в течение ряда лет. Видовой состав населения мелких млекопитающих скирд, также как и жилищ человека, зависит от состава фауны окружающей природы и от степени соответствия вида тому образу жизни, какой ему приходится вести в этом новом для него антропогенном биотопе. Поэтому чем мельче и примитивнее кучи заготовленного сена или топлива, тем ближе условия к природным и тем богаче видовой состав зверьков в ней. Чем сложнее, специфичнее скирда, чем больше её объём, тем всё для меньшего числа видов она становится пригодной, тем больше возникает специфических требований к обитанию, выживанию и размножению животного в этих условиях. Численность зверьков в скирдах зависит как от её состава (гораздо больше зверьков бывает в скирдах необмолоченного хлеба, проса или овса), так и от внешних метеорологических условий и от объёма скирды.

3) **Агроценозы** – посевы, бахчи, плантации, сеяные луга, огороды, сады и т.п. специально выращиваемые человеком растения в виде монокультуры (поля, плантации, бахчи) или состоящие из небольшого числа полезных человеку культивируемых растений (сеяные луга, огороды, сады). Особенность их состоит в том, что, будучи мало привлекательными для млекопитающих в большую часть года, в период появления зелёных всходов и созревания урожая они могут быть весьма благоприятны для сезонных миграций и временного обитания многих видов животных. К этому типу биотопов примыкают малопородные искусственные лесные полосы, высаживаемые в безлесных ландшафтах.

4) берега **оросительных каналов и прочих гидросооружений**. На валах оросительных сооружений, по берегам искусственных водоёмов и лиманов, на периодически заливаемых при сбросе вод запруженных рек землях часто возникают устойчивые многолетние заросли бурьянов, кустарников, появляются группы деревьев. Здесь нередко создаются более благоприятные, чем на плакорных пространствах, условия для зверьков и возникают особые, специфические сообщества, т.к. сюда вселяются как животные аридных ландшафтов (жёлтый суслик, малые песчанки, домовая мышь), так и обитатели влажных местообитаний (обыкновенные и водяная полёвки, лесная мышь); нередко, особенно на орошаемых землях южных пустынь, здесь возникают сообщества с очень высокой численностью зверьков (Раппопорт, 1994).

5) различного рода новые биотопы, **возникающие в результате хозяйственной деятельности человека** – пустыри, дороги и их обочины, окрестности зимовок и стоянок скота, колодцев и одиночных постоянных землянок среди природы, выпасы, выгоны и т.п. Известно, что в окрестностях зимовок и летних стоянок животноводов возникают участки вытоптанного грунта, что привлекает малых и жёлтых сусликов. Обилие зарослей сорных растений из-за удобрения почвы навозом весьма благоприятно для возникновения многочисленных поселений мелких мышевидных (домовые мыши, полёвки) и песчанок. Вытоптанные участки и развалины строений – места, привлекающие, из-за рыхлости грунта, больших песчанок и способствующие их расселению на север. Развалины землянок и могил привлекают песчанок и сов, территории газо- и нефтедобывающих предприятий могут, из-за их малой посещаемости, служить местами сохранения различных видов; вдоль дорог концентрируются суслики и пернатые хищники и т.д. Рассмотрим основные из этих антропогенных биотопов.

5.2. НАСЕЛЁННЫЕ ПУНКТЫ

5.2.1. Поволжье и Волго-Уральское междуречье

Видовой состав зверьков – обитателей населённых пунктов изучаемого региона довольно разнообразен и изменчив во времени. Изучая размещение домовой мыши в населённых пунктах Нижнего Поволжья, Н.В. Щепотьев (1957б) отмечает, что в мелких населённых пунктах ему удавалось выловить до 12 видов мелких зверьков (чем мельче населённый пункт, тем больше видов), а в крупных – всего два – домовую мышь (доминант) и (иногда) серую крысу. В крупных городах домовая мышь и прочие зверьки не совершают сезонных миграций, тогда как для мелких посёлков и отдельных строений среди природы такие миграции – обычное явление. В населённых пунктах левобережья Волги Н.В. Щепотьев отмечает в октябре – декабре всего 4 вида. Из необлигатных синантропов на левобережье Волги этот автор наблюдал только серого хомячка, да и то редко. Вселение мышей в дома происходит осенью, а выселение в природные биотопы – в начале лета. На правобережье Волги к необлигатным синантропам автор относит, кроме перечисленных выше, полевую мышь и обыкновенную полёвку, которые регулярно вселяются в постройки человека что и усиливает, наряду с домовая мышь, эпидемиологический контакт человека с природой. В 1950–1955 гг. наиболее многочисленными из второстепенных видов в населённых пунктах на правобережье Нижней Волги были в лесостепной зоне серые полёвки, в северных степях – степные пеструшки, в сухих степях – серый хомячок, а в Заволжье – в сухих степях – серые полёвки и степные пеструшки, в песках – серый хомячок (Щепотьев, 1957б). Если в населённых пунктах правобережья Волги упомянутый автор встретил, кроме домовой мыши, в лесостепной зоне 7 видов зверьков, в северных степях – 4 вида, в сухих степях – 1 вид, то в Заволжье в сухих степях в посёлках им было отмечено 4, в глинистой полупустыне – 0, а в песках вдоль Волги – 1 вид. В природных условиях левобережья Волги Н.В. Щепотьев регистрировал в сухо-степном ландшафте – 3–4 вида, в глинистой полупустыне – 1 вид (домовая мышь), в песках вдоль Волги – 2 (домовая мышь и серый хомячок). Численность домовой мыши в открытых биотопах сухой степи левобережья осенью

составляет 9 экз. /100 лс, в постройках человека – 10 весной и зимой – около 4. Там же, но в глинистых полупустынных ландшафтах ловится около 2 на 100 лс в открытых биотопах, в домах – 1.5 в январе – апреле. В населённых пунктах левобережья Илийской котловины А. С. Сабиласев с соавт. (2007) выявили 8 видов мелких млекопитающих за шесть лет работы (2001–2006 гг.). Доля домовая мышь составляла 86%, малой лесной мыши – 5.6%, серой крысы, серого хомячка и малой белозубки – по 2%, а малой бурозубки – 1%. Изредка встречались киргизская полёвка (*Microtus kirgisorum*) [по более новым данным Ю. М. Ковальской (1994), её следует отнести к *M. ilaeus*] – 0.6% и краснохвостая песчанка (*Meriones erythrourus*) – 0.4%.

В населённых пунктах Западно-Казахстанской области домовая мышь выступает абсолютным доминантом (табл. 57). Согласно нашим данным, в 1977–1998 гг. в населённых пунктах области выявлено 11 видов грызунов (всего поймано более 50000 зверьков), из них домовая мышь составляет более 99%. Из 501 экз. – представителей других видов в населённых пунктах преобладала малая белозубка (49.1%), за ней следовала восточноевропейская полёвка (21.8%) и хомячок Эверсмана (16.8%). Обычными были малая лесная мышь (4.6%) и полуденная песчанка (4.8%). Обыкновенный хомяк, тамарисковая песчанка и серая крыса встречались заметно реже (соответственно 1.2, 0.5 и 0.6%), а серый хомячок и обыкновенная бурозубка отмечены в количестве 1–2 экземпляров. Соотношение видов всех зверьков в населённых пунктах после исключения домовой мыши показано на рис. 99. Из него видно, что по обоим берегам р. Урал вторым по доминированию видом является малая белозубка, составляющая примерно половину второстепенных видов зверьков. Довольно часто на

Таблица 57. Численность и соотношение видов мелких млекопитающих в населённых пунктах Западно-Казахстанской области

Период	Ландшафт	Лс	Зв. на 100лс	Из них по видам в процентах								
				ДМ*	ПМ	ПП	СХ	МБ.	ОП	ТП	МЛМ	ХЭ
До 1960 г.	Пески	3731	26.16	96.2	0.5	1.0	0.7	1.4	-	-	-	-
	Глинист. Приуралье	11725	12.26	99.1	0.4	0.6	0.1	0.1	0.1	-	-	-
	Зауралье	1797	5.23	100	-	-	-	-	-	-	-	-
	Всего	17253	14.54	98.0	0.4	0.6	0.3	0.6	0.1	-	-	-
После 1960 г.	Пески	16196	10.18	99.2	-	-	0.1	0.3	0.2	0.2	-	-
	Глинист. Приуралье	29183	12.43	99.7	-	-	-	-	0.3	-	0.03	-
	Зауралье	132099	9.78	98.31	-	0.17	-	0.64	0.32	0.06	0.11	0.37*
	Всего	177478	10.25	98.66	-	0.12	0.01	0.49	0.30	0.06	0.09	0.26 **
Всего	Пески	19927	13.17	98.0	0.2	0.4	0.3	0.7	0.1	0.20	-	-
	Глинист. Приуралье	40908	12.38	99.6	0.1	0.1	-	0.02	0.2	-	0.02	-
	Зауралье	133896	9.71	98.32	-	0.169	-	0.638	0.315	0.062	0.115	0.369***
	Всего	194731	10.63	98.6	0.048	0.179	0.039	0.493	0.261	0.063	0.077	0.232 ****

ДМ – домовая мышь; ПМ – полевая мышь; ПП – полуденная песчанка; СХ – серый хомячок; МБ – малая белозубка; ОП – обыкновенные полёвки; ТП – тамарисковая песчанка; МЛМ – малая лесная мышь; ХЭ – хомячок Эверсмана.

*кроме того, обыкновенный хомяк 0.01; ** кроме того, обыкновенный хомяк 0.005; *** кроме того, обыкновенный хомяк 0.008; **** кроме того, обыкновенный хомяк 0.005

левобережье встречаются обыкновенная полёвка (28.3%) и хомячок Эверсмanna (19%), тогда как на правобережье второстепенные виды более разнообразны.

В посёлках поймы реки Урал нередко попадались, при значительном господстве малой белозубки (43.9 на левом и 57.8% на правом берегу) обыкновенная полёвка и хомячок Эверсмanna. На правом берегу преобладал хомячок Эверсмanna (12.1%), а обыкновенная полёвка составила всего 5.1%, как и серая крыса. Доля тамарисковой песчанки в населении мелких зверьков посёлков правобережной поймы (без домово́й мыши) была чуть больше, чем двух последних видов (6%). В посёлках левобережной части поймы р. Урал довольно часто встречается полуденная песчанка (4.5%). В посёлках правобережной поймы её нет, а в песчаной части в посёлках она преобладает над тамарисковой песчанкой, где эти два вида составляли соответственно 46.7 и 6.7%, а малая белозубка составляла долю, близкую к полуденной песчанке (40%). На левобережье в посёлках чаще, чем на зимовках, разбросанных по степи, встречаются малая белозубка и обыкновенная полёвка, более обычны обыкновенный хомяк и домовая мышь, тогда как на зимовках более многочисленны полуденная песчанка и хомячок Эверсмanna.

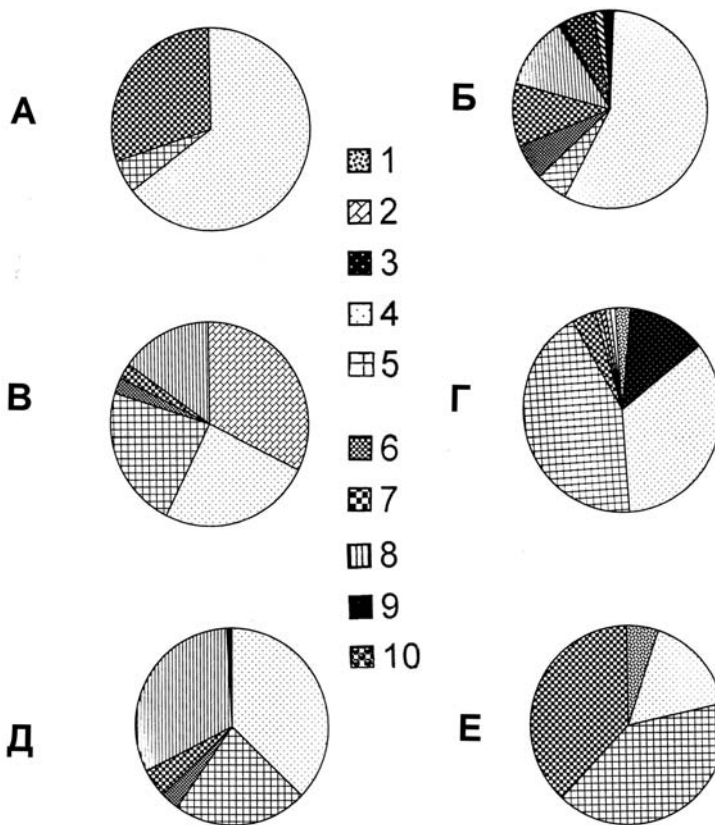


Рис. 99. Соотношение второстепенных (кроме домово́й мыши) видов в населённых пунктах и жилищах человека. А – левобережная пойма р. Урал. Б – правобережная пойма р. Урал. В – пески Зауралья. Г – Волго-Уральские пески. Д – Глинистые ландшафты Зауралья. Е – Глинистые ландшафты Волго-Уральского междуречья.

1 – полевая мышь; 2 – полуденная песчанка; 3 – серый хомячок; 4 – малая белозубка; 5 – обыкновенная полёвка; 6 – тамарисковая песчанка; 7 – малая лесная мышь; 8 – хомячок Эверсмanna; 9 – обыкновенный хомяк; 10 – прочие (серая крыса, пегий пугорак, общественная полёвка, обыкновенная бурозубка, слепушонка обыкновенная, степная пеструшка)

За годы наблюдений в связи с изменением характера жилищ, борьбы с грызунами и, вероятно, вследствие общих вековых изменений в составе фауны сильно изменился и состав второстепенных видов – обитателей жилищ человека. В период за 1938–1959 гг. видовой состав жилищ был богат и составлял 8 видов в песках и 12 – в глинистой полупустыне. В последующие годы число видов зверьков в населённых пунктах сократилось до 5 в песках и 6 – в глинистой полупустыне. После 1960 г. в населённых пунктах песков уже не отмечали полевую мышь и пегого поторака, а после 1980 г. – обыкновенных полёвок. В глинистой полупустыне в посёлках после 1960 г. отмечено появление землероек – белоzubки и бурозубок, после 1996 г. – серой крысы, но ещё до 1980 г. исчезли серый хомячок, полуденная и тамарисковая песчанки, степная пеструшка, полевая мышь, слепушонка и степная пищуха, а после 1980 г. – ещё и бурозубки. Эти результаты по обеднению видового состава не связаны с объёмом работ, т.к. до 1959 г. было обследовано меньше населённых пунктов, чем в последующие годы.

Численность зверьков в населённых пунктах Приуральной части области составляет 12–13% попадания, из них 98–99.6% составляет домовая мышь, кроме неё в песках довольно много малых белоzubок, встречаются полуденные песчанки, серый хомячок, реже полевая мышь (в начале периода работ) и обыкновенная полёвка (во второй половине периода работ). В глинистой полупустыне среди прочих видов преобладают обыкновенные полёвки, реже полевые мыши и полуденные песчанки (1-й период), встречаются малые белоzubки и лесные мыши. Как редкие виды вне учётов в посёлках среди песков отмечены обыкновенная полёвка, серый хомячок и пегий поторак, а в глинистых ландшафтах – серый хомячок (1-й период), хомячок Эверсмана, бурозубки, степная пищуха, степная пеструшка, слепушонка.

Численность домовой мыши осенью в природных биотопах составляет в среднем по области 5.3, с уменьшением к югу в глинистой полупустыне и ниже – в песках (3.1), с уменьшением от центра к окраинам Волго-Уральских песков. Среднее для всех ландшафтов за все годы по области численность домовой мыши в природе составляет 4.5 на 100 лс. В населённых пунктах эта цифра почти вдвое выше: 8.6. При этом в глинистой полупустыне везде, кроме юга области, эта численность выше 10 экз./100 лс, а на юге (Тайпакский район) снижается до 5.5. В домах песчаных ландшафтов она также высока и составляет 10.4, кроме северо-восточной окраины Волго-Уральских песков, где мышей мало (3.94). Согласно данным коэффициентов вариации осенняя численность домовой мыши в населённых пунктах менее стабильна в песках, чем в глинистой полупустыне: CV составляет в песках в среднем 171.1%, а в глинистой полупустыне – 103.5%. В целом в открытых биотопах области численность домовой мыши колеблется осенью более чем вдвое сильнее, чем в населённых пунктах (CV = 58.3 дома против 137.3% в природе).

Н. В. Щепотьев (19576) отмечает для населённых пунктов Правобережья Саратовской области (за 1950–1955 гг.), что второстепенные виды (т.е. все, кроме домовой мыши) чаще всего встречались в этом биотопе в мае – июне (20% от всех отловленных, 1 вид), реже – в январе – апреле (3.8–4.8%, до 5 видов), ещё реже – в сентябре – декабре (2.3–2.5%, осенью – два вида, зимой – 6 видов), а в июле – августе зверьки второстепенных видов в населённых пунктах вообще не были пойманы.

5.2.2. Зауралье

В Зауралье после 1960 г. основные работы вели в поселениях человека двух типов – посёлки и небольшие чабанские стоянки (зимовки) Посёлки б.ч. небольшие, состоят из менее чем 500–700 жителей, часто менее 100. В период учёта (1977–1998) дома в посёлках были одноэтажные, чаще саманные, реже кирпичные. Чабанские зимовки обычно состоят из 1–3 землянок, вдали от поселений человека, полуутопленных в грунте, или саманные домики с загонем для скота и колодцем. Учёты мелких млекопитающих в домах и надворных постройках вели с помощью ловушек Геро, расчёт – на 100 лс. Всего учёты вели в 5 участках Зауралья: 1) Есенсайский стационар и его окрестности к востоку от стацио-

нара; 2) северная часть левобережной поймы меридионального течения р. Урал к югу до пос. Сарман (левобережная «чапаевская» пойма); 3) южная часть той же поймы к югу от пос. Сарман (левобережная «калмыковская» пойма); 4) Окрестности пос. Кара-Тюбе; 5) юго-восточная часть Зауралья (пески Бийрюк, окр. пос. Райгородок). Для сравнения приведены также материалы по многолетним среднегодовым учётам на правобережных частях «чапаевской» и «калмыковской» пойм.

В годы работы в посёлках поймы Левобережья выявлено по три вида второстепенных (всех, кроме домовый мыши) видов млекопитающих. В то же время на правобережной части поймы выявлено 10 видов (Табл. 58). Многолетняя среднегодовая численность в посёлках северной части Левобережья составляла 12.7 на 100 лс, в южной части меньше – 8.1 на 100 лс. Это близко к численности на правобережной пойме и соответствует тому, что наблюдается в природных биотопах поймы р. Урал. Среди второстепенных видов в посёлках северной части левобережной поймы чаще всего встречается малая белозубка, реже – малая лесная мышь, единично – обыкновенная полёвка. Наибольшее видовое богатство в посёлках Зауралья наблюдается в посёлках окрестностей стационара Есенсай и на юго-востоке области (по 7 видов). В первом районе наиболее обычны хомячок Эверсмана и малая белозубка, реже встречаются обыкновенная полёвка и малая лесная мышь, еди-

Таблица 58. Видовой состав и численность второстепенных видов зверьков в посёлках Зауралья (1977–1998)

Участок	Тип поселения	лс	Многолетняя среднегодовая численность на 100 лс								
			всего	ДМ	ХЭ	МБ	ОП	ОХ	ТП	ПП	МЛМ
Есенсай	Посёлки	19800	11.7	11.54	0.076	0.051	0.025	0.005	–	–	0.005
	Зимовки	1868	15.85	14.56	0.696	0.214	0.054	–	0.054	–	0.268
	всего	21668	12.06	11.80	0.129	0.065	0.028	0.005	0.005	–	0.028
Кара-Тюбе	Посёлки	34714	10.18	10.03	0.014	0.084	0.049	–	0.003	–	–
	Зимовки	1422	10.55	8.86	0.633	0.422	0.492	–	0.141	–	–
	всего	36136	10.19	9.98	0.039	0.097	0.066	–	0.008	–	–
ЛП* север	Посёлки	12793	12.68	12.51	–	0.094	0.008	–	–	–	0.063
ЛП* юг	Посёлки	33803	8.08	8.03	–	0.035	0.003	–	–	–	0.009
Пески Бийрюк	Посёлки	20888	7.88	7.76	0.019	0.019	0.019	–	0.014	0.048	–
	Зимовки	4426	14.28	13.65	0.045	0.136	0.113	–	0.023	0.294	0.023
	всего	25314	8.95	8.79	0.024	0.040	0.036	–	0.004	0.051	0.004
Всё Зауралье	Посёлки	124383	9.524	9.410	0.019	0.054	0.023	0.001	0.003	0.008	0.006
	Зимовки	7716	13.97	12.99	0.371	0.207	0.168	–	0.052	0.168	0.078
	всего	132099	9.775	9.61	0.036	0.063	0.031	0.1	0.006	0.017	0.011
ПРП**	посёлки	96844	10.218		10.10	0.014	0.069	0.006	0.001	0.007	0.012***

* Левобережная пойма; ** Правобережная пойма; *** дополнительно: 0.001 – серый хомячок; 0.006 – серая крыса; 0.002 – обыкновенная бурозубка. Прочие обозначения см. в табл. 57

нично – обыкновенный хомяк и тамарисковая песчанка. В Бийрюках население посёлков наиболее своеобразно. После домового мыши чаще других видов встречается полуденная песчанка, немного реже – малая белозубка и обыкновенная полёвка, ещё реже – хомячок Эверсмманна, единично – тамарисковая песчанка, малая лесная мышь. Такой состав обитателей построек объясняется тем, что население посёлков зависит прежде всего от населения окружающих природных биотопов, а там преобладают песчанки и нередко обыкновенные полёвки. В Кара-Тюбинском участке чаще всего среди второстепенных обитателей посёлков встречается малая белозубка и обыкновенная полёвка, реже – хомячок Эверсмманна, характерна большая встречаемость тамарисковой песчанки. Во всех участках Зауралья в населённых пунктах встречаются 2 вида (малая белозубка и обыкновенная полёвка), везде, кроме пойменных участков, ещё два – хомячок Эверсмманна и тамарисковая песчанка; в 4-х участках отмечена малая лесная мышь. Только в одном участке отмечены полуденная песчанка (пески Бийрюк) и обыкновенный хомяк (стац. Есенсай).

Численность **домовой мыши** максимальна в северной части левобережной поймы; довольно много её и в северном (Есенсайском) участке, меньше – в окр. Кара-Тюбе, ещё меньше – в песках Бийрюк. Меньше всего этих зверьков в южной части левобережной части поймы. Второстепенные виды наиболее многочисленны в населённых пунктах стационаров Есенсай и Кара-Тюбе, реже встречаются на севере левобережной поймы и в песках Бийрюк. Ниже всего численность второстепенных видов на юге левобережной поймы.

При этом **хомячок Эверсмманна** наиболее обычен в населённых пунктах на севере, в районе стационара Есенсай; реже встречается на стационаре Кара-Тюбе, ещё реже – в районе песков Бийрюк. В населённых пунктах левобережной поймы зверёк не был отмечен ни разу за период работ. **Малая белозубка** чаще всего встречается на стационаре Кара-Тюбе и в населённых пунктах севера левобережной поймы, довольно обычна на стационаре Есенсай, редка – в поселениях юга правобережной поймы и в песках Бийрюк. В отличие от левобережной поймы, на правобережной пойме единично встречались серая крыса, серый хомячок, обыкновенная бурозубка. На правобережной пойме, по сравнению с левобережьем, почти вдвое ниже численность хомячка Эверсмманна, и почти в пять раз меньше численность обыкновенной полёвки. Численности малой лесной мыши, обыкновенного хомяка, малой белозубки сходны.

Различия в населении зверьков в посёлках и на зимовках. Всего за годы работы в посёлках отмечено 8, а на зимовках – 7 видов зверьков (при значительно меньшем объёме работ). Численность зверьков всех видов на зимовках выше, чем в посёлках. Среди второстепенных видов чаще других на зимовках встречается хомячок Эверсмманна и малая бурозубка, реже – обыкновенная полёвка и полуденная песчанка, наиболее редки малая лесная мышь и тамарисковая песчанка. В посёлках среди второстепенных видов преобладает малая белозубка, довольно обычны обыкновенная полёвка и хомячок Эверсмманна. На зимовках для стационара Есенсай характерна максимальная численность хомячка Эверсмманна и малой лесной мыши, для зимовок стационара Кара-Тюбе – обыкновенной полёвки и малой белозубки. На зимовках в песках Бийрюк чаще других второстепенных видов встречается полуденная песчанка.

5.2.3. Изменения численности и соотношения видов зверьков в населённых пунктах во времени

Для основных типов ландшафтов эти данные представлены в табл. 57. Численность осталась примерно той же самой при сравнении 1-го (до 1960 г.) и 2-го периодов (1960–2002 гг.) в глинистой полупустыне Приуральной части области, но в песках она резко снизилась от 26.2 в 1-м до 10.2 на 100 лс во 2-м периоде. При этом в песках доля домового мыши возросла от 96.2 до 99.2%. В глинистой полупустыне доля домового мыши в населении зверьков поселков также возросла, но не столь резко: от 99.1 до 99.7%.

Различия в численности зверьков в посёлках песков в рассматриваемые периоды следует отнести за счёт благоустройства домов после 1960 г. и увеличения их «мышнепроницаемости» при возрастании доли жилищ с прочным фундаментом, уменьшении доли землянок и роста размеров населённых пунктов. В глинистой полупустыне эти изменения были не столь резкими. Так, тренды численности зверьков, в частности, домовых мышей, обнаруженные в природе на некоторых стационарах, в населённых пунктах тех же стационаров не прослеживаются, хотя воздействие ряда природных факторов на численность домовых грызунов имеет место.

Таким образом, резюмируя изменения, произошедшие со временем в составе и численности зверьков в населённых пунктах области, надо отметить следующие характерные черты: 1) сокращение числа видов, обитающих в посёлках глинистых полупустынь Приуралья; 2) сокращение численности зверьков в посёлках песков, сохранение прежнего уровня – в глинистой полупустыне и рост – в Зауралье; 3) бóльшая стабильность численности и отсутствие многолетних трендов в населённых пунктах по сравнению с природными биотопами при наибольшей стабильности численности в глинистой полупустыне. 4) исчезновение из населённых пунктов после 60-х годов полевой мыши и полуденной песчанки в Приуралье повсюду, а серого хомячка и малой белозубки – в глинистой полупустыне. 5) появление в фауне посёлков после 60-х годов обыкновенной полёвки и тамарисковой песчанки в песках, а малой лесной мыши – в глинистой полупустыне.

В сущности, все виды, кроме домовой мыши и, возможно, малой белозубки, в населённых пунктах области являются случайными мигрантами из ближайших природных биотопов, тогда как домовая мышь, а, возможно, и малая белозубка – настоящие синантропы, активно избирающие этот биотоп и находящие там оптимальные условия для длительного существования. В последние годы с ослаблением дератизационных работ по населённым пунктам области стала активно расселяться и серая крыса (см. видовой очерк), но пока она ещё не занимает заметного места в населении зверьков поселений человека.

Для трёх наиболее многочисленных грызунов области был рассчитан индекс синантропии Клауснитцера (Клауснитцер, 1990), исходя из соотношения видов в населённых пунктах, скирдах и природных биотопах, поскольку агроценозы в зоне действия противочумных стационаров практически отсутствуют: $Ia = (2a + b - 2c) / 2$, где a – доля видов в урбоценозе, b – в скирдах, c – в природных биотопах. Полученные результаты показаны в табл. 59.

Из этой таблицы видно, что домовая мышь чётко приурочена к антропогенным биотопам, особенно в глинистой полупустыне, тогда как в песках индекс Клауснитцера этого вида гораздо ниже в связи с меньшей долей вида в скирдах. Как будет показано далее, показатель синантропии близок к таковому для домовой мыши в средней полосе России (г. Плёс, Окулова с соавт., 1996). Обыкновенная полёвка, как и в средней полосе России,

Таблица 59. Расчёт индекса Клауснитцера для трёх наиболее многочисленных видов грызунов области за все годы наблюдений

Вид	Тип ландшафта	Доля вида в населении зверьков в %			Индекс Клауснитцера Ia
		Населённые пункты	Скирды	Природные биотопы	
ДМ*	Глинистая полупустыня	99.55	71.42	5.32	90.07
	Пески	98.02	45.96	3.065	36.26
ОП	Глинистая полупустыня	0.22	24.41	12.2	0.225
	Пески	5.3	25.2	9.8	2.85
МЛМ	Глинистая полупустыня	0.02	34.43	36.32	-15.93
	Пески	0	0	0	0

*Расшифровку видов см. табл. 57.

Таблица 60. Особенности заселения различных объектов в населённых пунктах Приуралья (число зверьков на 100лс за все годы). Расшифровку видов см. табл. 57

Тип ландшафта	Объект	Лс	ДМ	МБ	ОП	ПМ	ПП	СХ	Всего
Глинистая полупустыня	Склад, магазин	3632	11.45	-	-	-	-	-	11.45
	Жильё	7551	12.24	0.01	0.02	0.02	0.07	-	12.37
	Надворные постройки	98	30.62	-	-	-	-	-	30.62
	Пищевые объекты	153	15.3	-	-	-	-	-	15.3
	Пекарни, мельницы	281	7.47	-	-	-	-	-	7.47
Пески	Саманные дома	1665	0.84	-	-	-	0.12	-	0.96
	Землянки	3748	3.5	0.13	-	-	0.11	-	3.74
	Дома любых типов	26158	3.59	0.05	-	0.02	0.04	0.03	3.73
	Служебные помещения	1069	2.15	-	-	-	-	-	2.15
	Чулан, сени, надворные постройки, дворы	1212	1.24	0.08	0.0/8	-	-	-	1.40
	Склады, магазины, зернохранилища, мельницы	3847	4.78	0.18	-	0.05	-	0.05	5.07

Таблица 61. Число видов млекопитающих, обнаруженных при учётах в населённых пунктах по месяцам года (1938–1951гг.)

Место, год	Месяцы года												За год
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Пески													
Урда, 1939	3	-	1	1	1	1	1	-	2	4	4	1	5
Новый Уштаган, 1938	4	-	1	4	3	-	1	4	4	4	5	5	6
То же, 1940	-	3	1	2	1	-	-	-	-	2	2	3	6
То же, 1941	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	4
То же, 1942–1943	1	1	2	4	-	2	4	-	5	2	-	-	6
Джангала, 1938	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
Джангала, 1939	-	-	1	-	-	1	1	3	2	2	-	-	3
То же 1940, 1941	-	-	-	-	-	-	3	2	2	-	-	2	3
Байгазы, 1939	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	1	-	2
Глинистая полупустыня													
Фурманово, 1939	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	1	1
Калмыково, 1939	-	-	-	-	-	1	1	2	-	-	1	1	2
Казталовка, 1942	1	2	-	-	-	-	1	-	-	1	-	1	2
Джамбейта, 1940	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	2
Зелёновский р-н, 1942	-	-	-	2	-	-	-	-	1	-	-	-	2
Чапаево, 1950–1951	-	-	-	3	2	-	1	-	-	-	-	-	4
В среднем пески	2.25	2	1.2	2.2	1.67	1.33	2.14	2.75	3	3.4	2.67	2.4	3.89
В среднем глинистые ландшафты	1	2	-	2	1.33	1	1	2	2	1	1	1.25	2.17
Всего	2	2	1.2	2	1.4	1.2	1.8	2.6	2.7	3.0	2.25	1.7	3.27

практически нейтральна по отношению к синантропии, т.к. её *Ia* близок к нулю. Лесная мышь, в противоположность домовая, имеет отрицательный показатель синантропии, т.е. активно избегает изменённых человеком биотопов, встречаясь там лишь случайно, в отличие от условий лесной зоны.

Определённые различия имеются и в заселении зверьками разных вариантов помещений в населённых пунктах (табл. 60).

Из табл. 60 видно, что численность зверьков была повышена в надворных постройках и на пищевых объектах в глинистой полупустыне, а в песках – в жилищах человека и на складах, зернохранилищах и магазинах. При этом видовой состав в глинистой полупустыне богаче всего был в жилищах человека (5 видов) и на складах, в зернохранилищах, в магазинах (4 вида). Только домовая мышь встречалась во всех типах сооружений человека, малая белозубка – в жилье, надворных постройках и на складах, зернохранилищах, в магазинах. Обыкновенные полёвки были обнаружены в жилье и надворных постройках, полевая мышь и серый хомячок – в жилье и на складах, зернохранилищах, в магазинах, полуденная песчанка – только в жилье. Более детальные данные о распределении видов по вариантам биотопа приведены в разделе о популяционной экологии домовая мыши. Сезонность в изменениях видового состава мелких млекопитающих населённых пунктов мы рассмотрели по месяцам года в 15 случаях наблюдений (табл. 61)

До 1959 г. отмечалось заметное изменение видового состава обитателей населённых пунктов в зависимости от сезона. Как правило, видовое богатство возрастало осенью, зимой и весной и было минимальным в летний период. Судя по табл. 61, в песках имеется два сезонных максимума видового богатства зверьков в посёлках: март и май – июнь. С июня до октября видовое богатство нарастает, а затем падает до марта; в апреле возникает небольшой подъём. Октябрьский подъём объясняется сосредоточением зверьков в домах в связи с осенним похолоданием, весенний можно объяснить общим возрастанием активности зверьков с наступлением тёплого времени. В ноябре-январе видовой состав обедняется, т.к. ряд видов, плохо приспособленных к жизни в посёлках, покидает их по мере того как неустойчивые осенние условия сменяются более устойчивыми зимними, или же гибнет. Летом большинство видов находит в природе более благоприятные условия, чем в населённых пунктах, и в них остаётся лишь настоящий синантроп – домовая мышь. В глинистой полупустыне в домах подъёмы видового богатства отмечены в феврале – апреле и августе – сентябре, а в остальные периоды там живут почти исключительно домовые мыши. После 1960 г., когда произошло обеднение видового состава зверьков в населённых пунктах, сезонность появления прочих видов в них выражена слабее.

В табл. 62 показаны изменения численности зверьков в населённых пунктах до и после 1960 г. Из неё можно заключить, что минимальная численность наблюдается в посёлках Волго-Уральских песков (5.5 на 100лс), выше – в Зауралье (8.5); максимальная численность отмечена в глинистых ландшафтах Волго-Уральского междуречья (9.8). Во всех случаях численность минимальна летом, а максимальна – зимой, когда приток из природных биотопов наибольший. Весной численность обычно выше, чем осенью, или равна ей. Во втором периоде исследований (после 1960 г.) численность зверьков во все периоды была выше, чем в первом в 2–3 раза.

5.3. СКИРДЫ

До 40–50-х гг. XX в. на территории области в хозяйственной специализации населения преобладало кочевое скотоводство. Заготовки кормов почти не практиковались из-за кочевого образа жизни, низкой продуктивности пастбищ и отсутствия сельхозтехники (косилок, сеноуборочных машин и автомобилей) для косыбы и транспортировки на место хранения. Во второй половине XX в. с широким развитием колхозного и совхозного животноводства, сопровождавшегося повсеместной механизацией, быстро привились методы заготовки и скирдования сена, что позволило местному населению перейти к оседлому образу жизни, благодаря обеспечению скота необходимыми кормами на холодный период года.

Таблица 62. Численность зверьков в населённых пунктах по сезонам в разные периоды учётов до и после 1960 г

Место, год	весна	осень	лето	зима	За год	
					лс	Экз/100 лс
Пески						
Джангала, до 1960 г.	4.89	3.41	4.22	3.5	25218	3.86
То же, после 1960 г.	10.67	10.35	-	-	13717	10.49
То же, всего	10.46	6.52	4.22	3.5	38935	6.2
Н. Уштаган, до 1960 г.	3.23	4.16	3.32	6.16	45787	3.97
Байгазы, до 1960 г.	-	-	6.91	-	275	6.91
То же, после 1960 г.	2.88	9.1	-	-	1520	6.97
То же, всего	2.88	9.1	6.91	-	1795	6.96
Урда, до 1960 г.	6.57	3.41	2.86	12.84	31569	5.13
То же после 1960 г.	10.39	9.24	-	-	10421	9.82
То же, всего	8.82	5.56	2.86	12.84	41990	6.29
Камбакты, после 1960 г.	6.79	14.72	-	-	814	13.14
Всего пески до 1960 г.	4.90	3.66	4.33	7.5	141784	3.52
То же после 1960 г.	7.68	10.85	-	-	26472	10.11
Всего пески	7.67	5.54	3.48	8.69	129321	5.49
Глинистая полупустыня						
Фурмановский р-н, до 1960 г.	9.19	10.63	3.24	12.97	12506	10.18
То же после 1960 г.	14.23	12.23	-	-	9056	13.12
То же, всего	10.28	11.36	3.24	12.97	21562	11.41
Чапаевский р-н, до 1960 г.	7.53	15.38	2.97	-	12267	9.31
То же, после 1960 г.	-	-	28.67	-	150	28.67
То же, всего	7.53	15.38	4.22	-	12417	9.54
Тайпакский р-н, до 1960 г.	3.83	2.74	7.36	9.54	11757	5.85
То же, после 1960 г.	14.59	6.64	-	-	3097	12.27
То же, всего	10.84	3.59	7.36	9.54	14874	7.18
Кисык-Камыш, после 1960 г.	-	3.03	-	-	264	3.03
Каменский, Зелёновский р-ны, до 1960 г.	11.89	22.66	13.38	-	3736	13.49
Всего глинистое Приуралье до 1960 г.	8.36	12.85	6.74	11.26	40266	8.96
То же после 1960 г.	14.41	7.3	28.67	-	12567	12.88
Всего все годы	9.71	10.83	7.34	12.14	50787	9.80
По всему Волго-Уральскому междуречью	8.54	6.92	4.34	9.26	180108	6.71
Зауралье						
До 1960 г.	6.75	5.96	3.06	7.66	12254	6.53
После 1960 г.	8.13	8.36	-	16.98	32129	9.22
Всего Зауралье	7.91	7.90	3.06	11.34	44383	8.48
По всей области за все годы	8.37	7.19	4.33	10.02	224491	7.06

Первоначально случайные, небрежно сложенные небольшие копны сена, рассеянные по степи, стали постепенно всё в большей мере заменяться на крупные длинные скирды из степного сена или обмолоченной (а иногда и необмолоченной) соломы хлебных злаков по 10–20 м длиной и 3–4 м высотой с плотно и аккуратно уложенными слоями. Ещё позже появились и скирды длительного хранения, создаваемые на случай бескормных засушливых лет. В таких скирдах сложились совершенно новые условия для существования степ-

ных и пустынных мелких млекопитающих, а постоянное устройство таких скирд привело через некоторое время (в масштабе 20–30 лет) к формированию специфического комплекса животных – обитателей с их специфическими особенностями:

1) небольшой набор видов с преобладанием домовых мыши или обыкновенных полёвок. Дополняют сообщество 2–3 второстепенных вида. Ранее, когда сено заготавливали в небольших, рыхло сложенных копнах, набор обитающих видов был больше. Среди особенностей видов, способствовавших адаптации к обитанию в скирдах, можно назвать следующие: а) питание семенами или зелёной массой травянистых растений; б) способность прогрызать ходы и устраивать гнёзда в толще сена; в) способность существовать в условиях скопления; г) несколько большая, чем у других видов, потребность в тепле; д) довольно мелкие размеры тела.

2) численность основных видов скирд – домовых мыши и обыкновенной полёвки – достаточно высока и отличается большей стабильностью, чем в открытых биотопах.

3) сезонные закономерности состава населения скирд состоят в том, что обыкновенная полёвка составляет там больший процент населения весной и летом, а домовая мышь – осенью и зимой. Возможно, это связано с большей теплолюбивостью домовых мышей, вследствие чего зимой скирды для них оказываются в холодное время более привлекательными, чем для серых полёвок, тогда как последние привлекаются в скирды на период размножения, поскольку обеспечивают зверьков и хорошими защитными, и кормовыми условиями.

4) размножение в скирдах по сравнению с открытыми местообитаниями идёт несколько менее интенсивно и растягивается на более длительный промежуток сезона. Выживание зверьков в скирдах лучше, чем в открытых биотопах. Сезон размножения в благоприятные годы может быть круглогодичным с понижением интенсивности размножения и среднего размера выводка в холодный период.

5) Как было показано в ряде работ, скопление обыкновенных полёвок в скирдах представляет собой эпизоотологическую и эпидемиологическую опасность из-за тесных контактов между зверьками (Максимов, 1964). Вселение к осени в скирды домовых мышей из открытых пространств может привести также и к заносу туда возбудителя чумы, и поддержанию циркуляции таких инфекций как чума и туляремия в течение зимы, что представляет дополнительный фактор эпидемиологической опасности. Далее рассмотрим более подробно население мелких млекопитающих в скирдах.

Видовой состав. Из табл. 63 следует, что в целом по области для скирд отмечено 15 видов млекопитающих. Наиболее многочисленны там домовые мыши и обыкновенные полёвки, но встречаются также полуденная и тамарисковая песчанки, а также лесная мышь. Прочие виды малочисленны, часто единичны. Наибольшее видовое богатство в скирдах отмечено в Волго-Уральских песках (11 видов), меньшее – в глинистых ландшафтах Приуралья (9), а меньше всего – в скирдах Зауральной части области (7 видов). Именно в последнем регионе выявлена самая высокая численность зверьков в скирдах (6.5 на 100 лс), близки к нему и данные учётов в глинистых ландшафтах Приуралья (6.16), минимальна численность в скирдах песчаной части области (3.7 на 100 лс). При этом доля домовых мышей в Приуральной части области составляет в скирдах 53–54%, а в Зауралье – больше трёх четвертей. Доля обыкновенных полёвок снижена в песках Приуралья и в Зауралье до 22–27.7% за счёт довольно большой доли в населении скирд малых песчанок (13.8%), прежде всего полуденной, которая более чем вдвое чаще, чем тамарисковая, попадает в скирдах. В Зауралье обыкновенные полёвки вытесняются из скирд главным образом домовыми мышами. Необходимо отметить, что в скирдах при сравнении двух периодов (до 1960 г. включительно и после 1960 г.) наблюдается рост численности зверьков. Наиболее интенсивен этот прирост в Зауралье и в глинистых полупустынях Приуралья (в 2.6–2.4 раза) и слабее – в Волго-Уральских песках (в 1.8 раз). Этот процесс сопровождается обеднением видовой состава млекопитающих скирд до 3 в глинистых ландшафтах Приуралья и до 5 – в Волго-Уральских песках и Зауралье. Прирост численности зверьков в скирдах происходит за счёт обоих массовых видов – домовых мыши и обыкновенной полёвки.

Таблица 63. Видовой состав и численность мелких млекопитающих в скирдах по трём ландшафтным выделам области. Обозначения видов см. табл. 56, 57

Период	Регион	лс	Зверьков на 100 лс							
			ДМ	ОП	ТП	МБ	СХ	ПП	Прочие	Всего
До 1960 г.	Волго-Уральские пески	59010	1.76	0.89	0.17	0.09	0.02	0.42	0.002 ХЭ, 0.002 СК, 0.039 ПМ, 0.042 СП, 0.005 БТ	3.45
	Глинистое Приуралье	65162	3.05	2.19	0,012	0.003	–	0.006	0.12 МЛМ, 0.04 ПМ, един. ХЭ, СМ	5.42
	Зауралье	9226	2.03	0.59	–	–	–	–	0.1 ХЭ, 0.5 МЛМ, 0.011 ОбщП	3.23
	всего	133398	2.41	1.50	0.083	0.041	Един.	0.186	0.061 МЛМ, 0.036 ПМ, един. ХЭ, СК, БТ, СтП, СМ, ОбщП	4.37
После 1960 г.	Волго-Уральские пески	7960	3.93	2.22	0.013	0.013	–	–	0.088	6.27
	Глинистое Приуралье	7429	5.77	6.72	0.081	–	–	–	–	12.51
	Зауралье	38653	5.55	1.63	–	0.023	–	–	0.052 ХЭ, 0.039 МЛМ, 0.07 проч.	7.36
	всего	54042	5.35	2.42	0.013	0.019	–	–	0.028 МЛМ, 0.067 прочие	7.890
За все годы	Волго-Уральские пески	67970	1.99	1.03	0.15	0.081	0.021	1.07	0,037 СтП, 0.034 ПМ, един. БТ, ХЭ, СК, прочие	3.42
	Глинистое Приуралье	72591	3.33	2.65	0.019	Един.	–	Един.	0.106 МЛМ, 0.034 ПП, един. ХЭ, СМ	6.16
	Зауралье	47879	4.87	1.43	–	0.019	–	–	0.023 ХЭ, 0.042 МЛМ, един. Общ.П, 0.056 прочие	6.45
	всего	188440	3.24	1.76	0.06	0.035	Един.	0.13	0.051 МЛМ един. прочие	5.35

СК – серая крыса; СтП – степная пеструшка; БТ – большой тушканчик; СМ – степная мышовка; ОбщП – общественная полевка

Численность зверьков максимальна в скирдах в Зауралье, почти столь же высока в глинистых полупустынях Приуральной части области, а минимальна – в Волго-Уральских песках. При этом домовая мышь наиболее многочисленна там же, где и всё население, обыкновенная полёвка – в глинистых полупустынях Приуралья (возможно, потому, что там наиболее развита заготовка кормов для скота), а минимальна – в песках. В первый период учётов численность всех зверьков в скирдах была более чем вдвое ниже, чем впоследствии, во второй период. При этом в песках и в Зауралье соотношение «домовая мышь: обыкновенные полёвки» сохранилось примерно прежним, близким к 2:1 в песках и 3:1 – в Зауралье, тогда как в глинистой полупустыне Волго-Уральского междуречья численность

обыкновенных полёвок, в 1.5 раза более низкая, чем у домовых мышей в первый период, во втором периоде превысила таковую домовых мышей в 1.2 раза. Максимальный прирост численности от первого ко второму периоду для домовой мыши отмечен в Зауралье (2.7), слабее – в песках (2.2), минимальный – в глинистой полупустыне Приуралья (1.9), а для обыкновенных полёвок – максимум прироста отмечен в глинистой полупустыне Приуралья (3.1), средний – в Зауралье (2.8), минимальный – в песках (2.5). В целом кратность прироста численности в скирдах от 1-го ко 2-му периоду несколько больше у обыкновенных полёвок (2.8), чем у домовой мыши (2.3).

Если говорить об отдельных стационарах, то максимальная численность зверьков в скирдах наблюдалась в первый период в песках на стационарах Новый Уштаган и Новая Казанка (3.8–4.8 экз./100 лс), меньше она была в Урде (1.9) и особенно низкой – на северо-восточной окраине Волго-Уральских песков – стационар Байгазы (1.3). Во втором периоде произошёл резкий рост численности зверьков в скирдах стационара Новый Уштаган (до 26.3, кратность прироста 5.5) и Урды (до 17.7, кратность 9.1), тогда как в Новой Казанке и особенно Байгазе прирост был слабее (от 2.02 до 6, кратность около 1.6).

В глинистой полупустыне Приуралья прирост был ниже: на стационаре Калмыково от 2.1 до 6.9 (кратность 3.3), Фурманово – от 8.9 до 14.5 (кратность 1.6), Чапаево – от 4.6 до 7 (1.54). В Зауралье в Джамбейтинском районе прирост численности в стогах от первого ко второму периоду составил 2.8, а в Каратобинском почти отсутствовал, кратность прироста оказалась всего 1.0. Таким образом, средняя кратность прироста численности в скирдах была максимальной там, где численность минимальна, в песках (4.4), выше – в глинистой полупустыне Приуралья (2.2) и ниже всего – в Зауралье (1.9). До 1960 г. в скирдах Волго-Уральских песков доля домовой мыши составляла 51.1%, обыкновенных полёвок – 25.8%, вместе два вида – 76.9%. Аналогичные цифры во второй период составили там же 62.7, 35.5 и 98.2%. В скирдах глинистых полупустынь Приуралья соответственно доля домовой мыши изменилась от 56.3 до 45.9%, у обыкновенных полёвок – от 40.4 до 53.4%, в сумме – от 96.6 до 98.4%. В Зауралье доля домовой мыши слабо возросла от 73 до 75.8%, обыкновенных полёвок – от 21.1 до 22.3, вместе – от 94.1 до 98.1. Таким образом, доля двух доминирующих видов от первого ко второму периоду везде возросла от 76.9–96.6% до более чем 98%.

Видовой состав и численность зверьков в скирдах сильно зависит от характера скирда и состава сена или соломы в них, что показано в табл. 64.

Судя по таблице, излюбленными для зверьков в песках до 1960 г. были скирды с преобладанием кияка и кумарчика (численность в них составляла 4–5 экз. на 100 лс, а видовое богатство – до 8 видов), менее привлекательными были песчаная полынь и солома злаков (2.2–2.6, до 4 видов); ещё менее привлекательным оказалось разнотравное сено (1.6 экз./100лс, до 2 видов). После 1960 г. видовой состав обеднился, а численность возросла за счёт домовой мыши и особенно – обыкновенной полёвки, которые скапливались в основном в скирдах ржи и пресованной люцерны. Домовая мышь предпочитала пресованную люцерну, но встречалась также в скирдах степного и лугового сена.

В глинистой полупустыне до 1960 г. максимальное скопление грызунов отмечали в скирдах необмолоченного хлеба и проса (около 27 экз./100 лс). В соломе, луговом и степном сене зверьков было гораздо меньше (1.9 экз./100 лс), при этом резко преобладала домовая мышь (57.7%), а роль обыкновенных полёвок была ниже (35.9%). Домовая мышь была приурочена к скирдам обмолоченных и необмолоченных зерновых (там сосредоточилось 83.6% всех домовых мышей), а обыкновенные полёвки предпочитали сено трав, в сооружениях с соломой зерновых отмечено всего 8.95% от всех зверьков в скирдах. Сходные с домовой мышью микробиотопы избирала и полевая мышь, а прочие виды чаще встречались в скирдах с сеном. После 1960 г. численность зверьков в скирдах глинистой полупустыни в целом возросла от 5.4 (а если не включать в расчёт скирды с необмолоченным зерном, то от 2.1) до 12.51 на 100 лс. Соотношение видов «домовая мышь – обыкновенные полёвки» в скирдах сена изменилось в пользу обыкновенных полевых от 58.21:41.79%, или 1.39:1 до 46.2:53.8%, или 0.86:1.

Таблица 64. Видовой состав и численность мелких млекопитающих в скирдах различного состава. Обозначения видов см. табл. 57, 58, 63

Период	Тип скирды	лс	Число на 100лс зверьков										
			Всех видов	ДМ	ОП	ПМ	ТП	ПП	МЛМ	ХЭ	ОбщП	СХ	МБ
Пески													
1-й	Кияк, камбак	8941	5.07	2.46	1.28	0.03	0.06	0.99	-	0.01	-	0.06	0.18
	Чагыр	2570	2.22	0.62	1.17	-	0.04	0.27	-	-	-	-	0.17
	Кумарчик, копны	100	4	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-
	Разнотравное сено	698	1.58	1.29	-	-	0.29	-	-	-	-	-	-
	солома	78	2.56	-	-	-	1.28	-	-	-	-	-	1.28
	Сено разное	1706	4.16	3.28	0.64	-	-	0.18	-	-	-	-	0.06
	Всего	14093	4.24	2.16	1.11	0.02	0.21	0.71	-	0.01	-	0.04	0.15
2-й	Степное сено	612	1.63	1.47	0.16	-	-	-	-	-	-	-	-
	Луговое сено	185	3.24	3.24	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Скирды ржи	200	54.0	-	54.0	-	-	-	-	-	-	-	-
	Прессованная люцерна	200	36.5	28.0	6.5	-	2.0	-	-	-	-	-	-
	Всего	1207	16.32	5.88	10.11	-	0.33	-	-	-	-	-	-
Глинистая полупустыня Приуралья													
1-й	Необмолоченный хлеб	473	27.06	24.1	1.69	1.27	-	-	-	-	-	-	-
	Необмолоч. просо и солома	238	27.73	27.73	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Солома ржи, пшеницы	1382	6.08	5.43	0.65	-	-	-	-	-	-	-	-
	Луговое сено	3721	3.09	0.89	2.04	-	-	-	0.13	0.03	-	-	-
	Степное сено	3938	1.88	0.81	0.46	0.38	-	-	-	0.20	0.03	-	-
	Сено разное	4706	7.2	5.08	2.04	0.022	-	0.06	-	-	-	-	-
	Копёшки хлеба и сена	25	4.0	4.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Всего	12390	4.27	2.46	1.53	0.13	-	0.02	-	-	-	-	-

Необмолоченный хлеб в скирдах и валках весьма привлекателен как для домовой мыши, так и для обыкновенных полёвок, но максимальной численности там достигают именно обыкновенные полёвки, возможно, вследствие большего, чем у домовых мышей, потенциала размножения. Временами там наблюдаются значительные скопления зверьков. Так,

2-й	Луговое сено	11053	9.07	6.88	1.34	-	-	-	0.71	-	-	-	0.15 прочих
	Степное сено	3852	5.01	4.08	0.78	-	-	-	-	-	-	-	0.16 прочих
	Сено житняка	500	10.2	8.0	2.2	-	-	-	-	-	-	-	-
	Солома	790	12.15	9.49	2.66	-	-	-	-	-	-	-	-
	всего	16195	8.29	6.37	1.30	-	-	-	0.48	-	-	-	0.14 прочих
За все годы	сено	27805	6.39	4.54	1.36	-	0.06	0.01	0.30	0.03	0.004	-	0.08 прочих
	солома	473	10.21	8.96	1.24	-	-	-	-	-	-	-	-
	Необмолоченный хлеб	473	27.06	24.1	1.69	1.27	-	-	-	-	-	-	-
	всего	30688	7.01	5.19	1.36	0.02	0.05	0.01	0.27	0.03	0.003	-	0.07 прочих
Пески													
Все годы	сено	141148	4.94	2.93	1.07	0.02	0.08	0.67	-	0.01	-	0.04	0.13
	солома	78	2.56	-	-	-	1.28	-	-	-	-	-	1.28
	Чагыр (топливо)	2570	2.22	0.62	1.17	-	0.04	0.27	-	-	-	-	0.12
	Необмолоченный хлеб	200	54.0	-	54.0	-	-	-	-	-	-	-	-
	всего	16996	5.10	2.54	1.70	0.02	0.08	0.60	0.03	0.01	-	0.03	0.13
Все годы, вся область	сено	41953	5.9	4.0	1.26	0.01	0.06	0.23	0.2	0.02	0.002	0.01	0.04
	солома	2488	9.97	8.68	1.21	-	0.04	-	-	-	-	-	0.04
	Чагыр (топливо)	2570	2.22	0.62	1.17	-	0.04	0.27	-	-	-	-	0.12
	Необмолоченный хлеб	673	35.07	16.94	17.24	0.89	-	-	-	-	-	-	-
	всего	47684	6.32	4.24	1.48	0.02	0.06	0.22	0.17	0.02	0.002	0.01	0.05

в 1971 г. на стационаре Урда в скирдах многолетнего хранения при численности до 71.6% попадания преобладала обыкновенная полёвка, а весной 1974 г. там же в скирдах ржи наблюдалась численность 54% попадания. В песках Бийрюки в Зауралье весной 1971 г. также наблюдалась численность в 54% попадания, причём 90% составляли обыкновенные полёвки, а домовые мыши – всего 6.4%, лесные – 3.4%. Но в 1973 г. там же в кучах скошенной ржаной соломы попадание составило 54%, при господстве домовой мыши (86.5%). В Чапаевском же районе в 1973 г. в скошенной соломе ржи при численности 54% попадания также преобладали домовые мыши, встречались те же второстепенные виды и хомячок Эверсмана. В валках Зелёновского района в 1942 г. на 80 ловушек было поймано 39 домовых мышей (48.8% попадания). В 1990 г. в урочище Терень-Кудук на границе степной и песчаной зон в Джангалинском районе на 600 лс в скирдах было отловлено 330 зверьков, или 55% попадания, из них 90.6% составила обыкновенная полёвка, остальное – домовая мышь и единично – тамарисковая песчанка.

Заключая раздел о населении скирд, можно сделать предположение, что активное развитие животноводства, происходившее в советские годы, сопровождалось увеличением посевов кормовых трав, и отсюда – увеличением количества и объёмов скирд, большим постоянством и масштабом их появления. Эти изменения привели к тому, что сформировалась своеобразная фауна этого биотопа, которая характеризуется увеличением доли в населении двух видов – одного – потребителя в основном семян (домовая мышь), другого – зеленояда (обыкновенные полёвки) с последующим постепенным вытеснением прочих, менее адаптированных видов.

Кроме этого, сформировалась и определённая сезонность в динамике численности обоих видов: весной и летом чаще встречаются обыкновенные полёвки, осенью и зимой – домовые мыши (см. повидовые очерки в ч. 2). Не исключено, что домовые мыши как более агрессивные животные вытесняют полёвок из скирд, и только после их вымирания зимой и весеннего выселения в природу полёвки в скирдах получают более благоприятные условия для жизни и размножения. Исключение составляют изобильные кормами скирды необмолоченного хлеба, где возможно преобладание любого вида. Сезон размножения в скирдах обычно не является круглогодичным, как в населённых пунктах, но он длиннее, чем в природе. Выживание зверьков здесь лучше, чем в природе, а размножение менее интенсивно и более стабильно. Скирды превратились в надёжные станции переживания для зверьков обоих видов. При этом зверьки разделяют микробиотопы скирд не только по сезонам, но и по характеру скирд: мыши предпочитают солому зерновых, полёвки – сено из степных и луговых травянистых растений.

5.4. БЕРЕГА ОРОСИТЕЛЬНЫХ СООРУЖЕНИЙ

В 60-х гг. XX в. в Западном Казахстане была создана оросительная система, а к 80-м гг. по берегам сооружённых каналов сформировалось своеобразное население мелких млекопитающих. Так, к этому времени Кушумскую оросительную систему освоила ондатра, широко расселившись по каналам и степным речкам. Поселения мелких млекопитающих возникли не только вдоль каналов, но и на пересекаемых ими лиманах с одиночными группами деревьев (тополь, ива) и кустарников (тальник, тамарикс), зарослями бурьянов (лебеда, татарник и др.). Берега лиманов с талой водой становятся местами концентрации водяных полёвок, откуда они потом могут совершать набеги на близлежащие бахчи и повреждать всходы. По мере высыхания лимана зверьки расселяются вглубь него. Так, в точках Кагор, Карой Тайпакского района в 1990 г. отмечена водяная полёвка (до 0.3 на 1 км береговой линии), тамарисксовая песчанка, домовая и малая лесная мыши, обыкновенные полёвки. В лесополосах обычно преобладают домовые мыши, реже встречаются малые лесные мыши. В пунктах Косауз, Жагор того же района, где в 1988 г. впервые провели учёты мелких млекопитающих по берегам каналов и лиманов (табл. 60), осенью была выявлена высокая численность (43.1% попадания) при доминировании домовой мыши (35.4 экз. /100 лс). Там же отмечены малые лесные мыши (1.5) и тамарисковые песчанки (6.2). В 1990 г. весной численность зверьков в бурьянах вдоль берегов каналов составила 2.7, преобладали тамарисковые песчанки (1.0), встречались обыкновенные полёвки и домовые мыши (по 0.7), реже – малые лесные мыши (0.3 на 100 лс). Осенью там же резко преобладала домовая мышь (15 на 100 лс), сопутствовала ей малая лесная мышь (0.5). В лесополосах вдоль каналов в тот же период преобладали тамарисковые песчанки (4.5 на 100 лс), встречались домовая (1.0) и малая лесная (0.5) мыши. В Кос-куле, Доронькино того же района по валам оросительной системы в 1997 г. был обнаружен жёлтый суслик. Тамарисксовая песчанка по каналам и лиманам расселяется на север, расширяя свой ареал. Особенно благоприятными для грызунов были те годы, когда лиманы не затапливали и не косили. Домовая мышь в 90-х гг. XX в. была обычна по бурьянам возле каналов и лиманов даже там, где не было древесной растительности. Примеры сообществ мелких млекопитающих, возникшие в биотопах, созданных оросительной системой, приведены в табл. 65.

Таблица 65. Население мелких млекопитающих в биотопах оросительной системы на западе Казахстана (Обозначения видов см. табл. 57)

Год, место	Биотоп	Лс	Зверьков на 100 лс					
			Всего	ДМ	ОП	МЛМ	ТП	МБ
Осень 1980 г., Зауралье	Валы оросительной системы	600	18.3	0.67	6.17	9.5	0.17	0.17
Осень 1988 г., т. Косауз Песчаная степь	Берега каналов и лиманов	65	43.1	35.38	-	1.54	6.15	-
Весна 1990 г. Глинистая полупустыня Приуралья	Бурьян вдоль берегов канала	нд	2.7	0.7	0.7	0.3	1.0	-
То же, осень	То же	нд	15.5	15	-	0.5	-	-
То же	Лесополоса	нд	6	1				
Осень 1991 г., то же	Берега лиманов	300	2.66	1.0	-	1.33	0.33	-

Сооружение каналов и заливаемых лиманов способствует расселению, вслед за грызунами, также и хищников, таких как лисица, степной хорь и корсак; увеличивается численность полевых и болотных луней.

Образование водохранилищ и других крупных водоёмов приводит к гибели населения млекопитающих на этой территории. Однако в дальнейшем, вследствие подъёма уровня грунтовых вод, роста общего увлажнения и развития растительности на берегах водоёмов могут складываться особо благоприятные условия для гигро- и мезофильных видов (водяная, обыкновенная полёвки и др., Никандрова, 1959).

5.5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ О ДИНАМИКЕ СООБЩЕСТВ АНТРОПОГЕННЫХ БИОТОПОВ

В природных биотопах, изменённых деятельностью человека, население животных значительно меняется. Прежде всего, меняется видовой состав, как это было показано ранее (рис. 80–82, глава 3). Численность популяций животных также сильно зависит от антропогенных воздействий. Выше упоминалось о значении выбивания растительности домашним скотом для численности малого суслика. Периоды развития скотоводства в разных частях ареала малого суслика всегда сопровождались ростом его численности, а их сокращения – например, при распашке пастбищ – снижением (Окулова с соавт., 2006; Русин, 2013). Так, в Западно-Казахстанской области для сохранения поголовья малого суслика имеет значение определенный уровень поголовья мелкого рогатого скота (овец) и уровень пастбищной нагрузки. Сопоставление ежегодных средних для области показателей обилия малых сусликов и поголовья скота за 1972–2003 гг. показало, что такая связь имеет место (рис. 100). Зависимость, рассчитанная по непараметрическому критерию γ , достоверна: $r = -0.393$ при $p \leq 0.05$. Поэтому резкое снижение поголовья скота и восстановление растительности полупустыни, произошедшее в 90-х гг. XX века, явилось одним из факторов снижения численности малого суслика в этот период или несколько позже.

В антропогенно изменённых сообществах (населённые пункты) при разделении на два 30–35-летних отрезка времени наблюдается: 1) значительное сокращение видового богатства (от 7–9 до 2–3 видов в Волго-Уральском междуречье, кроме Зауралья, где сокращения практически не было); 2) изменение и стабилизация численности домового мыши – главного вида-синантропа; 3) установление стабильного, менее интенсивного, но более протяжённого сезона размножения у домового мыши с меньшим колебанием (по CV) параметров размножения по территории по сравнению с природными биотопами; 4) большее, чем в природных биотопах, воздействие авторегуляторных факторов на размножение в популяциях домового мыши (см. раздел о домового мыши в ч. 2); 5) более слабое воздействие

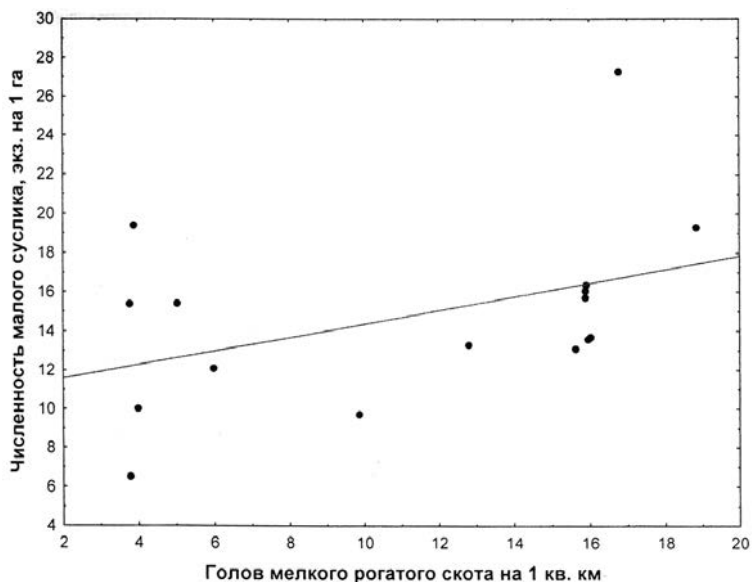


Рис. 100. Связь многолетних изменений поголовья мелкого рогатого скота с численностью малого суслика. I – Волго-Уральское междуречье; II – Зауралье; а – пойма р. Урал; б – пески; в – глинистая полупустыня

внешних погодных факторов на динамику численности синантропов, при сохранении в целом в те же годы, что и в окружающей природе, периодов спада и пика численности. Процессы, аналогичные таковым у домового мыши, проходят, по-видимому и в популяциях других видов в антропогенных биотопах.

Скирды – также антропогенный биотоп, создающий для зверьков промежуточные условия температуры, влажности, а также питания и защиты между природными условиями и условиями в жилищах человека. Присутствие большого количества сухой фитомассы создаёт благоприятные условия для скопления фитофагов, из которых наиболее приспособленной к жизни в скирдах оказывается обыкновенная полёвка (*Microtus arvalis* s.l.). Для многолетней динамики сообществ мелких млекопитающих в скирдах характерно: 1) постепенное, с течением лет, обеднение видового состава от 9–11 до 2–3 видов; 2) изменение численности; 3) формирование двухвидового сообщества «домовая мышь – обыкновенная полёвка» с определёнными сезонными изменениями роли каждого вида (увеличение доли полёвки в скирдах летом и уменьшение – зимой) за счёт миграционной активности главным образом домового мыши; 4) постепенное, с течением лет, увеличение доли обыкновенной полёвки в сообществе и уменьшении таковой – домового мыши; 5) стабилизация и увеличение длины сезона размножения, со снижением средней интенсивности размножения обоих видов зверьков; 6) географические различия в увеличении численности обыкновенной полёвки в скирдах, особенно резкие в полупустынях Волго-Уральского междуречья и Зауралья.

Эти изменения – следствие прогрессивного изменения со временем качества жилищ человека и скирд, когда население зверьков в них становится всё более специфическим, узкоспециализированным из-за всё меньшей его пригодности для большинства видов и всё большей пригодности для избранных, способных к адаптации в этих условиях. Дальнейший рост адаптаций домового мыши к обитанию в жилье человека и в скирдах, а обыкновенной полёвки в скирдах состоит в формировании специфического состава сообщества и сезонного хода динамики численности, а также демографических процессов в них. Аналогичная градация изменения видового состава видов – синантропов имеет место и при сравнении заселённости жилищ человека разного типа: чем более примитивно, близ-

ко к природе жилище человека, тем ближе к окружающей природе и состав животных, обитающих в жилищах. На изучаемой территории наиболее простые жилища – одиночные землянки скотоводов-кочевников в степи и пустыне (в них можно встретить до 10 видов мелких зверьков), наиболее сложные – крупные города, где подавляющее большинство (более 99.99%) составляет домовая мышь и, в последнее время, серая крыса.

5.6. ОЦЕНКА СТЕПЕНИ СИНАНТРОПНОСТИ ОСНОВНЫХ ВИДОВ

На основе всех имеющихся у нас данных был рассчитан индекс синантропии Клауснитцера I_a для 6 видов, достаточно часто встречающихся в антропогенных биотопах (табл. 66). Из табл. 66 видно, что, судя по итоговым показателям I_a , ряд зверьков по степени убывания синантропии на изучаемой территории таков: домовая мышь – обыкновенная полёвка – хомячок Эверсмманна – малая белозубка – серый хомячок – малая лесная мышь. При этом домовая мышь становится всё более синантропной при движении от Волго-Уральских песков к глинистой полупустыне Приуралья и далее – к Зауралью, тогда как обыкновенные полёвки и малая белозубка отличаются противоположной тенденцией – у них по этому градиенту синантропность уменьшается. У малой лесной мыши степень синантропности в полупустынях Приуралья минимальная, а в песках – максимальная, тогда как у хомячка Эверсмманна – напротив, выше всего в глинистой полупустыне Приуралья и минимальна – в песках. Если исключить домовую мышь, то, хотя и слабо, но прослеживается такая закономерность: там, где вид многочислен, там он наименее тяготеет к населённым пунктам, а там, где он находится в пессимальных условиях, индекс синантропии возрастает. Однако это соображение требует дальнейшей проверки.

Сравнивая изменение индекса синантропии по периодам учёта (та же таблица), можем заключить, что у домовой мыши I_a уменьшился от 1-го ко 2-му периоду в Волго-Уральских

Таблица 66. Индексы синантропии Клауснитцера I_a в различные периоды учётов в Западно-Казахстанской области

Виды	ДМ	ОП	СХ	МБ	МЛМ	ХЭ	Всего зверьков
До 1960 г.							
Пески	83.83	-14.32	-7.65	2.7	0.10	-	12203
Глинистая полупустыня Приуралья	55.79	0.42	-0.07	1.97	-2.42	-	4602
Зауралье	108.88	-30.98	-	-	-19.44	-2.82	2530
После 1960 г.							
Пески	61.05	-0.61	-9.72	0.045	-0.63	-	16097
Глинистая полупустыня Приуралья	92.66	-0.58	-	-	-41.58	-0.34	6420
Зауралье	92.23	-9.85	-	0.4	-31.69	0.04	20122
За все годы							
Пески	56.81	9.08	-4.83	1.15	0.56	-0.14	28300
Глинистая полупустыня Приуралья	90.34	-5.02	-	-0.004	-38.98	0.29	11022
Зауралье	93.20	-10.25	-	-0.59	-31.91	0.16	22652
По всей области за всё время работ	74.47	5.08	-4.83	0.4	-9.1	1.17	39322

Таблица 67. Индекс синантропии Клауснитцера *Ia* в соседних регионах

Место, годы	СК*	ДМ	ПМ	ОП	СХ	МЛМ	ТП	ПП	Прочие	Авторы исходных данных
Ергени, 1947–1949 гг.	-	170.44	-0.80	-8.68	-	-37.2	-	-	-	Лавровский и др., 1951
Волго-Ахтубинская пойма, 1937–1938 гг.	20.4	132.47	-10.2	3.34	0.0004	-	-6.1	-16.1	0.62 МБ	Фенюк, 1941
Нижнее Поволжье, Правобережье, 1950–1955 гг.										Щепотьев, 1957
Лесостепь	-	71.7	-7.5	-11.3	-11.6	-43.4	-	-	-	
Северная степь	-	59.3	-1.6	-4.3	-12.8	-37.3	-	-	-	
Сухая степь	-	14.5	-0.1	-2.4	1.3	-0.7	-	-	-	
Нижнее Поволжье, Левобережье, 1950–1955 гг.										
Сухая степь	-	40.3	-	-9.7	-	-25.3	-	-	-4.3 ХЭ	
Глинистая полупустыня	-	48	-2	-6.5	-	-	-	-2	-37.5 ХЭ	
Пески вдоль берега Волги	-	102	-1.3	-1.3	-5.3	-	-5.3	-40.8	-	

* СК – серая крыса

песках и в Зауралье, тогда как в глинистых полупустынях Приуралья он возрос. Обыкновенные полёвки, напротив, стали более синантропными в песках и Зауралье, но менее синантропными – в полупустынях Приуралья. У малой лесной мыши *Ia* везде снизился, т.е. её синантропность везде уменьшилась. Снизилась синантропия у серого хомячка в песках, тогда как у хомячка Эверсмана она заметно повысилась (Зауралье). Таким образом, степень приуроченности зверьков к антропогенным ландшафтам – очень подвижный показатель, меняющийся во времени и пространстве.

Расчёт аналогичного индекса синантропии Клауснитцера *Ia* был проведён по материалам других авторов из прилежащих регионов (табл. 67). Из сравнения табл. 66 и 67 можно видеть, что порядок цифр сходен. При рассмотрении табл. 67 выделяются следующие особенности значений индекса для разных видов и территорий: 1) у серой крысы *Ia* в 30-х гг. XX в. был в Волго-Ахтубинской пойме значительно ниже, чем таковой у домовый мыши, что естественно, учитывая гигрофильность крысы и благоприятность для нее условий поймы. 2) Домовая мышь и на Ергенях, левобережье Нижнего Поволжья и в Волго-Ахтубинской пойме в 30–50-х гг. XX в. была сильнее приурочена к антропогенным биотопам, чем в Западно-Казахстанской области, а в Нижнем Поволжье на правом берегу Волги – в такой же мере, как и на изучаемой нами территории. 3) Для домовый мыши Нижнего Поволжья характерно, что *Ia* падает по мере движения с севера на юг, а на левобережье в песках этот индекс возрастает по сравнению с глинистой полупустыней и сухостепными ландшафтами, т.е. не так, как в Западном Казахстане; такой же *Ia*, рассчитанный для домовый мыши из низовий Аму-Дарьи (Солдаткин с соавт., 1959) оказался равным – 51.7. Это близко к данным по Акмолинской области: в 1955 г. индекс Клауснитцера *Ia* для домовый мыши составил там 51.2 (рассчитано по материалам Карасёвой, 1963), т.е. меньше, чем в Западном Казахстане. Основная масса поголовья вида в пустынной и полупустынной зонах живёт в природных биотопах – по берегам водоёмов, в бурьянах и на полях, а не в жилищах человека. В Актюбинской области при расчётах по данным сводки «Млекопитающие Казахстана» (1977) индекс синантропии *Ia* домовый мыши в 1962–1968 гг. был невысок и составлял в подзоне настоящей степи 31.4%, в сухой степи – 46%, в пустыне и полупустыне – 39.3%, в среднем для области – 38.9%. Таким образом, на Ергенях и в Ахту-

бинской пойме *Ia* этого вида был максимальным (132.5–170.4), в Западно-Казахстанской обл. *Ia* составил в среднем 74.4, в Нижнем Поволжье – 48.5 (правобережье) – 63.4 (левобережье), что близко к данным по Акмолинской области (51.2). От севера к югу, т. е. от более увлажнённых к аридным районам *Ia* у домовых мыши обычно падает, что, по-видимому, связано с сокращением площади или исчезновением культурных земель в полупустынях и пустынях, а также всё большей приуроченностью зверька к береговым биотопам. Отметим, что севернее, например, в Ивановской области (лесная зона) *Ia* у того же вида был довольно высок и составил 88% (Окулова с соавт., 1996). В Тульской области (расчёт по данным Мясникова, 1977) за 23 года учётов *Ia* домовых мыши оказался близким к этому значению. (86.5). Таким образом, в лесной и лесостепной зонах домовая мышь сильнее связана с человеком, чем в полупустыне и пустыне юго-востока Европейской России и Казахстана, хотя наибольшая приуроченность её к жилью человека отмечена на Ергенях и в Волго-Ахтубинской пойме.

4) Полевая мышь менее приурочена к антропогенным биотопам в Волго-Ахтубинской пойме, чем на Ергенях, т. к. для этого гигрофильного вида условия поймы более благоприятны. Домовая, лесная и полевая мыши, обыкновенная полёвка, серый хомячок становятся на правобережье Нижнего Поволжья более синантропными при движении с севера на юг. На левобережье аналогичное явление отмечено для домовых и полевых мышей и обыкновенных полёвок, но у малой белозубки и полуденной песчанки синантропность к югу, наоборот, уменьшается. 5) Обыкновенные полёвки в глинистых полупустынях Западного Казахстана, как и на Ергенях, в большей мере избегают антропогенных биотопов, чем в Волго-Ахтубинской пойме и особенно в Волго-Уральских песках, где эти зверьки более синантропны. 6) Лесные мыши везде отрицательно относятся к антропогенным биотопам и избегают их. 7) Серый хомячок более синантропен в Волго-Ахтубинской пойме, чем в Западном Казахстане в целом и примерно так же, как в полупустынях Волго-Уральского междуречья. 8) Уровень синантропии малой белозубки в Волго-Ахтубинской пойме близок к таковому в Западном Казахстане. В целом, судя по *Ia*, зверьки проявляют большую синантропию в малоблагоприятных условиях, а если природные условия благоприятны, меньше придерживаются поселений человека.

5.7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ

Таким образом, в таком тесно связанном с человеком и сильно отличающемся от природных биотопов местообитании как «населённые пункты» в Западно-Казахстанской области сложился монодоминантный тип сообщества с резким доминированием одного вида (домовая мышь). Прочие виды встречаются главным образом в мелких поселениях человека (единичные примитивные строения среди природы). В населённых пунктах складываются устойчивые популяции домовых мыши, которые поддерживают, при умеренном темпе размножения и хорошем выживании, постоянный уровень численности, как правило, более высокий и всегда более стабильный, чем в природе. Прочие виды в поселениях человека достаточно редки, но они также могут демонстрировать особенности популяций, характерные для адаптации к данному биотопу: растянутый период размножения, улучшенное зимнее выживание, меньшую интенсивность размножения (серый хомячок, малая белозубка, полуденная песчанка). В связи с распространением в последние годы в населённых пунктах серой крысы, если не будут приняты активные меры по ограничению численности этого грызуна, структура сообществ млекопитающих этого биотопа может измениться, оно станет двухдоминантным с активным разделением экологических ниш главным образом между домовыми мышью и серой крысой.

В скирдах видовой состав богаче, чем в населённых пунктах, хотя, с усовершенствованием технологии заготовки кормов, как и по мере усовершенствования строительства домов, видовой состав зверьков обедняется, а численность возрастает. В скирдах складывается бидоминантный (главным образом, в связи с двумя господствующими типами

кормов) тип сообщества – с преобладанием домовй мыши и обыкновенных полёвок. Для этого сообщества характерен постепенный рост во времени доли обыкновенных полёвок в населении песков и домовй мыши – в глинистой полупустыне. Численность зверьков в скирдах менее устойчива, чем в населённых пунктах, но гораздо более устойчива, чем в природных биотопах. Соответственно изменяются и интенсивность размножения, и характер выживания зверьков в этих местообитаниях. Виды-доминанты разделяют экологические ниши по сезонам и по составу скирд.

С развитием ирригации возникает новый биотоп – берега оросительных каналов, где обычно преобладают домовая или малая лесная мыши, реже обыкновенная полёвка или тамарисковая песчанка.

Показатель синантропии вида *Ia* Клауснитцера обычно возрастает в менее благоприятных условиях.

6. РАЗНООБРАЗИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ РАЗНЫХ РАНГОВ

6.1. ДИНАМИКА БИОРАЗНООБРАЗИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ

Для оценки видового разнообразия в сообществах разных рангов в качестве примера мы воспользовались данными учётов давилками Геро в осенне-зимние периоды (сентябрь-декабрь) на юге области в 1958–1959 гг. Работу вели в пойме р. Урал, на участках глинистой полупустыни и в песчаных участках северо-восточной окраины Волго-Уральских песков (ГР III₂), в Тайпакском административном районе области (станции Тайпак, Байгазы), рис. 101. За это время было отработано более 10 тыс. лс учёта давилками в 48 точках, отловлено 876 экз. мелких млекопитающих 7 видов. Численность, распределение по биотопам, подробная характеристика фауны приводились ранее (Окулова, 1963). За пробу принимали совокупность животных, пойманных на 100–400 лс в данном биотопе какой-либо точки обследования за период пребывания на этой точке (2–3 дня). Для оценки разнообразия фауны использовали ранжирование сообществ по Р. Уиттекеру (1980): α -разнообразие – в пределах местообитаний, β -разнообразие между местообитаниями, γ -разнообразие при сравнении ландшафтов.

Таблица 68. Распределение мелких млекопитающих по биотопам и ландшафтам юга Западно-Казахстанской области (Станции Калмыково, Байгазы). Обозначения видов см. табл. 56

Зона	Биотоп	Число лс	Число зверьков на 100лс							
			ДМ	МЛМ	ОП	СХ	ТП	ПП	МБ	Всего
Глинистая полупустыня	Открытая полупустыня	550	0.73	-	-	-	-	-	-	0.73
	Бурьян	500	16.0	-	0.4	-	-	-	-	16.4
	Населённый пункт	372	16.3	-	-	-	-	-	0.54	16.54
	Скирды	700	4.43	-	-	-	-	-	-	4.43
	Средняя взвешенная		1.06	-	0.01	-	-	-	0.001	1.06
Песчаная пустыня	Равнинная песчаная пустыня (ашик)	1400	0.21	-	-	-	0.10	0.10	-	0.51
	Мелко-бугристые пески	5425	2.80	-	0.18	0.18	1.42	3.84	-	9.42
	Населённый пункт	755	2.69	-	-	-	-	0.79	0.79	3.75
	Скирды	1600	0.94	-	0.62	-	0.19	-	-	1.74
	Средняя взвешенная		0.66	-	0.11	0.24	0.36	0.87	0.01	2.25
Пойма р. Урал	Лес	1100	1.0	9.70	1.91	-	0.73	-	0.09	13.43
	Бурьян	1100	0.91	3.36	0.82	-	0.05	-	0.09	5.23
	Луг	400	1.50	9.25	6.50	-	-	-	-	17.25
	Тростник	800	5.5	3.62	3.87	-	-	-	0.5	13.04
	Кустарник	1100	0.63	3.64	1.82	-	1.27	-	-	7.36
	Берег старицы	40	14.75	4.50	1.75	-	-	-	0.25	21.25
	Населённый пункт	181	8.3	-	8.3	-	-	-	-	8.85
	Средняя взвешенная		3.17	6.7	2.53	-	0.24	-	0.10	19.68

Оценку разнообразия вели по Симпсону. Для расчётов α -разнообразия брали пробы и число видов в них по местообитаниям; для β -разнообразия брали пробы по точкам учёта, для расчёта γ -разнообразия использовали всю сумму данных по всем точкам. Кроме того, для сравнения выделов использовали такие показатели как S-богатство видов и BD-оценку разнообразия по Р. Уиттекеру (1980).

Показатели учётов, использованные для расчёта, взяты из статьи (Окулова, 1963) и показаны в табл. 68, а результаты расчёта разнообразия – в табл. 69.

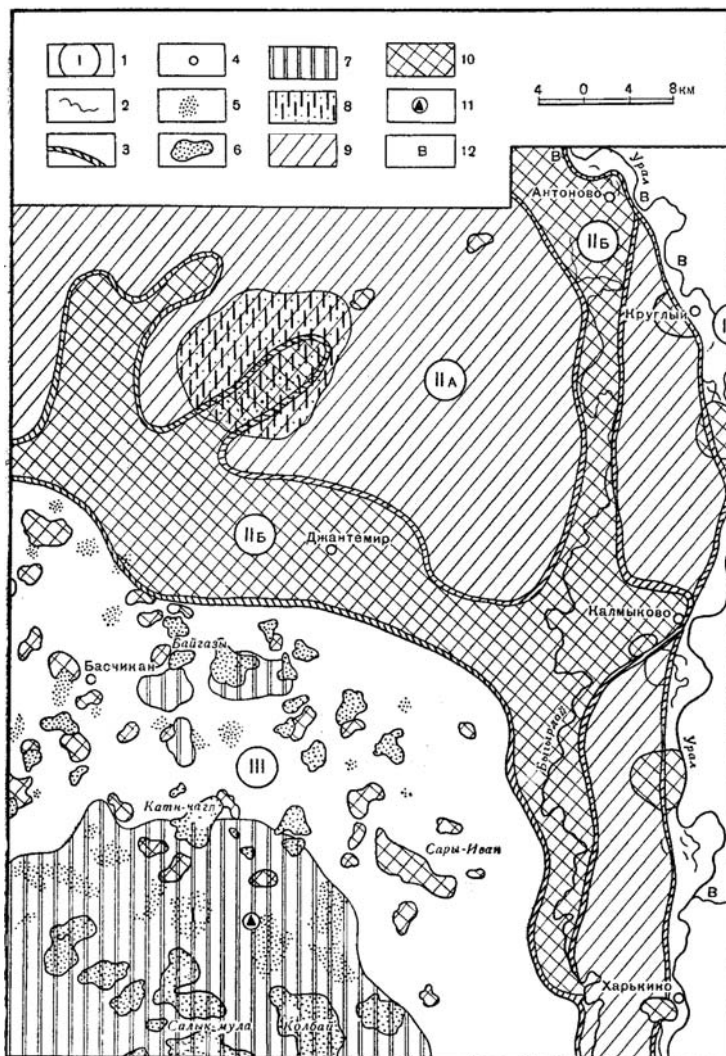


Рис. 101. Район работ по оценке биоразнообразия в окр. стационаров Байгазы, Калмыково (Окулова, 1963). 1 – ландшафты: II – пойма р. Урал; IIa – злаково-полынная глинистая полупустыня; IIб – полынная глинистая полупустыня; III – песчаная пустыня; 2 – река; 3 – границы ландшафтных участков; 4 – посёлки; 5 – песчаные острова с плотностью тамарисковой песчанки до 5 экз/га; 6 – то же, 5–10 экз/га; 7 – поселения жёлтого суслика в песках; 8 – места охота сайгаков; 9 – разреженные поселения малого суслика (до 5 экз/га); 10 – то же средней плотности (5–10 экз/га); 11 – места встреч пегого путорака; 12 – то же – водяной полёвки.

Таблица 69. Оценка биоразнообразия мелких млекопитающих осенью 1958–1959 гг

Тип разнообразия по местообитаниям	Ландшафт	Биотоп	BD	S	Ds	
α – по местообитаниям	песчаный	Мелко-бугристые пески	3.15	1.9	2.974	
		ашики	8.0	0.75	5.464	
		скирды	5.45	1.1	1.662	
		Поселения человека	6.9	0.94	1.083	
		среднее	5.9	1.17	1.379	
	глинистый	Плакорные полупустыни	3	1.0	1.0	
		скирды	3	1.0	1.0	
		бурьян	1.5	2.0	1.352	
		Поселения человека	3.7	0.81	1.131	
		среднее	2.73	1.200	1.117	
	Пойма р. Урал	луг	2.5	2.0	1.946	
		лес	1.87	2.67	1.774	
		кустарники	2.38	2.1	3.177	
		бурьян	2.38	2.100	2.445	
		Берег старицы	1.67	3.0	2.067	
		Тростники, куга, рогоз	2.0	2.5	3.015	
		Поселения человека	2.5	2	1.439	
		среднее	1.8	2.34	2.576	
	В среднем на один ландшафт			3.47	1.57	1.691
	β - по точкам внутри ландшафта	Пески		1.63	3.67	1.5261
Степь		2.40	1.22	1.1961		
Пойма		1.60	3.12	2.9638		
Среднее		1.88	2.67	1.8953		
γ – по ландшафтам	Среднее		1.5	4.61	2.415	

Из табл. 69 видно, что от α - к γ -разностям происходит увеличение разнообразия: α -разнообразие колеблется от 1.131 до 2.576, в среднем 1.691. β -разнообразие меняется от 1.196 до 2.96, в среднем 1.895; γ -разнообразие составило 2.415. Наибольшее разнообразие BD, если сравнивать биотопы, наблюдается в ашиках и антропогенных биотопах в песках, минимальное – в бурьянниках среди степи и по берегам стариц в пойме. Среди ландшафтов наибольшим разнообразием отличается пойма, минимальным – равнинные участки глинистой степи. Среднее для местообитания богатство видов на 1 пробу в данной выборке было максимальным в пойме, а минимальным – в песчаной пустыне. Среднее богатство видов в местообитании связано обратной пропорциональностью с показателем BD – чем больше обнаруживается видов, тем ниже оценка разнообразия по Уиттекеру.

Оценка разнообразия по Симпсону включает не только количество видов, но и количество особей, т.к. основана на частотах встреч видов; α -разнообразие по Симпсону макси-

мально в ашиках песчаной пустыни (как и по методу Уиттекера), минимальное разнообразие выявлено для открытых местообитаний и скирд в глинистой пустыне; β –разнообразие максимально в пойме. Как богатство видов, так и показатель разнообразия Симпсона сходны в открытых биотопах и выше – в пойме. Среди пустынно-степных биотопов (глинистая полупустыня) разнообразие и видовое богатство выше в бурьянах, а в пойме р. Урал – в зарослях кустарников и в тростниках.

Для сравнения отметим, что в лесной зоне β –разнообразие мелких млекопитающих по Симпсону составляет: в южной тайге Кемеровской области (Окулова, 1986) – 3.300; в подзоне хвойно-широколиственных лесов южного Подмосковья (Приокско-Террасный заповедник, Окулова с соавт., 2001) – 2.236–1.672; в лесостепи Центрального Черноземья – 3.185–4.494 (Окулова с соавт., 2007а); в пойме р. Днепр (Днепровско-Орельский заповедник, Украина) – 2.693 (Окулова, Антоненц, 2002), т.е. везде выше, чем в изучаемом регионе.

Из табл. 69 видно, что от α к γ разностям происходит увеличение разнообразия: по биотопам (α –разнообразие) D_s колеблется от 1.131 до 2.576, в среднем – 1.691; в различных ландшафтах (β –разнообразие) – от 1.196 до 2.96, в среднем – 1.895; γ –разнообразие по всем точкам и ландшафтам составляет 2.415. Наибольшее биотопическое разнообразие наблюдается в ашиках и антропогенных биотопах песчаного ландшафта, минимальное – в плакорных полупустынях и скирдах в глинистых полупустынях. Среди различных ландшафтов наибольшим разнообразием отличаются пойма, минимальным – равнинные участки глинистой полупустыни. Оценка разнообразия по Симпсону включает не только количество видов, но и количество особей, т.к. основана на частотах встреч видов.

6.2. ДИНАМИКА БИОРАЗНООБРАЗИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВО ВРЕМЕНИ

Богатство и разнообразие фауны мелких млекопитающих Волго-Уральского междуречья в Западном Казахстане было изучено за период 1937–2002 гг. по трём ландшафтным выделам: 1) центр Волго-Уральских песков (15 стационаров); 2) северная окраина Волго-Уральских песков (8 стационаров) и 3) глинистая полупустыня к северу от Волго-Уральских песков (более 15 стационаров). В данном разделе рассматривается соотношение видов и видовой состав зверьков, попадавших при учётах в ловушки Геро, за исключением водяной полёвки. Биоразнообразие оценивали по методу Симпсона: $D_s = 1/\Sigma p_i^2$, где p_i – частоты встреч видов в выборке i . Всего в работе использованы данные по 457.427 экз. животных.

Богатство видов, как видно из табл. 70, оказалось по многолетним данным, максимальным в глинистой полупустыне (18) и минимальным – в центре Волго-Уральских песков (13).

Многолетний средний показатель разнообразия фауны D_s в среднем за год работы оказался максимальным в центре Волго-Уральских песков (3.139), т.е. больше, чем на их северных окраинах (2.136) и тем более, в глинистой полупустыне (2.036). На окраине Волго-Уральских песков выявлен достоверный положительный тренд показателя разнообразия D_s : $r = 0.349$, $p < 0.0371$, т.е. в этом выделе с годами разнообразие заметно нарастает. Подобная тенденция образования положительного тренда наблюдается и в глинистой полупустыне, $r = 0.389$, но результаты недостоверны. В центре Волго-Уральских песков тренда нет.

В разных ландшафтных выделах доли видов в сообществах различны, хотя первое место всегда занимает домовая мышь. Но в центре Волго-Уральских песков, как видно из табл. 70, доля домовой мыши в сообществе мелких млекопитающих минимальна (0.44) за счёт более активного участия степной пеструшки (0.318) и обыкновенной полёвки (0.143). Лесная мышь, серая крыса, общественная полёвка и ряд северных видов в этом выделе не обнаружены, доля же степной пеструшки, серого хомячка, пегого путорака и слепушонки максимальны. На окраине песков максимальна доля домовой мыши (0.784), малой белозубки и общественной полёвки; меньше всего доля обыкновенной полёвки (имеются

Таблица 70. Доля видов в сообществе, видовое богатство и разнообразие фауны мелких млекопитающих в основных ландшафтных выделах Волго-Уральского междуречья (многолетняя средняя, 1937–2002 гг.)

Виды зверьков	Песчаная пустыня		Глинистая полупустыня
	Северные окраины	Центр песков	
Домовая мышь <i>Mus musculus</i> L.	0.78440	0.43969	0.66717
Малая лесная мышь <i>Apodemus (Sylvaemus) uralensis</i>	0.00159	0	0.17000
Полевая мышь <i>A. (S.) agrarius</i> Pall.	0.00046	0.00041	0.00075
Степная мышовка <i>Sicista subtilis</i> Pall.	0.00080	0.00037	0.00058
Мышь-малютка <i>Micromys minutus</i> Pall.	0	0	0.00015
Серая крыса <i>Rattus norvegicus</i> Berk.	0.00001	0	0
Обыкновенный хомяк <i>Cricetus cricetus</i> L.	0.00078	0.00053	0.00432
Хомячок Эверсмманна <i>Allocricetulus evermanni</i> Brandt	0.00033	0.00376	0.00594
Серый хомячок <i>Cricetulus migratorius</i> Pall.	0.03423	0.05886	0.00009
Степная пеструшка <i>Lagurus lagurus</i> Pall.	0.03008	0.31796	0.00322
Общественная полёвка <i>Microtus (Sumeriomys) socialis</i> Pall.	0.00173	0	0.00005
Обыкновенная полёвка <i>M. (M.) arvalis</i> s.l. Pall.	0.10832	0.14320	0.13031
Полёвка-экономка <i>M. oeconomus</i> Pall.	0	0	0.00024
Европейская рыжая полёвка <i>Myodes glareolus</i> Sch.	0	0	0.00199
Обыкновенная слепушонка <i>Ellobius talpinus</i> Pall.	0.00186	0.00947	0.00036
Малая белозубка <i>Crocidura suaveolens</i> Pall.	0.03258	0.018737	0.01235
Пегий пutorак <i>Diplomesodon pulchellum</i> Licht.	0.00278	0.00698	0
Обыкновенная бурозубка <i>Sorex araneus</i> L.	0.00003	0.00004	0.00156
Малая бурозубка <i>Sorex minutus</i> L.	0.00001	0.00001	0
Бурозубки <i>Sorex</i> sp.	0.00001	0	0.00008
Водяная кутора <i>Neomys fodiens</i> Pennant	0	0	0.000005
Всего экземпляров	107 846	24 497	191 288
S - видовое богатство	17	13	18
Ds - разнообразие	2.1357	3.1389	2.0358

в виду оба вида – двойника вместе). Возрастает доля степной мышовки, довольно много серого хомячка, появляются лесная мышь и землеройки-бурозубки. В глинистой полупустыне при средней доле в населении домовая мышь и обыкновенных полёвок довольно велика также роль лесной мыши. Доля степной пеструшки, общественной полёвки, слепушонки и малой белозубки очень мала по сравнению с прочими выделами. Повышена доля степной мышовки, полевой мыши, хомячков Эверсмманна и обыкновенных хомячков, больше и обыкновенных бурозубок, а серых хомячков почти нет, они здесь явно предпочитают пески. Только в этом выделе обнаружены водяная кутора, мышь-малютка, полёвка-экономка и рыжая полёвка – виды, связанные в основном с долинами рек и лесами на севере области.

Кривая на рис. 102, изображающая убывание доли видов по мере падения их ранга в сообществе (Уиттекер, 1980), плавно опускается только для сообщества мелких млекопитающих центра Волго-Уральских песков, тогда как для северных окраин падение кривой происходит резко, что говорит о максимальной силе антропогенного воздействия на фауну в этом выделе. Кривая, характеризующая изменение доли видов в сообществе с изменением его ранга, в случае глинистой полупустыни имеет промежуточный характер.

Таким образом, при движении от центра Волго-Уральских песков к их северным окраинам и далее на север к глинистой полупустыне богатство видов возрастает, но разно-

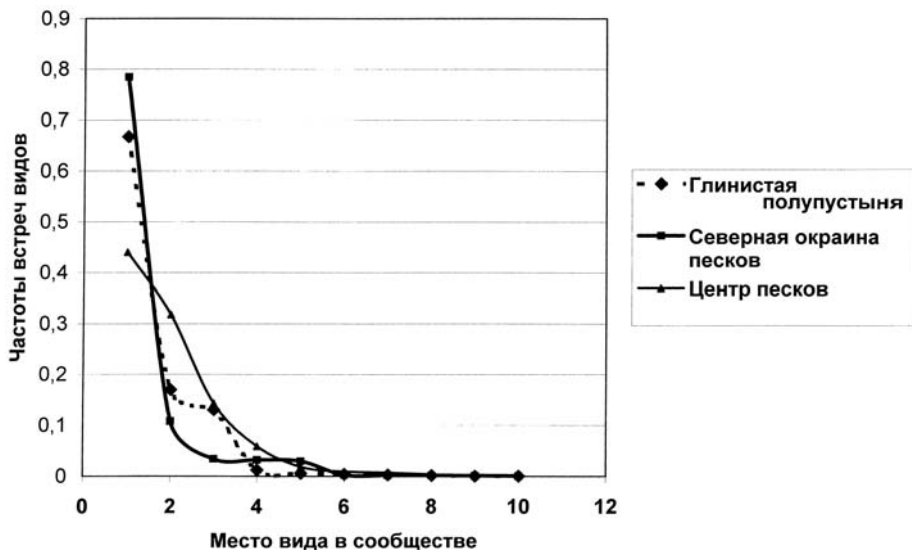


Рис. 102. Зависимость частоты встреч видов мелких млекопитающих от их места в сообществах разных ландшафтов Западно-Казахстанской области.

бразии уменьшается из-за растущего доминирования одного вида – домовой мыши и изреживания прочих видов, что характерно для районов, подвергающихся антропогенному прессу.

6.3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ

β – разнообразие D_s мелких млекопитающих по Симпсону в районе работ, в зоне полупустыни и пустыни, ниже, чем севернее, в степной, лесостепной и лесной зонах. От α к γ -разнообразиям возрастает D_s мелких млекопитающих по биотопам.

α – разнообразие (по местообитаниям) максимально в пойме р. Урал, меньше – в песках и минимально – в глинистой полупустыне. При этом в пойме р. Урал наивысшее биоразнообразие отмечено в кустарниковом биотопе и среди зарослей тростников, куги, рогоза, и минимально – на лугах. В песках максимальное биоразнообразие отмечено в ашиковом биотопе, минимальное – в поселениях человека. Глинистая полупустыня имеет максимальное биоразнообразие мелких млекопитающих в зарослях бурьяна, и минимальное – в биотопах плакорной полупустыни и в скирдах.

В целом по району работ α – разнообразие (по ландшафтам) максимально (2.415), β – разнообразие (по точкам внутри ландшафта) среднее (1.8953), а γ – разнообразие (по местообитаниям) – минимально (1.691). Выявлено, что в центре песков многолетний средний D_s максимален, а к их окраинам падает; ещё ниже он в глинистой полупустыне. На окраинах Волго-Уральских песков выявлен достоверный положительный тренд биоразнообразия по годам, на других частях территории достоверного тренда нет. От центра песков к их окраинам возрастает число видов, но падает биоразнообразие. Соответственно, в глинистой полупустыне видовое богатство ещё выше, а биоразнообразие минимально.

При движении от центра Волго-Уральских песков к их северным окраинам и далее на север к глинистой полупустыне богатство видов возрастает, но разнообразие уменьшается из-за растущего доминирования одного вида – домовой мыши и исчезновения прочих видов, что характерно для районов, подвергающихся антропогенному прессу.

7. ТЕРРИТОРИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ГИЛЬДИЙ

Не задаваясь целью охарактеризовать территориальные особенности всех гильдий (маловидовых сообществ близких видов), рассмотрим некоторые из них. Оценку совместного использования различных ландшафтных выделов представителями гильдий мы провели тремя способами: 1) на основании работ Л. Н. Соболева (1962) и К. С. Ходашовой (1962). Хотя эти данные относятся к югу степной зоны, мы сочли, что они в основном соответствуют и отношениям, имеющим место в районе наших работ, хотя в ряде случаев повторение подобного исследования на территории Западного Казахстана, по-видимому, позволило бы внести серьёзные уточнения и расширить схему для более южных ландшафтов.

Л. Н. Соболев разработал экологическую территориальную схему местообитаний растительности. В этой схеме имеется 4 градации по механическому составу почвы, в каждой из них – 6 вариантов по химическому составу, всего 24 варианта: эти варианты размещены по 12 классам увлажнения, что даёт теоретически 224 варианта ландшафтных выделов; практически в конкретной местности их бывает меньше, но достаточно много (иногда более 100). К. С. Ходашова (1962) показала размещение мелких и средних грызунов Северного Казахстана по этим вариантам выделов. Согласно этой схеме мы, используя коэффициент ассоциации (по Лакину, 1973, или тетрахорический показатель связи по Плохинскому, 1961), рассчитали показатель степени совместного использования выделов животными. Были взяты виды, обитающие на изучаемой нами территории.

Второй способ анализа использования территории – оценка степени совпадения участков, заселённых той или иной парой видов, с помощью того же коэффициента, но по кадастровым картам. За точку поимки принимали наличие вида в том или ином минимальном (5x5 км) квадрате формальной сетки. Площадь такого квадрата составляет 25 кв. км. За территорию в целом брали площадь обитания двух сравниваемых видов в пределах области.

Третий способ исследования территориальных взаимоотношений – информационный анализ перекрывания биотопических ниш.

Четвёртый способ – анализ заготовок шкур пушных зверей.

7.1. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ В ГИЛЬДИИ НАЗЕМНЫХ БЕЛИЧЬИХ

Гильдия наземных беличьих включает сурка-байбака, жёлтого, большого и малого сусликов. При этом байбак в настоящее время заходит на изучаемую территорию лишь крайним югом своего ареала. Антропогенные воздействия и иссушение климата, характерные для 20–80-х гг. XX в., свели его численность в области практически к нулю (Бидашко с соавт., 2009). Большой суслик в основном приурочен к более мезофитным степным ландшафтам; он распространён в области шире, заходит сюда юго-западной частью своего ареала. Жёлтый, и особенно малый суслики занимают наибольшие территории. Малый суслик – фоновый вид глинистой полупустыни, а жёлтый суслик распространён главным образом в песчаных ландшафтах. В Центральном Казахстане для видов гильдии характерно разделение мест обитания: обычно малый суслик населяет долины с полупустынной растительностью, а при совместном обитании с жёлтым сусликом живёт чаще на водораздельных участках, сухих буграх и по окраинам посевов. В степи малых сусликов почти нет, они предпочитают злаково-полынные участки с кустами чия. Жёлтые же суслики заселяют долины рек (Залесский с соавт., 1980).

На территории Западного Казахстана между Тургаем и Ирғизом, в окрестностях Аральска и в Актюбинских степях, как и в Западно-Казахстанской области, есть территории совместного обитания малого и жёлтого сусликов (Дубровский, 1961). Жёлтый суслик заселил эти земли раньше, тогда как малый – относительно недавний вселенец. Промысел жёлтого суслика гораздо более интенсивен, чем малого, в итоге численность жёлтого суслика на значительных территориях сокращается, на его место приходит малый суслик.

Таблица 71. Коэффициент ассоциации (тетрахорический показатель связи) пространственного размещения наземных беличьих в Западном Казахстане. Наддиагональная матрица – по биотопам (вариантам ландшафтных выделов, метод Ходашовой – Соболева, 1962), поддиагональная матрица – по точкам находок (рис. 42–44)

Виды	Малый суслик	Большой суслик	Жёлтый суслик	Байбак
Малый суслик	-	-0.408	н	н
Большой суслик	0.088	-	-	1.0
Жёлтый суслик	-0.214	-0.389	-	н
Байбак	-0.257	0	-0.214	-

н - различия недостоверны; - нет данных

Это соображение подтверждается тем, что в местах крупных поселений людей больше малых сусликов, а там, где людей мало – жёлтых. Соотношение видов в гильдии наземных беличьих на территории изучаемой области показано на рис. 103.

При расчёте коэффициента ассоциации по кадастровым картам вели оценку на территории, заселенной наземными беличьими, которая занимает в области 112 больших квадратов, где заселены 1792 точки (табл. 71). Из табл. 71 видно, что по распространению, на основе кадастровых карт (поддиагональная матрица) наземные беличьи или избегают друг друга (4 пары видов с отрицательной корреляцией) или индифферентны друг к другу (большой суслик по отношению к малому и байбаку). Не исключено, что отсутствие связи с большим сусликом вызвано недостатком данных или незначительной численностью одного или обоих членов пар. В то же время, по приуроченности к биотопам по методу Ходашовой – Соболева (наддиагональная матрица) байбак и большой суслик полностью

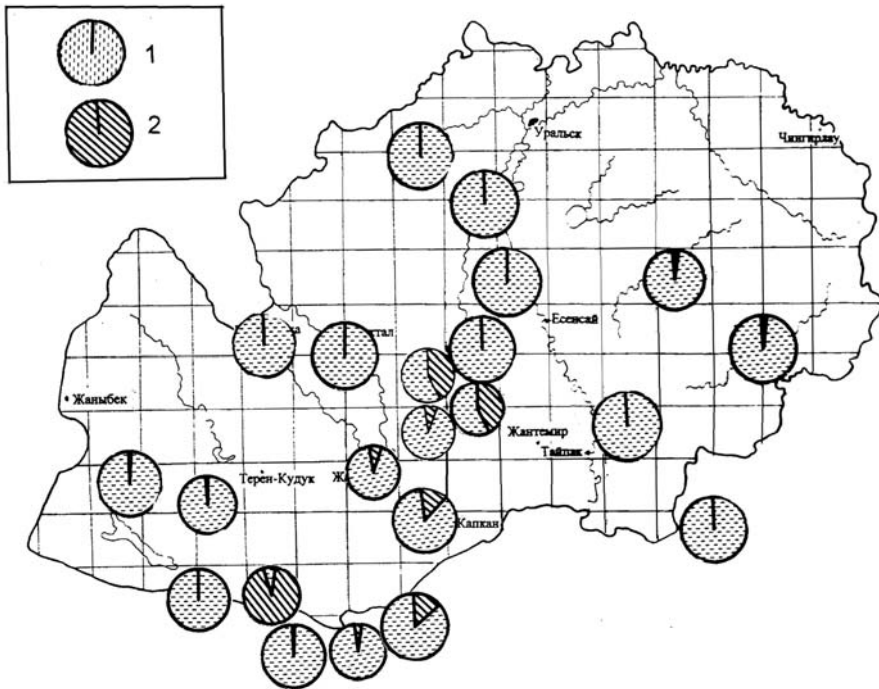


Рис. 103. Соотношение видов наземных беличьих в Западно-Казахстанской области (1937–2000)
1 – малый суслик; 2 – желтый суслик

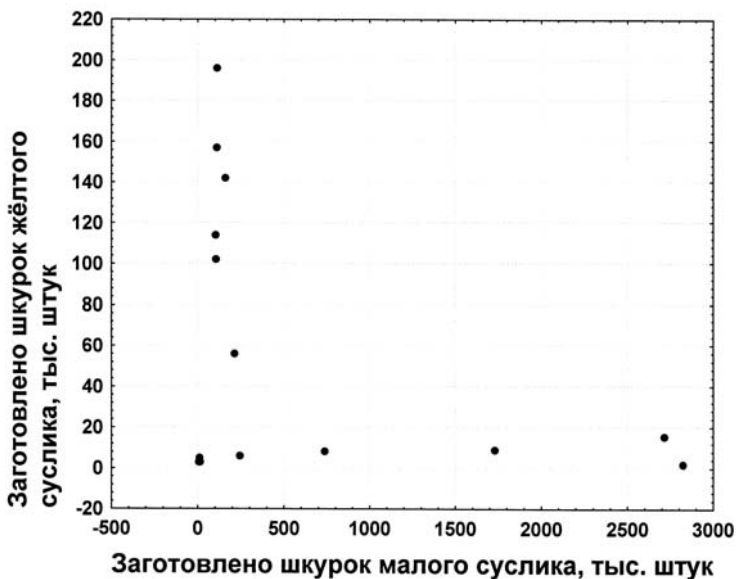


Рис. 104. Связь количества заготовленных малых и желтых сусликов по песчаной части Западно-Казахстанской области

совпадают (возможная причина, как и в предыдущем случае – невысокая численность одного из видов). Малый и большой суслик разделяют ресурсы (избегают друг друга) и по территории, и по биотопам.

В песчаной части области в случаях, когда была высока численность жёлтого суслика и заготавливали много их шкурок в 1933–1960 гг., обычно была ниже численность и интенсивность заготовок малого суслика (рис. 104).

Наземные беличьи конкурируют с другими видами за территорию и биотопы. **Степной сурок** связан отрицательной связью с малой лесной мышью: сурок избегает мест, где встречается малая лесная мышь. Ландшафтные выделы, в которых обитает **малый суслик**, полностью совпадают с таковыми у большого тушканчика. Отрицательная связь (избегание совместного использования) отмечена для пар малого суслика с полёвкой экономкой и домовой мышью, нет общих биотопов с обыкновенной полёвкой, лесной мышью, слепушонкой, что, конечно, требует уточнения для полупустынь и пустынь Западного Казахстана. **Большой** суслик не имеет общих биотопов в Северном Казахстане (по методу Ходашовой–Соболева) с обыкновенной полёвкой, экономкой, лесной мышью, отмечено совместное использование выделов со степной пеструшкой; совместное избегание выделов в паре большого суслика с домовою мышью. Жёлтый суслик также, как и большой, положительно связан со степной пеструшкой, что ярко выражено и в Западном Казахстане; кроме того, не отмечено совместных выделов с обыкновенной полёвкой, домовою мышью (что, видимо, не всегда так в более южных ландшафтах Западного Казахстана), а также с лесной мышью и полёвкой экономкой.

7.2. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ В ГИЛЬДИИ ТУШКАНЧИКОВ

В области отмечено 7 представителей надсемейства тушканчикообразных Dipodoidea. Из них к семейству мышовок Sminthidae относится один вид (степная мышовка), к семейству пятипалых тушканчиков Allactagidae – 4 вида (большой, малый, толстохвостый и

тарбаганчик), а к семейству трёхпалых и карликовых тушканчиков Dipodidae – два вида (мохноногий и емуранчик). Пятипалые тушканчики наиболее характерны для глинистых полупустынь, а трёхпалые – для песков, кроме емуранчика, который обитает на твёрдых грунтах. В Приаралье толстохвостый тушканчик обитает и на границах такыров и супесей, большой тушканчик – на такырах, тарбаганчик – на супесях возле такыров, малый – на супесях с биюргунником, емуранчик – на супесях с большой долей песка (Лобачев с соавт., 1976). Сходная картина размещения имеет место и на территории наших работ. В песках с отрицательными значениями рельефа обитает главным образом мохноногий тушканчик, малый чаще встречается по границам песков, земляной зайчик – на водораздельных равнинах, большой тушканчик – на плотных глинистых грунтах с разреженными чернопочвыниками вдоль крупных рек, на плакорах северных полупустынь, емуранчик – на глинистых грунтах главным образом в Заволжье, степная мышовка – повсюду в полупустыне.

Тушканчики – одна из многочисленных гильдий. Из них только один вид – мохноногий тушканчик – представляет собой жизненную форму песчаных ландшафтов, остальные обитают в глинистой полупустыне или в пустынях на участках твёрдых грунтов. Половина из них зеленояды, у остальных – смешанный тип питания, включающий зелень, подземные части растений, семена и беспозвоночных животных. Разделение экологических ниш, как показал в своих работах Г. И. Шенброт (1980, 1981, 1982), идёт по питанию, местообитаниям, плотности и другим направлениям. Все тушканчики – преимущественно ночные или сумеречно – ночные зимоспящие виды, активные 3–7 месяцев в году. К этой группе примыкает степная мышовка – мелкий мезофильный зверёк, также неактивный зимой.

В Северных Кызылкумах, хотя там и преобладают песчаные ландшафты (Ротшильд с соавт., 1967), малый тушканчик более многочислен, чем мохноногий: первый вид встречен в 11 из 15 выделенных биотопов пустыни, а второй – в пяти, тарбаганчик – в четырёх. Соответственно, первый вид чаще встречается в погадках пустынного сыча (9.39%), а другие два – реже (0.39 и 5%).

7.2.1. Видовое богатство

Видовое богатство тушканчиков в отдельных фаунистических районах области различно и колеблется от 3 видов в Зауралье в окрестностях стац. Калмыково до 7 в районе стационаров Кара-Тюбе, в песках Бийрюк-Тайсуган. Невелико, но устойчиво (4 вида) видовое богатство в луго-степных и центральных полупустынных районах области, вдоль правого берега р. Урал (стац. Калмыково, Чапаево), а также в центре Волго-Уральских песков; значительно больше видовое богатство – 5 – отмечено на большей части Волго-Уральского междуречья – стационары Кисык-Камыш, Новая Казанка, Кызыл-Капкан, Фурманово, а также Джамбейта и в Чапаевском Зауралье. Максимальное количество видов (7) обитает и в пойме р. Урал в нижнем его течении – в Гурьевской обл., где практически исчезает полоса леса (Ротшильд с соавт., 1969). Таким образом, тушканчиков больше всего на обширных плакорных пространствах, занятых глинистыми ландшафтами, особенно в южной их части на юго-востоке. Вдоль р. Урал, по мере обеднения мезофильной растительности поймы, уменьшения плотности населения человека число видов тушканчиковобразных увеличивается от 3–4 в северной и центральной частях до 7 – в нижнем течении реки в Гурьевской области.

7.2.2. Численность и соотношение видов

Численность тушканчиков учитывали главным образом в количестве экз. на 1 га и в количестве зверьков, отмеченных на 10 км автомобильного учёта в ночное время.

Предыдущими работами было установлено, что *мохноногий тушканчик* – наиболее многочисленный вид в песчаной части области. Плотность этого зверька на севере Волго-Уральских песков в оптимальных местообитаниях составляет весной 2–6 (в среднем 5.6), а осенью – 4–21 (в среднем 12.5) экз./га. Средняя плотность для песков в целом не превы-

шает 0.2 экз./га. (Казанцева, Фенюк, 1937; Синичкина, Волынкин, 1950; Миронов с соавт., 1965, цит. по: Шенброт с соавт., 1995),

Численность *емуранчика* в междуречье рек Урал–Эмба расценивается как 0.9 экз./га (0.07–3) или 30 экз. на 10 км ночного автомобильного учёта (Алтухов с соавт., 1969). *Большой тушканчик* в области не особенно многочислен – на глинистых грунтах его плотность составляет около 0.06 экз./га или 2.2–7 экз./10км, *малого* – не более 0.08 экз./га (Миронов с соавт., 1965), или 0.4 экз. на 10 км ночного автоучёта (Залесский, Гаврилов, 1961). На юго-востоке области численность этого вида возрастает до 3–4, максимум до 8–9 экз. на 10 км (Алтухов с соавт., 1969). *Тарбаганчик* на северной кромке Волго-Уральских песков, по учётам К. С. Ходашовой (1960) в 1950–1955 гг. имел численность 12.4 экз. на 10 км автомобильного учёта. Для юга области В. К. Поляков с соавт. (1976) указывают плотность в 2–6 экз./га. На севере восточного Прикаспия численность тарбаганчика, по этим авторам, возрастает. *Толстохвостый тушканчик* редок. На крайнем юго-востоке области Н. З. Настюков (1973) регистрировал 5 экз./км, а на северо-востоке Гурьевской области, близ границы с Западно-Казахстанской другие авторы отмечали 3–5 экз./га (Исмагилов с соавт., 1966; Сильверстов с соавт., 1969). Степная мышовка в изучаемой нами области попадала временами в количестве до 2.5 экз. на 100 капкано-суток (кс), обычно реже.

Соотношение видов в гильдии тушканчиков зависит от условий местности и лет, а также от преобладающего метода учёта. Опыт показал, что лучше всего соотношение видов рассматривать по соотношению количества особей разных видов, попавших на вскрытие в лаборатории противочумных учреждений, т.к. преимущественного вылова каких-либо отдельных видов не предпринимали. По сумме отловов за 1937–2002 гг. по области в целом треть составили емуранчики, второе место занял мохноногий тушканчик, за ним по частоте встреч следуют тарбаганчик и малый тушканчик, реже встречаются большой и наиболее редко – толстохвостый тушканчик (табл. 72). Значительное преимущество емуранчика и мохноногого тушканчика в какой-то мере усугублено особым вниманием зоологов ПЧС к южной и юго-восточной частям области, где преимущественно расположены природные очаги чумы. Картина соотношения видов тушканчиков (без мышовки) по территории области представлена на рис. 105.

Согласно приведённым данным, *большой тушканчик* наибольшую роль в гильдии тушканчиков играет в северной половине Приуральной части области, где его доля в населении тушканчиков составляет 40–76%; иногда на твёрдых грунтах его преобладание или содоминирование сохраняется и на юге области. В песчаных участках Волго-Уральского междуречья доля вида среди всех тушканчиков снижается до 14% на окраинах и 1.5% – в центре Волго-Уральских песков. В Зауральной части области доля большого тушканчика в гильдии не превышает 25% на прилегающих к р. Урал участках глинистой полупустыни. На большей части территории Зауралья, как в глинистых, так и песчаных участках, доля вида составляет всего 12–15%, к югу она, как и в междуречье, снижается до 3–7%. Сравнение средне-областных данных по Западно-Казахстанской и Гурьевской областям показывает, что доля большого тушканчика примерно одинаковая, но, при сравнении участков поймы р. Урал доля вида максимальна на севере, в «чапаевской» пойме и заметно ниже – южнее.

Малый тушканчик занимает довольно значительное место в гильдии тушканчиков в глинистых ландшафтах Волго-Уральского междуречья: в луго-степи по границе с песками (стационар Кисык-Камыш), окрестности стационаров Чапаево, Фурманово, Казталовка, Калмыково – 36–65%; В пойменных и приуральных плакорных участках «чапаевской» и «калмыковской» поймы его доля равна 12–17%, а южнее, в Гурьевской обл. возрастает до 38%. В песках доля вида в населении тушканчиков снижается до 9–17%. В Зауралье доля малого тушканчика высока только в Чапаевском Зауралье на твёрдых грунтах (до 64.7%) и в окрестностях стационара Джамбейты (57%). В других местах доля малого тушканчика не более 3–7%.

Тарбаганчик довольно большую роль в гильдии тушканчиков играет в населении лугостепи на севере области (до 35%), несколько меньшую, но ещё достаточно большую – в Фурмановском, Чапаевском и Тайпакском районах (20–46%). В пойменных и приуральных участках «чапаевской» поймы доля тарбаганчика в населении тушканчиков велика

Таблица 72. Соотношение видов тушканчикообразных в Западно-Казахстанской обл. по данным вскрытий баклабораторий (1937–2002 гг.). ФР – фаунистический район.

Место, район	ФР	%% к числу вскрытых экз.						Вскрыто экз. всего	
		БТ*	МТ	Т	Е	ТТ	МХТ	Тушканчиков	СМ
Луго-степь (окр. стац. Тельнов)	VI ₁	28.8	36.5	34.7	0	0	0	170	135
Луго-степь (Зелёновский р-н)	II	76.3	11.9	11.9	0	0	0	59	15
Кисык-Камыш	III ₅	46.1	46.7	7.0	0	0	0.3	358	135
Северные районы	I, II	41.5	49.1	3.8	0	0	5.7	106	0
Джангалинский р-н	III ₅	7.8	16.7	7.5	0	0	68.1	3240	58
Северо-Восточный песчаный ЛЭР (стац. Кзыл-Капкан)	III ₅₍₃₎	14.0	13.4	14.9	0	0	57.8	666	16
Южный песчаный ЛЭР	III ₅₍₄₎	1.5	9.3	14.7	0	0	74.5	2155	0
Приуральный полупустынный ЛЭР (стац. Чапаево)	IV _{2,3(n)}	47.2	43.1	9.7	0	0	0	290	9
Центральный полупустынный ЛЭР (стац. Фурманово, Казталовка)	III ₂	32.0	46.4	20.7	0	0	0.5	222	23
Приуральный пустынный ЛЭР (стац. Калмыково)	IV _{4(n)}	44.4	46.0	6.4	0	0	3.2	63	0
Зауральный полупустынный ЛЭР (Чапаевский р-н)	IV _{2,3(n)}	25.5	64.7	3.9	2.0	3.9	0	51	0
Зауральный пустынный ЛЭР (Тайпакский р-н)	IV _{4(n)}	7.1	7.1	0	85.7	0	0	14	0
Стац. Джамбейта	III ₃	12.8	51.1	0	27.7	0	2.1	47	11
Джамбейтинский р-н	III ₃	15.8	4.6	0.2	70.9	4.5	4.1	539	68
Стац. Кара-Тюбе	III _{3а}	3.5	3.4	0.2	81.7	0.6	10.6	825	8
Пески Бийрюк-Тайсуган	III _{3а}	3.9	6.5	11.1	68.7	2.1	7.7	3592	4
Чапаевский р-н весь	IV _{1,2(n,n)}	38.3	5.4	45.8	3.0	-	7.5	792	51
Тайпакский р-н, весь	IV _{3,4(n,n)}	9.2	12.7	21.6	47.9	7.7	7.7	8059	9
По всей области		10.4	14.1	15.0	33.3	1.07	26.13	22313	551
Пойма р. Урал, Гурьевская обл.**		15.4	38.2	20.9	21.44	3.5	0.3	2154	6

* БТ – большой тушканчик, МТ – малый тушканчик; Т – тарбаганчик; Е – емуранчик; ТТ – толстохвостый тушканчик; МХТ – мохноногий тушканчик, СМ – степная мышовка

** По данным Е. В. Ротшильда с соавт., 1969, суммарные данные

(около 35%), а южнее снижается до 20–21%. В песках его доля снижается и составляет 7–15%. В пустынных ландшафтах Зауралья и на стационаре Джамбейты вид не обнаружен. *Емуранчик* и *толстохвостый тушканчик* характерны для Зауралья, хотя единичные поимки первого вида известны и для Приуральной части области. Доля емуранчика снижена в полупустынях Чапаевского Зауралья (2–3%), невысока на стационаре Джамбейта (27.7%), а в южном Зауралье емуранчик – преобладающий вид, доля которого в гильдии тушканчиков составляет 68–85%. На левобережной пойме и в Приуральных участках полупустыни в пределах Тайпакского района доля емуранчика в населении тушканчиков максимальна, южнее в Гурьевской обл. она падает до 21%. Доля толстохвостого тушканчика везде снижена. Она максимальна в районе стационара Джамбейты; в Зауральной части Чапаевского района и в припойменных участках Гурьевской области (3–7%), на остальной территории ещё ниже.

Доля *мохноногого тушканчика* в населении тушканчикообразных в Волго-Уральских песках (стационары южного песчаного ЛЭР, Новая Казанка, Кзыл-Капкан) превышает

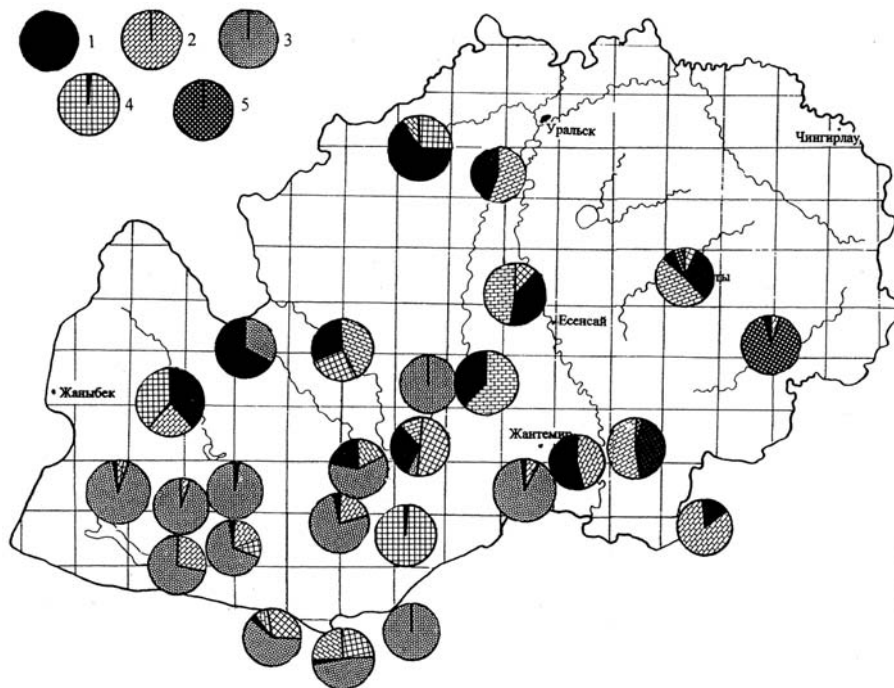


Рис. 105. Соотношение видов тушканчиков в Западно-Казахстанской области (50-е годы XX в.): 1 – большой тушканчик; 2 – малый тушканчик; 3 – мохноногий тушканчик; 4 – тарбаганчик; 5 – емуранчик.

половину, особенно велика их доля в центре песков, где они составляют более трёх четвертей. В южной части Зауралья (станции Кара-Тюбе, пески Бийрюк-Тайсуган) доля мохноногого тушканчика составляет 7–10%, на остальной части Зауралья – не более 6%, чаще гораздо меньше. Нередко отсутствует там, где нет песков.

Степная мышовка по количеству вскрытых зверьков занимает предпоследнее место, но встречается постоянно, особенно в северной части области и в районе станции Фурманово. Южнее её меньше; в центре Волго-Уральских песков, в Чапаевском и Тайпакском Зауралье её практически нет, в остальных частях области она единична. Для Зауралья она обычна в районе ст. Джамбейты. В пойме р. Урал чаще всего мышовка встречается в пойме и приуральных участках Чапаевского района.

Численность. Результаты учётов тушканчиков различными методами не всегда хорошо согласуются друг с другом, однако они характеризуют различные ландшафты и в ряде случаев дают полезную информацию. Поэтому мы приводим данные, полученные тремя методами – 1) при автомобильных учётах в ночное время (в числе экз. на 10 км учёта), 2) в числе зверьков на 100 капкано-суток при учёте линиями капканов и вольном вылове; 3) по данным учёта капканами на одноктарных площадках (табл. 73–75). В целом наши данные согласуются с материалами учётов, приведёнными в литературе (Шенброт с соавт., 1995 и др.).

Наиболее высокая численность тушканчиков (за счёт емуранчика) характеризует пески Бийрюк-Тайсуган. Повышена численность (уже в основном за счёт большого тушканчика) и на твёрдых грунтах вдоль р. Урал. В Зауралье тушканчиков больше, чем в Приуральной части области. Ниже всего численность тушканчиков в Волго-Уральских песках (табл. 73–75). Однако, согласно материалам учётов капканами, на севере, северо-западе и северо-востоке Волго-Уральских песков численность тушканчиков довольно высока.

Таблица 73. Численность тушканчиков в Западно-Казахстанской обл. по данным ночных автомобильных учётов, средние за тёплое время года, экз./10 км (всего 1913 км учёта)

Место	Годы	км	Экз./10 км	Преобладающие виды*)
Луго-степь (окр. стац. Тельнов)	1958–1964	872	2.94	МТ, Т
Приуральный пустынный ЛЭР (окр. стац. Калмыково)	1964–1967	70	1.7	МТ, БТ
Пустынная степь (стац. Джамбейты)	1964–1965	110	4.45	МТ, Е
Песчаная степь и пески (стац. Новая Казанка)	1965	55	1.09	МТ, МХТ
Пески Бийрюк-Тайсуган	1963–1966	80.6	5.74	Е.

*) Здесь и далее обозначения видов см. табл. 72.

Таблица 74. Численность тушканчиков в Западно-Казахстанской обл. по данным учёта капканами (экз. на 100 капкано-суток), всего 114180 капкано-суток

Место	Годы	Капкано-суток (кс)	Экз./100 кс	Преобладающие виды
Луго-степь (Зелёновский р-н)	1951	4646	0.43	БТ
Приуральный полупустынный ЛЭР (окр. стац. Чапаево)	1955–1965	26542	1.31	БТ, МТ
Приуральный пустынный ЛЭР (окр. стац. Калмыково)	1973–1979	6977	2.01	МТ
Чапаевское Зауралье	1965–1969	73648	0.55	БТ, Т
Кисык-Камыш	1955	60	0.33	БТ, МТ
Песчаная степь (стац. Новая Казанка)	1955	340	1.76	БТ
Север Волго-Уральских песков	1955	947	2.43	МХТ
Северо-восточная окраина Волго-Уральских песков (стац. Байгазы)	1955	240	1.25	МХТ
Северо-запад Волго-Уральских песков (стац. Урда)	1956	780	3.46	МХТ

Таблица 75. Численность тушканчиков в Западно-Казахстанской обл. по данным учёта на площадках (всего отработано 1214, 25 га)

Место	Годы	Учтено га	Экз./га	Преобладающие виды
Луго-степь (Зелёновский р-н)	1952	60	0.3	БТ
Луго-степь (стац. Серебряково)	1957	20	0.2	БТ
Луго-степь (Тельнов)	1957	27	0.37	БТ
Приуральный полупустынный ЛЭР (окр. стац. Чапаево)	1957	6	0.33	БТ
Центральный полупустынный ЛЭР (стац. Фурманово, Казталовка)	1955	15	0.27	БТ
Северо-восточная окраина Волго-Уральских песков (стац. Байгазы)	1940	120	0.14	МХТ
Север Волго-Уральских песков (стац. Новая Казанка)	1952, 1981	210	0.17	МХТ
Северо-Восточный песчаный ЛЭР (стац. Кызыл-Капкан)	1966	10	0.1	МХТ
Южный песчаный ЛЭР	1952	241.25	0.4	МХТ, реже МТ

Место	Годы	Учтено га	Экз./га	Преобладающие виды
Северо-запад Волго-Уральских песков (стац. Урда)	1952	349	0.14	МХТ
Пустынная степь (стац. Джамбейты)	1940,1952	100	0.53	Е, БТ, реже МТ
Чапаевское Зауралье	1964	12	0.17	БТ, Е
Пески Бийрюк-Тайсуган	1981–1983	44	1.2	Е, реже МТ, БТ

7.2.3. Оценка совместного использования пространства тушканчиками

Мы провели оценку тесноты связи по территории между видами тушканчиков с помощью коэффициента ассоциации (тетрахорического показателя связи, Плохинский, 1961), впервые применённого для оценки территориального размещения грызунов К.В. Маклаковым (2004). Оценка территориальных связей между парами видов тушканчиков велась, в зависимости от видов, на 656–1216 больших квадратах формальной сетки области (площадью около 400 кв. км каждый). Результаты показаны в табл. 76.

Из таблицы видно, что такие виды как малый и большой тушканчики, тарбаганчик, степная мышовка связаны друг с другом достоверной положительной связью, т.е. в тех точках, где встречается один вид, чаще встречаются и остальные. Толстохвостый тушканчик ни с одним другим видом тушканчикообразных не показывает достоверной территориальной связи. Мохноногий тушканчик связан в своём распространении положительной достоверной связью с малым тушканчиком, тарбаганчиком и степной мышовкой, хотя, кроме малого тушканчика, эти связи слабее, чем других видов между собой. С большим тушканчиком и емуранчиком мохноногий связан по территории слабой, но достоверной отрицательной связью (т.е. эти два вида избегают тех мест, где живёт мохноногий тушканчик).

Емуранчик в своём распространении связан также отрицательной достоверной связью со степной мышовкой (взаимное избегание). Таким образом, малый и большой тушканчики, тарбаганчик и степная мышовка придерживаются сходных территорий; разделение их экологических ниш идёт по другим параметрам. Мохноногий тушканчик и емуранчик наиболее территориально обособлены. Толстохвостый тушканчик показывает независимое от остальных видов распространение, что, возможно, в некоторой мере связано с небольшим количеством поимок вида.

Из табл. 76 также видно, что значимые связи по территории отмечены для видов – обитателей плотных грунтов, особенно для большого тушканчика и тарбаганчика. Эти виды встречаются достоверно чаще в тех квадратах области, где обитают все остальные тушканчики. Малый и толстохвостый тушканчики, согласно этому методу, не зависят в своём

Таблица 76. Территориальные связи тушканчикообразных в Западно-Казахстанской области, коэффициент ассоциации (тетрахорический показатель тесноты связи, Плохинский, 1961)*. Наддиагональная матрица – коэффициент ассоциации, поддиагональная матрица – число больших квадратов, где был обнаружен хотя бы один из пары видов (данные, использованные для расчётов)

Виды	МТ	БТ	МХТ	Т	ТТ	СМ	Е
МТ	-	0.255	0.238	0.277	0.053	0.263	0.132
БТ	73	-	- 0.095	0.226	0.008	0.039	0.086
МХТ	62	63	-	0.072	0.074	0.144	-0.078
Т	70	59	59	-	0.027	0.071	0.069
ТТ	76	26	42	41	-	0.026	0.014
СМ	66	62	52	49	39	-	- 0.805
Е	63	55	47	49	28	42	-

* Жирным шрифтом выделены значения, достоверные при $p < 0.05$.

Таблица 77. Оценка перекрытия экологических ниш тушканчиков по ландшафтно-экологическим районам. Жирным шрифтом выделены показатели более 0.700

Виды	БТ	МТ	Т	Е	МХТ	ТТ	<i>Iсред</i>
БТ	-	0.715	0.412	0.284	0.474	0.308	0.439
МТ		-	0.432	0.241	0.654	0.286	0.466
Т			-	0.573	0.495	0.607	0.504
Е				-	0.346	0.944	0.478
МХТ					-	0.311	0.456
ТТ						-	0.491

распространении друг от друга. Мохноногий тушканчик не связан сильными связями в своём распространении ни с одним из других видов тушканчиков, что, безусловно, объясняется его адаптацией к обитанию на песчаных грунтах. Из этих данных можно заключить, что группа видов, состоящая из малого, большого тушканчиков, тарбаганчика и емуранчика, обитает на сходных участках глинистой полупустыни, а мохноногий тушканчик распространён независимо от других видов.

Доля пространства, используемая разными видами тушканчиков совместно, была также оценена нами с помощью информационного метода – оценки перекрытия экологических ниш ПЭН (Шенброт, 1986), табл. 77. Из этих характеристик могут быть сделаны заключения о возможных конкурентных отношениях между видами. Такая работа была нами проведена на материале по соотношению видов тушканчиков, поступавших в баклаборатории станции в 1937–2002 гг. по 12 ЛЭР области. Мышовка исключена из расчётов, т.к. методы её поимки резко отличаются от других представителей гильдии.

Из табл. 77 видно, что наибольший *средневидовой* показатель ПЭН – $Iсред = 0.504$ отмечен для тарбаганчика, т.е. у этого вида в изучаемом регионе конкуренция за территорию с другими видами минимальна, территория перекрывается с другими видами в максимальной степени. Наиболее обособлен (т.е. избегает контакта с другими видами) большой тушканчик ($Iсред = 0.439$). Среди пар видов наибольшее совпадение в использовании ландшафтно-экологических районов (т.е. наибольшая независимость друг от друга) наблюдается у пары толстохвостый тушканчик – емуранчик ($Iсред = 0.944$) и у пары большой и малый тушканчики ($Iсред = 0.715$). Выше, при анализе взаимосвязей по территории было показано отсутствие связи в паре толстохвостый тушканчик – емуранчик при рассмотрении совместного использования территории (табл. 76), т.е., избирая территории, сходные в экологическом плане, эти тушканчики наиболее разобщаются внутри них (биотопическое разобщение). У пары «большой и малый тушканчики» при большом сходстве в использовании территории отмечается сходство и в выборе ландшафтно-экологических районов, т.е. здесь, возможно, конкуренция максимальна. Наиболее разобщена в отношении ландшафтно-экологических районов пара малый тушканчик – емуранчик ($Iсред = 0.241$). Сопоставив полученные данные с материалами по характеристикам совместного использования территории (табл. 76), можно сказать, что в выделенной группе тушканчиков, наиболее тесно связанных друг с другом по квадратам территории, емуранчик наиболее отделён экологически (перекрытие ниш минимально), а большой и малый, напротив, наиболее близки во всех отношениях и поэтому, вероятно, конкуренция между ними наиболее сильна. Малый тушканчик, более других пятипалых тушканчиков приуроченный к пескам, имеет максимальный уровень перекрытия экологических ниш с мохноногим тушканчиком.

7.3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ В ГИЛЬДИИ ПЕСЧАНОК

7.3.1. Размещение песчанок по территории Средней Азии и Казахстана

По всей территории Средней Азии и Казахстана изучаемые нами четыре вида песчанок успешно разделяют территориальные экологические ниши. Так, В. С. Петров с соавт. (1963) отмечают, что большая песчанка имеет оптимум ареала в северной пустыне, где численность её наиболее высока и устойчива, поселения наиболее древние, обширные и сложные, занимают плакорные ландшафты, преимущественно плотные пески и супеси. Глинистые и щебнистые пустыни мало благоприятны. С. Н. Варшавский (1963) выделяет следующие биологические особенности большой песчанки как жизненной формы северной пустыни: 1) запасание кормов, сложная система нор; 2) зимовка семьями; 3) слабая активность зимой, забивание входов в норы зимой; 4) циклы размножения адаптированы к циклам природы северной пустыни; 5) характер питания; 6) относительная выносливость к влажности корма и почвы. Вид не ксерофильный, но засухоустойчивый. Надо отметить, что тип питания большой песчанки, в основном зеленоядный, питание побегими и другими вегетативными частями растений отражает адаптацию к наиболее распространённым видам корма. Потери воды на 1 кг веса у большой песчанки значительно меньше, чем у полуденной или тамарисковой песчанки, мохноногого тушканчика, близки к таковой у жёлтого суслика (Бурделов, 1974). Предположительный центр возникновения вида – северные пустыни между Аралом и Каспием, с меньшей вероятностью – в южном Прибалхашье.

Наивысшая численность большой песчанки наблюдается на древнедельтовой равнине Сыр-Дарьи (Смирин В. М., Смирин Ю. М., 1963), которая заселена сплошь. К северу в Приаралье заселённость спорадична. Расселение к северу ограничивается условиями зимовки, когда в более увлажнённых ландшафтах Северного Приаралья слишком высокий уровень грунтовых вод препятствует устройству достаточно глубоких зимовочных нор и, с другой стороны, повышает влажность почв в кормовых камерах, что ведёт к быстрому загниванию запасов (Смирины, 1963). Одновременно, большее количество снега и более холодные зимы на северных окраинах ареала ограничивают зимнюю активность зверька на поверхности.

Полуденная песчанка, по В. С. Петрову с соавт. (1963), приурочена к зональным ландшафтам, а в них – к пескам. Распределение этого вида зависит от площади разбитых песков. Оптимальными участками ареала являются Волго-Уральские пески, Южное Прибалхашье, Кызыл-Кумы. Здесь поселения вида почти сплошные. Южнее колебания численности значительнее. В Восточном Закавказье и Северо-Западном Прикаспии поселения полуденных песчанок островные, занимают 3–15% территории, сходная картина наблюдается в северной пустыне – Дарьялык-Такыр, старые русла Жана-Дарьи. Южнее условия менее благоприятны.

Тамарисковая песчанка – обитатель кустарниковых зарослей в северной пустыне. В зональных ландшафтах, как считает В. С. Петров с соавт. (1963), обитает только на северо-западе ареала. В остальной части придерживается антропогенно изменённых или интразональных биотопов, живёт по речным долинам, увлажнённым понижениям, где численность её остаётся относительно стабильной. В южной пустыне условия менее благоприятны. К югу и юго-западу число благоприятных биотопов падает. Южнее, в Кызылкумах, тамарисковая песчанка приурочена к земледельческим районам, обитает также в джунглильниках на ранее орошаемых землях. Численность её здесь в 1951–1952 гг. составляла 1–2, до 3.5 экз./100 лс (Ким, 1960). В Киргизии попадание её в ловушки Геро составляет в Чуйской долине осенью 10–20, весной до 33% попадание, в других частях республики меньше. Изредка встречается в скирдах и населённых пунктах (Янушевич с соавт., 1972).

Краснохвостая песчанка имеет спорадические поселения, приуроченные к плотным грунтам предгорий и к пустынным низкогорьям, главным образом в южной пустыне. Характеризуется резкими колебаниями численности во всех частях ареала (Петров с соавт., 1963; Млекопитающие Казахстана, 1972).

Таким образом, размещение видов песчанок в Средней Азии и Казахстане достаточно различно, их экологические территориальные ниши разобщены, преобладание того или иного вида приходится обычно на различные территории, что связано как с экологией, так и с историей ареалов.

7.3.2. Использование территории в гильдии песчанок Волго-Уральского междуречья

Основные виды песчанок области – малые (тамарисковая и полуденная). С 70-х гг., как уже отмечалось, на территорию области вновь проникли и стали активно расселяться ещё два вида песчанок – большая и краснохвостая. Пока большая песчанка заселяет небольшую часть области на юго-востоке. Там она оказывается важным сочленом гильдии песчанок и основным носителем возбудителя чумы. Краснохвостая песчанка очень малочисленна. В данном разделе мы остановимся, однако, на анализе двух видов из гильдии песчанок из-за недостаточности равно обширных материалов по всем видам. Данные по биологии других видов см. в повидовых очерках, а также в разделе о популяциях.

7.3.2.1. Численность

Для раздела использованы материалы Уральской противочумной станции по численности малых песчанок на многолетних стационарах за два сезона года – весну (апрель) и осень (сентябрь). Учёты вели стандартным для противочумной службы капканно-площадочным методом на 10–12 га в преобладающих биотопах на каждом стационаре в течение каждого сезона. Реже в качестве показателей численности малых песчанок использовали результаты попадания их на линиях давилок при учётах мышевидных млекопитающих. Период наблюдений охватывает около 60, хотя чаще меньше, около 40 лет от 1938 до 2002 гг. на 10 стационарах области: 1) Новая Казанка – Джангалинский район, северная окраина Волго-Уральских песков, где закреплённые грядово-островные мелко-бугристые пески (чаглы) сочетаются с межрядовыми равнинными участками (ашиками) и системой водоемов и солончаков. 2) Урда – Урдинский район, северо-западная оконечность Волго-Уральских песков (Рын-пески) с характерными крупнобугристыми и грядовыми песками; 3) Байгазы – Тайпакский район, северо-восточная окраина Волго-Уральских песков; ландшафты сходны с таковыми в районе стационара Новая Казанка, но водность их минимальна. 4) Кзыл-Капкан – северо-восточный участок Волго-Уральских песков; включает грядово-островные закреплённые мелкобугристые пески с частыми пятнами барханов и значительными по площади ашиками на севере; к югу бугристые пески увеличиваются по площади, замещая равнинные участки. 5) Южный песчаный стационар – центр Волго-Уральских песков с преобладающими грядовыми слабо-закрепленными песками. В начале периода наблюдений (1937–1963 гг.) работа велась преимущественно в окрестностях пос. Новый Уштаган, позже (1963–1996 гг.) – в окрестностях пункта Айбас (в 60 км к северо-востоку от Нового Уштагана). Природные условия этих участков сходны. Кроме того, наблюдения велись на двух стационарах в пойме р. Урал в пределах Тайпакского района; 6) Правобережная пойма и 7) Левобережная пойма. Для этих мест характерен ландшафт южной поймы с узкой полосой леса и кустарников вдоль Урала и его стариц. На более высоких участках поймы, удаленных от воды, преобладают травянистые сообщества; 8) Бийрюк-Тайсуганские пески в левобережной части области. Эти пески также характеризуются относительно высокой степенью закрепленности, с чередованием мелкобугристых и грядовых песков; 9) Зауральные полупустынные глинистые и песчаные ландшафты в районе пос. Джамбейта и Каратобе; 10) Зауральный пустынный стационар Райгородок (на границе с Гурьевской обл.), где преобладают приуильные увалистые глинистые и супесчаные участки, чередующиеся с маловодными старицами, озёрками и солончаками с прибрежными зарослями тростника, тамарикса и селитрянки.

Таблица 78. Численность малых песчанок в разных частях территории работ

Стационар, участок	Годы	Сезон	Тамариковая песчанка			Полуденная песчанка		
			n	M ± m	CV	n	M ± m	CV
Калмыково, правобережная пойма р. Урал	1950 – 2001	Весна	48	4.383 ± 0,286	45,5	-	-	-
		Осень	49	8.199 ± 0.529	45.1	-	-	-
Калмыково, левобережная пойма р. Урал	1940 – 2001	Весна	11	8.46 ± 1.52	59.6	-	-	-
		Осень	13	8.76 ± 2.09	71.7	-	-	-
Кзыл-Калкан – северо-восточная часть Волго-Уральских песков	1950 – 1999	Весна	57	2.913 ± 0.211	42.0	51	0.929 ± 0.110	84.18
		Осень	53	6.358 ± 0.435	49.8	48	2.135 ± 0.244	79,02
Новая Казанка – северная окраина и север Волго-Уральских песков	1938 – 2002	Весна	64	3.842 ± 0.244	50,9	56	0.863 ± 0.13	112.7
		Осень	62	6.878 ± 0.379	43.3	62	2.044 ± 0.29	111.8
Байгазы – северо-восточная окраина Волго-Уральских песков	1940 – 2002	Весна	35	2.566 ± 0.399	91.6	40	0.759 ± 0.178	150.76
		Осень	42	4.625 ± 0.436	61.1	44	1.699 ± 0.362	141.08
Пески Бийрюк – Тайсуган	1962 – 1992	Весна	18	2.261 ± 0.341	63.84	17	0.815 ± 0.38	232.49
		Осень	21	5.94 ± 0.75	52.4	21	1.133 ± 0.371	149.96
Зауральский степной стационар	1980 – 1981	Весна	2	1.7	-	2	1.2	-
		Осень	2	4.25	-	2	1.35	-
Зауральский полупустынный стационар	1958 – 1988	Весна	10	2.670 ± 0.296	35.05	-	-	-
		Осень	17	6.109 ± 0.285	15.45	-	-	-
Зауральский пустынный стационар	1962 – 1981	Весна	17	1.806 ± 0.355	80.95	17	1.529 ± 0.395	10.64
		Осень	18	4.25 ± 0.548	54.71	18	1.622 ± 0.301	78.7
Южный песчаный стационар	1945 – 1993	Весна	44	1.934 ± 0.173	59.4	44	2.16 ± 0.253	77.8
		Осень	42	4.326 ± 0.357	53.4	43	4.974 ± 0.476	62.7
Урда	1945 – 2002	Весна	45	2.585 ± 0.225	82.0	48	0.250 ± 0.114	185.6
		Осень	46	5.466 ± 0.317	39.3	44	0.705 ± 0.195	152.53

Таблица 79. Коэффициенты вариации численности песчанок (по данным таблицы 78) в оптимальных и неоптимальных участках ареала видов в пределах Западно-Казахстанской области, $M \pm m$, %%

Участок ареала	Сезон	ТП	ПП	t-критерий различия между видами
Оптимальные	Весна	58.7 ± 18.6	77.8 ± 9.38	н ¹
	Осень	52.6 ± 18.5	62.9 ± 9.27	н
Неоптимальные	Весна	71.1 ± 17.94	133.3 ± 16.91	2.52
	Осень	54.6 ± 18.22	109.9 ± 17.55	2.19
t-критерий различия между участками	Весна	н	2.87	-
	Осень	н	2.3	-

¹ н – различие недостоверно

ПП встречаются на стационаре Байгазы, в песках Бийрюк-Тайсуган и в Зауральном степном ЛЭР: весной 0.69–1.2, в среднем 0.9; осенью – 1.35–1.79, в среднем 1.51. Минимальная численность ПП обнаружена на стационаре Урда: весной 0.25, осенью – 0.75 экз./га.

В целом на юго-западе Волго-Уральских песков (Семёнов с соавт., 1968) в Астраханской обл., где преобладают заросли кустарников – джугуна и гребенщика, полуденная песчанка постоянно преобладает над тамарисковой, а численность обоих видов выше, чем в северной части песков. Эти авторы указывают что на юго-западе песков численность обоих видов составляла до 1940 г. 37–40 экз./га, позже (до 1957 г.) снизилась до 10–25, в среднем около 15 экз./га. По данным О. К. Дробинского с соавт. (1980), А. Н. Матросова с соавт. (2005), позднее – в 1960–1990-е гг. XX в. численность песчанок в этих краях снизилась до 9–12 осенью. На севере Волго-Уральских песков – в Западно-Казахстанской обл. численность обоих видов до 1940 г. составляла 20–25 экз./га, с 1942 г. также снизилась и не превышала 10 экз./га до 1957 г. (Семёнов с соавт., 1968). По данным ПЧС (см. ниже), в последующие годы осенью она составляла там не более 7–8, а по кромке песков – до 2–4 экз./га.

Таким образом, в пределах изучаемой области полуденная песчанка наиболее многочисленна в глубинной южной части Волго-Уральских песков, а на окраинах становится всё малочисленнее, особенно в западной части. В Зауралье численность снижена, особенно полуденной песчанки.

Из табл. 79 можно видеть также, что изменчивость показателей численности у ТП заметно меньше, чем у ПП даже в участках с низкой плотностью. Видно и то, что большинство рядов распределений многолетних показателей численности у ТП подчиняются нормальному распределению, тогда как у полуденной песчанки чаще отклоняются от него. Это естественно, т.к. численность ПП весьма низка и распределение как по территории, так и во времени более спорадично. Это связано с большей структурированностью поселений полуденной песчанки, которые в большей мере, чем у ТП, приурочены к разбитым пескам. Почти все распределения показателей численности ПП имеют положительную асимметрию и эксцесс, т.е. тенденцию к росту численности, тогда как положение ТП более стабильно.

7.3.2.2. Соотношение обилия двух многочисленных видов малых песчанок

Для обоих видов Западно-Казахстанская область – северная часть ареала. Картина размещения песчанок по всем данным представлена на рис. 66 и 67, а соотношение их видов – на рис. 106. Из этих рисунков можно видеть, что современный (на 2012 г.) ареал тамарисковой песчанки идёт дальше к северу, чем полуденной. Доля полуденной песчанки возрастает к югу территории. Расчёт r_a – коэффициента ассоциации видов на 730 квадра-

тах примерно по 86–87 кв. км в пределах ареала тамарисковой песчанки в области (около 63150 кв. км) показал, что совпадение мест попаданий двух видов в квадрат составляет 0.68, т.е. около 70% территории песчанки используют совместно. Данные этих расчётов высоко достоверны: $\chi^2 = 337.8$, $p \leq 0.001$ ($\chi^2_{\text{станд}}$ для достоверности $p = 0.001$ равен 10.8).

Причины доминирования того или иного из двух видов на территориях совместного обитания неизвестны, хотя факт доминирования имеет существенное эпизоотологическое значение в силу разной реакции ТП и ПП на возбудителя чумы.

На Чёрных землях (Северо-Западный Прикаспий) полуденные песчанки в 50-х гг. XX в. доминировали среди грызунов на бугристых песках, составляя 88.3%; в песчаной степи их доля среди грызунов была снижена (6.2%). В Приморском ландшафтно-экологическом районе (Калмыкия) их доля была ниже и составляла 4.2 в бугристых песках и 3.6–12.4% в песчаной степи (Павлов, 1961). Н. Н. Васильев (1987), рассматривая соотношение численностей малых песчанок в Северо-Западном Прикаспии за 38 лет, показал, что в Ильменском районе Калмыкии преобладает ТП, а на Чёрных землях – ПП. В Приморском ландшафтно-экологическом районе, по его данным, преобладала ТП, а в песках – ПП. В 40–50-х гг. А. А. Лисицын с соавт. (1964) отмечали преобладание ПП в Волго-Уральских песках и Северо-Западном Прикаспии, хотя там происходил рост численности ТП. Те же авторы установили, что в Рын-песках (северо-запад Волго-Уральских песков) доля ПП среди малых песчанок низка по сравнению с более южными и восточными частями этих песков. Обращаем внимание на то, что соотношение численностей ТП: ПП по годам меняется и не зависит от уровней численности зверьков; авторы не приходят к какому-либо определённом выводу о причинах таких изменений в районах работ.

В Западно-Казахстанской области в 1956–1964 гг. везде преобладала ТП, а доля ПП составляла на правобережной (от р. Урал) части области 15–51%, на левобережье – 1.6–9.6% (Маштаков, 1969). В Атырауской (Гурьевской) области А. Н. Павлов с соавт. (1977) рассматривали размещение двух видов малых песчанок и соотношение их численностей с конца 50-х гг. XX в. почти за 20 лет; эти авторы отметили, что малые песчанки заселяют значительную часть территории области, но вне песчаных ландшафтов их численность невысока – 1–3 экз./га, тогда как в Волго-Уральских и Тайсойганских песках она значительно выше (в Волго-Уральских песках 18–25, до 36 экз./га). При этом в песках Тайсойган преобладает ТП, численность песчанок относительно стабильна. В Волго-Уральских песках преобладает ПП, численность здесь неустойчива. На большей части Урало-Эмбинского междуречья и на Южно-Эмбинской равнине малые песчанки встречаются главным образом как сопутствующие виды на колониях больших песчанок.

На территории Зауральной части Западно-Казахстанской области по данным отчётов зоологов Уральской противочумной станции (табл. 78) кроме песков, малые песчанки встречаются также по долинам рек Калдыгайты, Шилдыбай, Жаксыбай. Доминирует здесь ТП, а ПП крайне редка. По наблюдениям в 80–90 гг. XX в. попадание ТП в ловушки Геро составляло тут 5–10%, а в центре песков Бийрюк, где численность песчанок максимальна, – до 37% попадания осенью (1988 г., точка Крыкушак). Здесь же временами резко возрастает численность ПП. Так, в том же 1988 г. численность ПП в центре песков возросла от 0.17 весной до 4.3 экз./га осенью, а численность ТП в тех же условиях упала от 6 до 4.1 экз./га.; осеннее попадание ПП в ловушки Геро в это время составило до 45% (точка Есенаман).

Многолетние средние показатели соотношения численностей двух видов малых песчанок в целом по области, рассчитанные по данным табл. 78, показаны в табл. 80. Из неё видно, что на южном песчаном стационаре доля ПП в гильдии максимальна и приближается к половине, в северо-восточной части (стационар Кзыл-Капкан) и на северо-восточной окраине Волго-Уральских песков (стационар Байгазы) находится на среднем уровне, составляя около четверти от суммарной численности малых песчанок, тогда как на стационаре Новая Казанка и в песках Зауральной части области снижена до 0.18–0.194; минимальная доля ПП наблюдается в Рын-песках на северо-западе Волго-Уральских песков (стационар Урда, 0.108).

Таблица 80. Географическая изменчивость многолетней средней доли ПП в гильдии малых песчанок (по осеннему обилию)

ЛЭР	Территория стационара	Число лет наблюдений	Средняя доля ПП
Камыш-Самарский	Новая Казанка	38	0.178
Северо-Восточный песчаный	Кзыл-Капкан	40	0.274
Урдинский	Урда	40	0.108
Зауральный песчаный	Бийрюк-Тайсуган	17	0.192
Приуральный песчаный	Байгазы	35	0.231
Южный песчаный	Уштаган, Айбас	42	0.422

При этом соотношение численностей двух видов малых песчанок, как уже отмечалось, заметно колеблется по годам. Для севера Волго-Уральских песков (Семёнов с соавт., 1967) от 1939–1941 г. к 1942 г. отмечено катастрофическое снижение численности песчанок, особенно ПП, что авторы связывают с суровыми условиями зимы. Так, для южного песчаного района отмечена следующая динамика доли ПП в численности малых песчанок: 1937 г. – 0.602; 1940–0.455; 1941–0.685; 1942–0.20; 1943–0.114; 1945–0.619; 1948–0.779; 1949–0.379. Таким образом, за первые 5 сроков наблюдений доля ПП заметно упала, а затем вновь возросла. В 1963 г. на том же стационаре соотношение видов вновь стало близко к 1:1 (доля ПП равна 0.52), в 1965 г. 1.5 ТП:1ПП (0.333); в 1967 г. – 3.2:1 (0.239), 1968–29:1 (0.033), в 1969–17.1:1 (0.055). В Айбасе доля ПП ниже – в 1963 г. 0.5:1 (0.333), 1968 г. – то же, а в 1969 г. доля ПП возросла до 0.83:1 (0.546). Довольно высока была доля ПП в песках области и в 1981 г. (1.09 ТП:1ПП, доля ПП составила 0.478). С 1999 по 2002 гг. отмечена следующая динамика: 1999–5.31:1 (0.158), 2000–2.5:1 (0.286), 2001–3.3:1 (0.232), 2002–2.29:1 (0.436).

Таким образом, за годы наблюдений происходило как падение доли ПП в гильдии (от 1937 к 1943 г., от 1963 к 1969 г.), так и возрастание (от 1943 г. к 1963, от 1999 к 2002).

В зависимости от уровней численности меняется и размещение песчанок. Например, весной 1958 и 1959 г. на стационаре Байгазы было обследовано 17 островных участков мелкобугристых песков, из них ТП было пойманы в ловушки Геро на 13 чаглах при 3.6% попадания, а ПП – на 10 при 1.4% попадания. Соотношение ТП: ПП составило в среднем 2.55:1 (доля ПП равна 0.281), но на разных чаглах колебалась от 0:2 до 9:1. При этом на северо-востоке стационара отношение видов песчанок было 20.4 ТП:1ПП, на востоке и юго-востоке – от 9.7:1 до 16:1, а на юге и юго-западе – 3.2–3.6:1. Таким образом, по мере движения вглубь песков доля ПП возрастает. На стационаре Кзыл-Капкан, граничащем с территорией Байгазинского стационара, но расположенном ближе к центру песков, доля ПП составляет в среднем 0.274. Пик численности песчанок наблюдался в 1997 г., когда численность обоих видов достигала 16 экз./га, а доля ПП – 0.524. При этом ПП жили и в ашиках, а в год депрессии (1999) – только в песках. В центре пятна высокой численности максимальная плотность достигала 20 экз./га (точки Кужахмет, Екпинды), тогда как севернее – менее 5 экз./га.

Колебания в соотношении видов песчанок, наблюдавшиеся в 40-х гг. XX в., С.С Шварц (неопубликованный отчёт о работе в Джангалинском противочумном отделении за 1948 г.) объяснял изменением площади разбитых песков из-за разной интенсивности выпаса скота. Рост выпаса скота в песках в годы войны привёл к увеличению площади разбитых песков, что оказалось благоприятным для расселения ПП. Зоолог Уштаганского противочумного отделения В. Г. Попов в отчёте за 1947 г. приводит рассказы старожилов о том, что в начале XX в. в окрестностях Нового Уштагана «вся территория представляла разбитые бугристые пески с густыми зарослями высокого и пышного кияка (*Elimys quercinus*), доходившего до плеч всадника на лошади». Впоследствии с ростом населения и поголовья скота, а особен-

Таблица 81. Зависимость доли ПП в гильдии малых песчанок от погодных условий (в скобках – число данных). По области в целом, 1952–1989 гг

Годовая сумма осадков, мм	Среднегодовая температура, °С			
	4–5.5	5.6–7	7.1–8.5	8.6–10
401 и более	–	–	–	0.012(2)
251–400	0.015 (3)	0.118 (8)	0.223(9)	0.168 (3)
126–250	0.206 (3)	0.175 (20)	0.245 (46)	0.284 (32)
До 125	–	–	0.297 (3)	0.610 (2)

но в годы войны растительность была сильно разрежена и вытоптана, а площадь разбитых песков увеличилась. Эти данные, как будто бы, подтверждают соображения С. С. Шварца.

Однако последующие наблюдения, особенно высокая доля ПП в конце XX и начале XXI вв., когда повсеместно в пустынно-степной зоне сокращается поголовье скота и восстанавливается исходный растительный покров, при этом происходит и сокращение площади разбитых песков, не согласуются с вышеизложенными предположениями. В урочищах Екпинды, Кабан-Конор-Кудук, Сонакузь ПП предпочитали разбитые пески с поташником.

Скорее всего, изменения численности двух видов песчанок происходят асинхронно, численность видов зависит от разных кормовых растений и разных метеорологических условий. В связи с этим мы решили сопоставить долю ПП в разные годы и на разных участках со среднегодовыми показателями погоды в тех же условиях. Размещение данных по численности видов в климатическом поле области проведено по 131 данному (точко-лет) и представлено на рис. 107. Из него видно, что повышенная численность ПП наблюдается в годы, когда тепло сочетается с сухостью, тогда как ТП более холодоустойчива и влаголюбива.

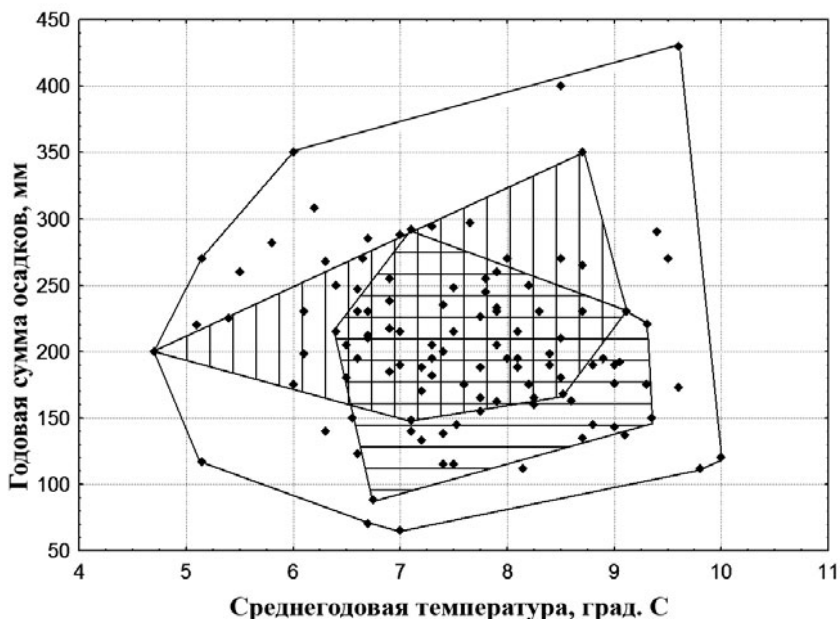


Рис. 107. Климатическое поле малых песчанок в Западно-Казахстанской области. Вертикальная штриховка – тамарисовая песчанка, горизонтальная – полуденная.

Для того, чтобы оценить, насколько достоверно это суждение, мы составили 16-клеточную таблицу (описание метода см. в главе о методах), где показана доля ПП в гильдии в зависимости от среднегодовых показателей температуры и количества осадков (табл. 81). Согласно этой таблице, доля ПП в составе гильдии малых песчанок во многом зависит от температуры и осадков: доля ПП тем выше, чем выше температура и меньше осадков. Затем имеющиеся материалы были использованы для дисперсионного анализа и оценки роли факторов «среднегодовая температура» и «годовое количество осадков» в колебаниях доли ПП в гильдии. Для этой цели из приведённых данных случайным образом была получена выборка из 22 данных, составивших равномерный двухфакторный комплекс. Были использованы следующие градации факторов: годовая сумма осадков: до 250 мм и 251 мм и выше; среднегодовая температура: 4–7°C и 7.1–10°C. Расчёт силы влияния каждого фактора в отдельности и их сочетания показал, что все организованные факторы на 75.1% определяют дисперсию доли ПП. При этом наиболее существенно – на 41% – влияет количество осадков, слабее – сочетание температуры и осадков – на 34.1%. Влияние температуры наиболее слабое – 12.6%, но также достоверно. В целом воздействие организованных факторов статистически достоверно при $F=10.5$ ($F_{st}=10.1$) при числе степеней свободы 1,3.

Таким образом, доля полуденных песчанок в гильдии достоверно (на три четверти) определяется влиянием погодных условий: чем жарче и суше, тем выше доля ПП. Остальная часть дисперсии определяется, скорее всего, предшествующими условиями численности и погоды, а также, возможно, другими географическими, кормовыми и прочими факторами.

7.3.2.3. Перекрытие экологических ниш

Разделение экологических ниш – важнейший фактор сосуществования животных. Понятно, что не может быть двух видов, использующих одинаковые экологические ниши. Чем выше сходство экологических ниш, тем теснее конкурентные отношения между видами. Оценка разделения экологических ниш проводится различными методами – географическими и эколого-географическими (сопоставление ареалов и кружева ареалов), экологическими – сравнение биотопического распределения, сезонной и суточной активностей, питания, размножения, поведения и др. Используются различные методы математической оценки степени перекрытия ниш двумя видами. Мы использовали информационный метод, предложенный для тушканчиков Г.И. Шенбротом (1986), дополнив его оценкой перекрытия ниш видов по комплексу показателей.

Вопрос рассматривался для тамарисковой и полуденной песчанок по нескольким аспектам: 1) **по биотопам** – $I_{в}$. Расчёты сделаны по данным весенних учётов численности. Для этого использовали следующие материалы: данные стационаров Байгазы 1940 и 1946 гг., 1958–1959 гг., Новый Уштаган 1945 и 1947 гг., Джангала (Жана-Казан) 1938, 1945, 1963 гг., Урда 1939, 1960, 1961 гг., южное Зауралье (пески Бийрюк-Тайсуган) 1940, 1963 гг. В эти годы данные по биотопическому размещению приводятся в отчётах наиболее регулярно. Как биотопы обычно рассматривали мелкобугристые, крупнобугристые пески и ашики, иногда добавляли другие местообитания, менее существенные. Пример расчётов показан в табл. 82. Показатель перекрытия ниш по биотопам у песчанок оказался максимальным на стационаре Новый Уштаган (0.855), меньше – на стационарах Байгазы и Жана-Казан (0.806–0.788), ещё меньше – на юге Зауралья (0.732), минимален – на стационаре Урда (0.448), в среднем 0.726. Эти данные связаны с численностью песчанок, и, прежде всего, полуденной. Показатель перекрытия ниш возрастает там, где доля полуденных песчанок в гильдии высока. 2) **по географическим районам** – $I_{д}$. Эти данные показаны в табл. 83. Из неё видно, что перекрытие ниш по географическим районам составляет 0.590, т.е. разделение территории по географическим районам происходит у малых песчанок успешнее, чем по биотопам.

Таблица 82. Пример расчёта перекрытия экологических ниш малых песчанок по биотопам

Стационар	Биотоп	Численность		p – частоты		d – разность частот
		ТП	ПП	ТП	ПП	
Новый Уштаган	Крупнобугристые пески	3.23	2.13	0.553	0.408	0.145
	Мелкобугристые пески	2.32	2.15	0.397	0.411	0.014
	Ашики	0.29	0.94	0.050	0.181	0.131
	Итого I_v					0.855

Таблица 83. Данные для расчёта перекрытия экологических ниш малых песчанок по территории (зверьков на га на разных стационарах)

Стационар	Численность		p		d
	ТП	ПП	ТП	ПП	
Байгазы	0,700	0,050	0,047	0,051	0,004
Новый Уштаган	1,934	2,160	0,131	0,220	0,089
Кзыл-Капкан	2,642	5,082	0,178	0,519	0,341
Урда	2,585	0,815	0,175	0,083	0,092
Новая Казанка	3,842	0,863	0,260	0,088	0,172
Бийрюк –Тайсуган	3,035	0,815	0,205	0,083	0,122
Итого I_d					0,590

7.4. ОЦЕНКА СОВМЕСТНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ МЕЛКИМИ МЛЕКОПИТАЮЩИМИ

7.4.1. Гильдия хомячков и хомячков

Эта гильдия включает мезофильную форму – обыкновенного хомяка, имеющего в области южную часть ареала, и двух более мелких хомячков – серого и Эверсмманна. Обыкновенный хомяк в области чаще встречается в антропогенных ландшафтах. Серый хомячок, приуроченный в Европейской России к степям и полупустыням, встречается повсюду, но предпочитает песчаную зону, где нередко оказывается единственным представителем гильдии. По итоговым данным вскрытий (общее число вскрытых за все рассматриваемые годы представителей гильдии 8288 экз.), в области преобладает хомячок Эверсмманна (48.99%), второе место занимает серый хомячок (34.66%); наиболее малочислен обыкновенный хомяк (16.38%). Наивысшая численность хомячков наблюдается, по-видимому, в Тайпакском и Джангалинском районах, где было добыто более 2000 зверьков, а также на юге Зауралья (более 1739 экз.).

Соотношение видов гильдии по территории области показано на рис. 108. Из него видно, что максимальное преобладание хомячка Эверсмманна наблюдается по р. Урал и на юго-востоке области, а в западной части его практически нет. Серый хомячок, напротив, чаще встречается на юго-западе, в Волго-Уральских песках, а также на севере области. Обыкновенный хомяк наибольшую роль в гильдии играет в северной половине области.

В 30–40-х гг. XX в. хомячок Эверсмманна нередко попадался в песках стационаров Урда, Новая Казанка, Новый Уштаган, но позже исчез оттуда. Этот вид обитает преимущественно в Зауральной части Западного Казахстана, а серый хомячок – в Приуральной. Однако говорить о том, что виды викарируют (Щепотьев, 1970), не приходится. Автор приводит 69 точек находок эверсмманнова и 25 – серого хомячков в междуречье Волга – Урал от северных границ Саратовской обл. до побережья Каспийского моря. При этом только в двух точках (п. Золотуха Красноярского района Астраханской обл. и Новый Уштаган на севере Гурьевской обл.) автор обнаружил совместное обитание обоих видов. По-видимому, прав

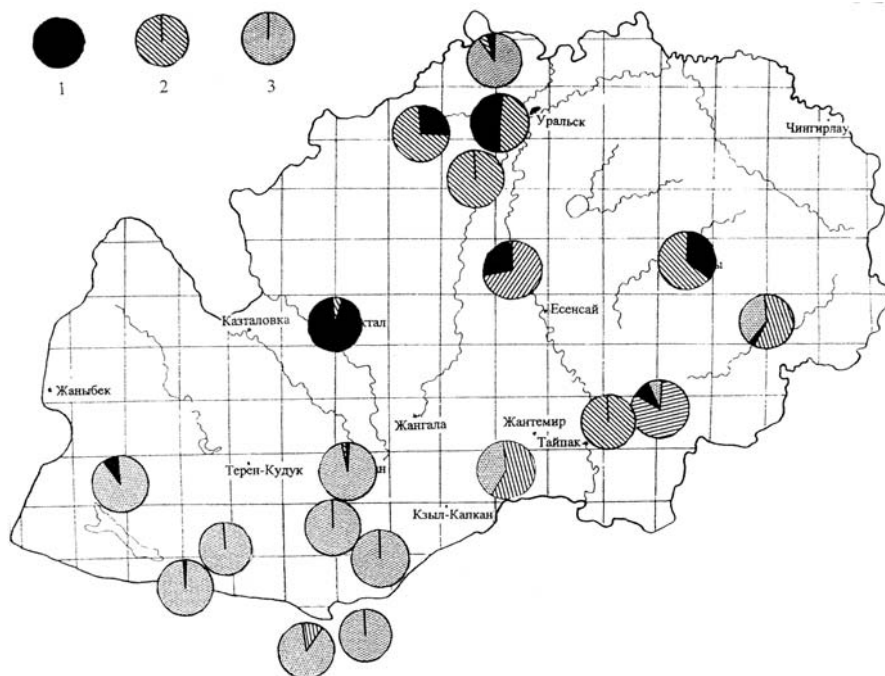


Рис. 108. Соотношение видов хомяков и хомячков в Западно-Казахстанской области. 1 – обыкновенный хомяк; 2 – хомячок Эверсманны; 3 – серый хомячок

тот же автор (Щепотьев, 1975), говоря об изменениях во времени границ ареалов мелких хомячков в Волго-Уральских песках, приведших к тому, что в настоящее время хомячок Эверсманны из песков исчез. Расчёт по карте количества квадратов с обитанием хомячков и хомячка (по данным УПЧС) по методу расчёта коэффициента ассоциации (тетрахорического показателя связи), включая поимки 30–40х гг., не показывает, что виды активно избегают друг друга (табл. 84).

Различия в территориальном размещении серого и эверсманнова хомячков статистически недостоверны. Обыкновенный хомяк редок, чаще встречается на северо-западе области и практически не играет заметной роли в гильдии. Для обыкновенного хомяка и хомячка Эверсманны в пределах района работ выявлена достоверная положительная связь по территории. В Центральном Казахстане хомячок Эверсманны заселяет не степь, а полупустынные полынно-солянковые ассоциации в понижениях рельефа, тогда как серый хомячок обитает в чивёвниках вдоль берегов рек, зарослях биюргуна и житняка в щебнистой злаково-полынной степи на холмах (Залесский с соавт., 1980).

Таким образом, можно сделать общий вывод, что мелкие хомячки обитают на разных территориях и в своём распространении не связаны друг с другом, тогда как в Западном

Таблица 84. Связь в гильдии хомячков по территории (тетрахорический показатель связи по встречам видов в квадратах сетки)*

виды	серый	Эверсманны	обыкновенный
серый	-	0.0008	-0.0252
Эверсманны		-	0.264
обыкновенный			-

*) жирным шрифтом выделены данные с достоверностью $p < 0.05$

Казахстане для обыкновенного хомяка и эверсманнова хомячка выявлена тенденция к совместному обитанию; возможно, это связано с характерным для обоих видов тяготением к антропогенным биотопам (посевы, огороды, плантации).

7.4.2. Гильдия степных полёвок

Для этой гильдии характерны резкие колебания численности; соотношение видов в ней представлено на рис. 109. Среди степных полёвок степная пеструшка и общественная полёвка практически не обнаруживаются постоянно или редки на территории работ, в отличие от обыкновенных полёвок, которые являются наиболее постоянными обитателями всех ландшафтов, несмотря на колебания численности. По всей вероятности, виды-двойники обыкновенная и восточноевропейская полёвки в Западно-Казахстанской области делят местообитания, как то наблюдается на юге России (Тихонов с соавт., 2005а; Окулова с соавт., 2008), когда первый вид в большей степени занимает плакорные открытые местообитания и сухие, но заросшие травой понижения, а второй вид больше приурочен к сырým и антропогенно изменённым местообитаниям. В пики численности оба вида могут широко расселяться по территории. Степные полёвки на территории работ становятся заметными только в отдельные, особо благоприятные для них годы.

Экологические предпочтения трёх видов полёвок показаны на рис. 110. Для дополнения данных по общественной полёвке использованы материалы за несколько лет по Чёрным землям Калмыкии. Кроме того, данные по градациям численности этой полёвки в районе стационара Джаныбек взяты из работы Л.Г. Динесмана (1960). Из рис. 110 видно, что экологические ниши разделяются зверьками достаточно чётко: общественная полёвка более теплолюбива, чем обыкновенные полёвки, и более сухолюбива, чем степная пеструшка. Использование 16-клеточных таблиц позволяет заключить, что экологическая зона оптимума (где численность бывает максимальной) лежит для степной пеструшки в области среднегодовых температур $5.6-7^{\circ}\text{C}$ и годовой суммы осадков $251-400$ мм, для обыкновенных полёвок – в области тех же условий увлажнения, но при температурах $7.1-8.5^{\circ}\text{C}$, тогда как

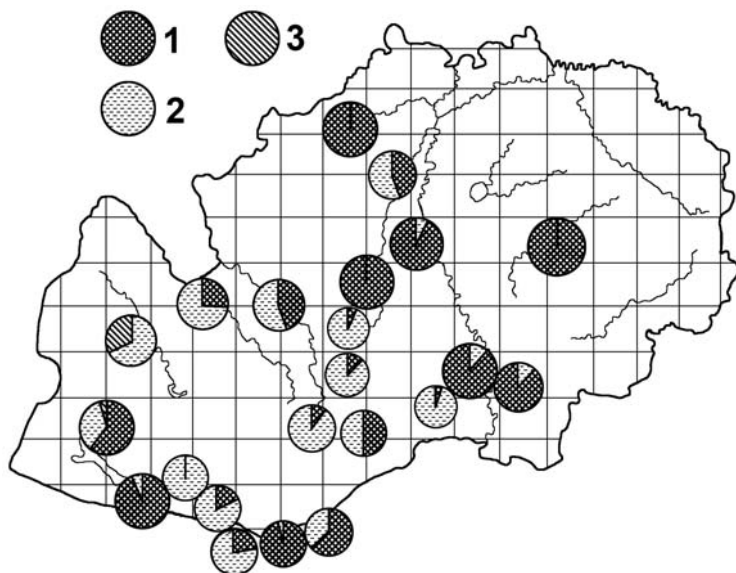


Рис. 109. Соотношение видов степных полёвок в Западно-Казахстанской области. 1 – обыкновенные полёвки; 2 – степная пеструшка; 3 – общественная полёвка

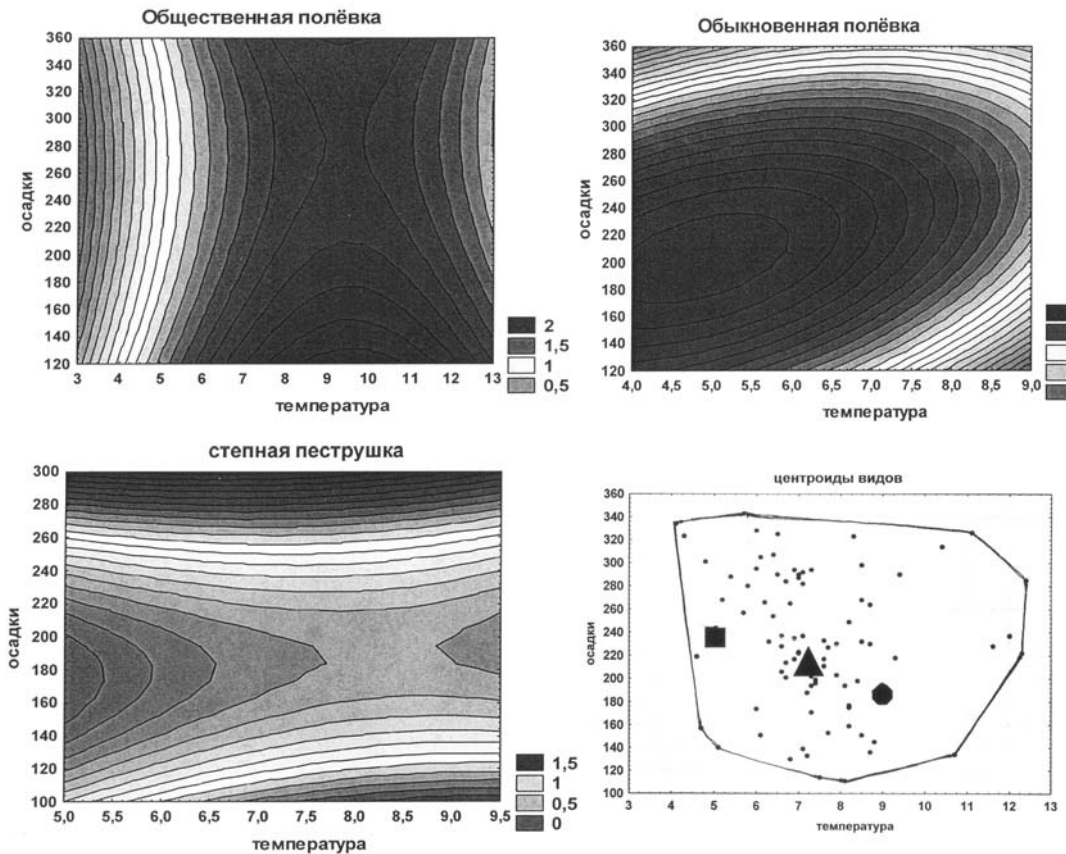


Рис. 110. Климатическое поле степных полевков. Цифры на шкале обозначают балльную оценку обилия вида. Расположение центроидов оптимума видов: квадрат – степная пеструшка, треугольник – обыкновенная, круг – общественная полевка.

общественная полевка предпочитает более жаркие и сухие условия (8.6–10°C и до 125 мм в год). Отметим, что в Армении обыкновенная полевка (вид-двойник неизвестен) по сравнению с общественной полевкой, по данным опытов в термо-градиент приборе также предпочитала значительно более прохладные температуры весной, летом и осенью (по зиме данных нет, Папанян, 1963).

Предпочтение лет по типам абиотических условий рассмотрено в разделе о климатических аспектах фауны. Там отмечено, что и в песках, и в глинистой полупустыне обыкновенные полевки занимают наибольшую долю в населении мелких зверьков в прохладные годы: в песках сухие (II типа), в глинистой полупустыне – влажные (IV), а также во влажные жаркие годы (V). Максимальная доля степной пеструшки наблюдалась в песках в жаркие сухие годы I типа и во влажные жаркие (V типа), а в глинистой полупустыне – в те же влажные жаркие годы V типа. Те же годы V, реже максимально жаркие и влажные годы III типа предпочитает общественная полевка.

Пики численности степных полевков наблюдаются в особых условиях, при повторении благоприятных лет, как отмечают Л. Г. Динесман (1960) и А. В. Быков (Линдеман с соавт., 2005). Это связано, по-видимому, с необходимостью вывода численности от крайне низкого уровня до уровня, с которого начинается резкое его возрастание.

По-видимому, зверьки разделяют экологические ниши также по питанию, по местообитаниям, по стратегии размножения и выживания. Взаимосвязи численностей степных полев-

Таблица 85. Взаимосвязи годовых показателей численности степных полёвок друг с другом (n=22). Используются показатели численности полёвок в баллах обилия по области в целом.

Виды	Общественная полёвка			Степная пеструшка			Обыкновенная полёвка		
	r_{sp}	t	p	r_{sp}	t	p	r_{sp}	t	p
Общественная полёвка	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Степная пеструшка	-0.434	2.15	0.044	-	-	-	-	-	-
Обыкновенная полёвка	н	н	н	0.559	3.01	0.007	-	-	-
Все полёвки	н	н	н	0.660	3,93	0.0008	0.786	5.69	0.00001

н – недостоверно

ок друг с другом показаны в табл. 85. Из нее видно, что численности степной пеструшки и общественной полёвки находятся в отрицательной обратной связи – чем больше одного вида, тем меньше другого. Это можно связать как с разными экологическими предпочтениями (общественная полёвка более сухо- и теплолюбива, чем другие полёвки), так и с конкуренцией за пищу и территорию, т.к. оба вида в годы пиков численности испытывают дефицит и пищи (выедают растительность), и территории (практически вся территория оказывается изрытой норами). Обыкновенные полёвки и степные пеструшки увеличивают численность довольно синхронно, поскольку оба вида в данных условиях испытывают дефицит влаги. Разделение экологических ниш между этими видами идёт, вероятно, в наибольшей степени по территории: пеструшки приурочены больше к кромке песков и пескам, а обыкновенная полёвка – к глинистой полупустыне и пойменным участкам.

7.4.3. Гильдия мышей

Номинально в области отмечено 5 видов мышей. Три из них крайне редки: мышь-малютка населяет высокотравные участки влажных местообитаний (заросли тростника, камыша), а полевая мышь встречалась до середины XX в. в основном в антропогенно изменённых местообитаниях (поля, бахчи, огороды), а также в увлажнённых биотопах; желтогорлая мышь изредка попадает на северо-востоке в лесных биотопах. Непосредственно контактируют друг с другом в гильдии два вида мышей – домовая и малая лесная. Домовая мышь, в силу уже упоминавшихся ранее малых размеров и способности выживать на низком уровне численности, а также благодаря синантропии оказалась среди мышевидных грызунов наиболее приспособленной к обитанию на огромных пространствах малокормной глинистой полупустыни, наращивая численность лишь в более благоприятные сезоны и годы. Во влажных и сухих понижениях, зарослях бурьяна, солянок в пустыне домовая мышь встречается с малой лесной мышью. Во влажных местообитаниях лесные мыши, наряду с обыкновенной полёвкой нередко оказываются более многочисленными, чем домовые мыши, преобладающие в остальных местообитаниях и ландшафтах. Домовая и малая лесная мыши, будучи симпатричными в пределах территории работ, безусловно, разделяют экологические ниши по местообитаниям, как было показано в разделе о населении биотопов, по экологическим требованиям и по годам с разным сочетанием абиотических условий.

Разделение экологических ниш у мышей происходит и по аспектам разных лет, когда разные экологические требования позволяют одним видам хорошо выживать в одних погодных условиях, а другим видам – в других. К.С. Ходашова (1960) наблюдала, что в засушливом 1950 г. на плакорных территориях запада Западно-Казахстанской области встречалась только домовая мышь, да и то единично. В более влажном 1951 г. численность её местами возросла. Осенью очень влажного 1952 г. домовых мышей стало очень много,

особенно в антропогенных биотопах. В этом же году в лесополосах пос. Джаныбек появилась полевая мышь. Она продолжала ловиться по берегам р. Хары вместе с малой лесной мышью и в 1953 г. (7,3 – полевая и 4 на 100 лс – лесная мышь). В конце 1953 и в 1954 г. все мыши, кроме домовая вновь исчезли. Аналогичным образом А. Г. Воронов (1964) изучал степных полёвок в подзоне южных степей Кустанайской области в Наурзумском заповеднике в 1944–1947 гг. Он отмечает, что в сухие годы там господствовала степная пеструшка, тогда как обыкновенной полёвки становилось заметно больше во влажные годы.

Доля видов в годы с разными типами абиотических условий рассмотрена подробно в разделе «Климатические аспекты фауны» (см. далее ч. 1). Там показано, что в песках максимальная доля домовая мыши в населении мелких зверьков наблюдается в прохладные и довольно сухие годы II типа, а лесной – в прохладные и влажные, или умеренно влажные годы IV и V типов. В глинистой полупустыне максимальная доля домовая мыши среди мелких зверьков наблюдается в прохладные и влажные годы IV типа, а малой лесной мыши – в годы максимально влажные и жаркие (III). Видимо, это связано с тем, что в жаркие и влажные годы в поймах и понижениях продуктивность растительности максимальна. По всей вероятности, эти виды различаются и стратегией размножения.

Таким образом, для многолетней динамики численности домовая мыши наиболее существенной оказывается прохладная температура, для малой лесной – влажность года. Сравнение долей вида в населении зверьков по 16-клеточной таблице и в климатическом поле области показало, что лесная мышь более холодо- и влаголюбива, чем домовая. Однако при более подробном рассмотрении численностей видов в климатическом поле области (рис. 111) оказалось, что климатические предпочтения домовая и малой лесной мышей в Западном Казахстане в общем сходны – и тот и другой вид имеют центростроид оптимума при $+6 + 6.2^{\circ}\text{C}$ и 200–260 мм осадков. Для полевой мыши мы имеем картину климатического поля для Центрального Черноземья (Окулова с соавт., 2010), там центростроид оптимальных условий составляет $+6 + 6.3^{\circ}\text{C}$ и 450 мм осадков, т.е. полевая мышь предпочитает гораздо более влажные условия. Различаясь не очень резко по экологическим предпочтениям, домовая и лесная мыши заметно разделяют биотопы и территории обитания с разным уровнем численности; выше было показано, что домовая мышь господствует в аридных ландшафтах, и это доминирование возрастает с ростом аридности, тогда как лесная мышь наиболее многочисленна в наиболее увлажнённых биотопах и на северных территориях области.

Обычно представители гильдии мышей разделяют между собой биотопы и избегают конкуренции. Примеров тому множество. Например, С. А. Шилова с соавт. (1994) для Ростовской области сообщают, что домовые мыши обитают там исключительно в антропогенных биотопах (постройки), желтогорлая мышь приурочена к байрачным дубовым лесам, а малая лесная – к степи. В отдельные годы и в отдельных местообитаниях имеют место конкурентные взаимоотношения. Летом 1950 г. в окрестностях Джаныбека (Западный Казахстан) малая лесная мышь встречалась на лесополосах 36-летнего возраста в числе 1–2 на 100 лс и в пойменном лесу (3), а более всего – 25 на 100 лс – в дубово-лоховых 30-летних лесополосах. Домовая мышь встречалась и в других лесополосах (12 и 14-летнего возраста) и там, где не было лесных мышей и там, где их было немного. При этом малая лесная мышь была приурочена к местам с высоким урожаем дуба (137 желудей на 1 кв. м) и других деревьев, т.е. лесная мышь вытеснила домовую из кормных мест (Ходашова, 1960). Впрочем, желуди с их плотной кожурой, возможно, не являются особо привлекательной пищей для слабых зубов домовая мыши. То же отмечает для Джаныбекского стационара Г. В. Линдеман с соавт. (2005), когда в молодых посадках преобладали домовые мыши, а по мере взросления лесных насаждений малая лесная мышь всё более вытесняла их и становилась доминантом. В Предкавказье (Ставропольский край) М. П. Тарасов (1989), наблюдая в 1971–1984 гг. эти виды в лесополосах, отметил, что численность их шла в противофазе (в годы пика одного вида другой был в минимуме). В горах Дагестана домовая мышь также конкурирует с малой лесной мышью. Домовая мышь придерживается там полей, тогда как малая лесная встречается в экотонах (межевые склоны) и в фоновых природных биотопах, которые домовая мышь избегает (Омаров, Магомедов, 2007).

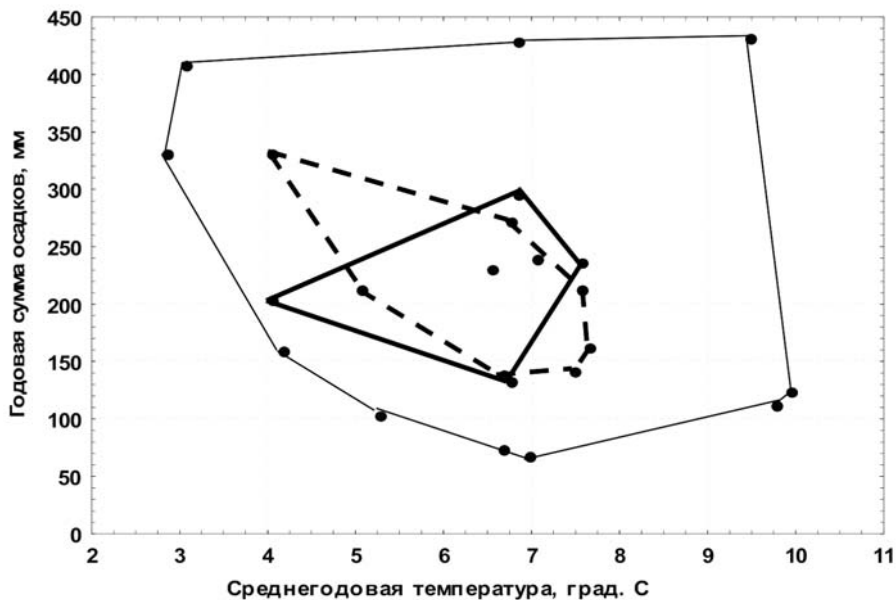


Рис. 111. Климатические поля домового мыши (сплошная толстая линия) и малой лесной мыши (пунктир) в климатическом поле Западно-Казахстанской области (тонкая линия)

7.5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ 7

Рассмотрена территориальная структура гильдий млекопитающих на примерах наземных беличьих, тушканчиков, песчанок, хомяков и хомячков, степных полёвок и мышей. Суслики разделяют территориальные ресурсы и по биотопам, и по распространению, избегая друг друга. Тушканчики, как правило, не столь активно конкурируют за территорию (из 13 сравниваемых пар видов только три активно избегают друг друга). Перекрывание территориальных экологических ниш у них обычно среднее (0.4 – 0.5).

У песчанок взаимоотношения видов в гильдии рассмотрено для двух видов (тамарисковой и полуденной) в Волго-Уральских песках. Перекрывание территориальных экологических ниш здесь больше, чем у тушканчиков, как по биотопам (0.85), так и по распространению на территории стационаров (0.55). Показано, что преобладание одного вида над другим тесно связано с абиотическими условиями местности и года; полуденная песчанка преобладает в более жарких и сухих условиях.

Теснота территориальных связей в гильдии хомяковых незначительна: достоверная положительная связь получена только для пары «хомячок Эверсмана – обыкновенный хомяк» (0.264), что объясняется, скорее всего, тяготением обоих видов к посевам и плантациям. В гильдии степных полёвок у степной пеструшки и обыкновенной полёвки численность меняется в целом синхронно со всеми полёвками, но у степной пеструшки есть в распространении отрицательная связь с общественной полёвкой. В гильдии мышей имеет место чёткое разделение экологических ниш по биотопам, климатическим предпочтениям и, вероятно, по питанию.

Таким образом, почти во всех случаях в пределах гильдий наблюдаются определённые межвидовые отношения, более напряжённые – в гильдиях песчанок, сусликов, полёвок, более слабые – у тушканчиков, а также в группе хомяков и хомячков.

Это связано с тем, что разделение экологических ниш происходит целостно, сразу по всем направлениям, включая территориальные, временные, пищевые, поведенческие и прочие отношения.

8. ТЕРРИТОРИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА И ДИНАМИКА АРЕАЛОВ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

8.1. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ВИДА И ЕГО ПОПУЛЯЦИЙ

Виды и их отдельные популяции, размещаясь в пределах ареала, занимают не случайные, но максимально благоприятные для них в данных условиях участки, из чего образуется определённая структура ареала. Структуру ареала вида, представленного на территории работ отдельными популяциями, рассмотрим на примере малого суслика.

Пространственную структуру поселений малого суслика в междуречье Волга-Урал на западе Казахстана изучал Г. А. Медзыховский (1993). Им создана среднемасштабная карта численности малого суслика, составленная по методике Е. В. Ротшильда (1974) на площади 53,6 тысяч кв. км в масштабе 1: 100 000 (рис. 112). Для более детального изучения использования территории зверьком были избраны ключевые участки площадью в 25 га. Определив по методу С. Н. Варшавского (1962) возраст поселений малого суслика, автор установил, что **очень старые поселения** зверька приурочены к западной части области, в районе Джаныбекского поднятия, а также у южной границы полупустыни, в средней части Урало-Кушумского междуречья и, частично, на возвышенной водораздельной равнине Большого Узеня и Балыктинских разливов. Они составляют около 17% всех поселений и характеризуются максимальными размерами курганчиков. Основную массу – 64% поселений малого суслика в области составляют **старые поселения**, они размещаются на обширных пространствах водораздельных равнин, в полынно-злаково-типчаковой и пустынной степях и в глинистой черно-пыльной полупустыне. Наиболее молодые для этих мест **средневозрастные поселения** в основном приурочены к Чижинско-Балыктинскому водоразделу и пойменным лима-

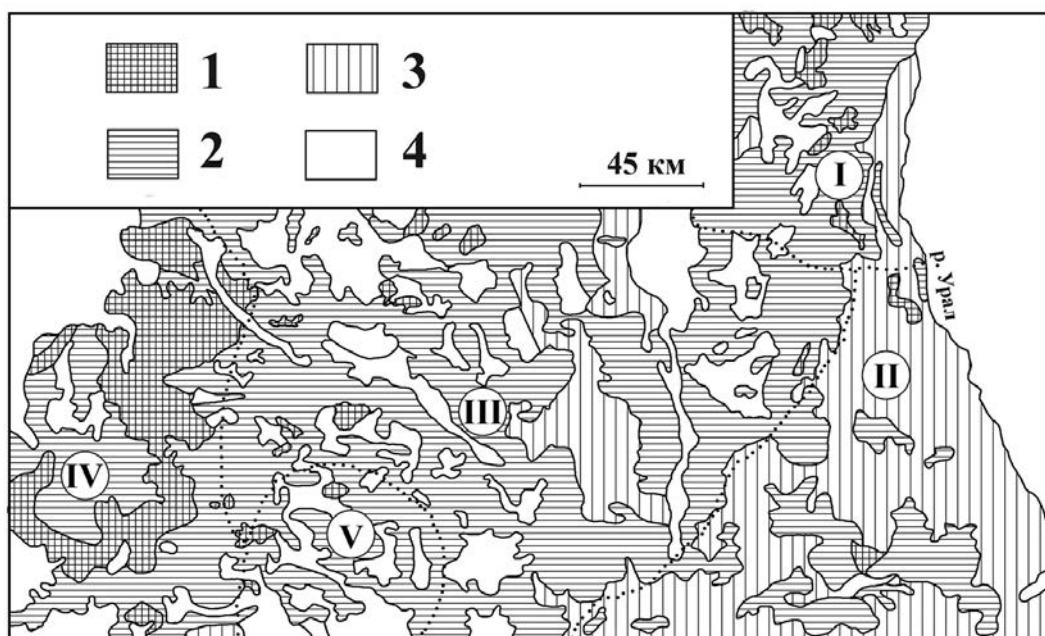


Рис. 112. Поселения малого суслика в глинистой полупустыне Волго-Уральского междуречья. Участки ареала: I – Тельновский; II – Урало-Кушумский; III – Центральный; IV – Джаныбекский; V – Арал-Соровский. Плотность курганчиков на га: 1–43 и более; 2–15–42; 3–6 – 14; 4 – от 0 до 5. (Медзыховский, 1993).

Таблица 86. Характеристика поселений малого суслика в Волго-Уральском междуречье (по Г. А. Медзыховскому, 1993)

Район ареала	Га учё- тов	Процент площади, занятой поселениями с плотностью				Процент незаселённой территории	Среднее количество курганчиков в поселениях с плотностью			
		Высокой*	средней	низкой	Очень низкой		высокой	средней	низкой	Очень низкой
Тельновский	494	20.2	51.8	9.7	6.3	11.9	52.7	28	10.8	3.5
Урало-Кушумское междуречье	1370	1.1	29.8	50	17	2	49.1	21.3	10.2	3.4
Центральный полупуст. р-н	1827	4	58.6	28.7	5.3	3.3	50.2	22.6	10.7	3.4
Арал-Соровский	408	14.9	60	17.6	4.9	2.7	51.5	25.8	10	3.7
Джаныбекский	958	33.7	55.8	8.9	0.9	0.7	51.4	27.7	10.2	3.5

* – высокая – 21 и более экз./га, средняя – 11-20 экз./га, низкая – 10 менее экз./га

нам бессточных рек, т.е. к понижениям рельефа, их доля составляет менее 19%. Эти территории долго были залиты водами древнехвалынского моря и осушились позже других территорий.

В глинистой полупустыне поселения малого суслика носят сплошной, равномерный характер на протяжении десятков и сотен км. От песков на юге к Общему Сырту плотность малого суслика нарастает от 3–5 до 150 экз./га. Однако из-за пестроты почвенно-растительных комплексов характер размещения зверьков мозаичен. Остаются незаселёнными лиманы, крупные массивы пахотных земель, на юге – соровые депрессии. Всю территорию ареала малого суслика в Волго-Уральском междуречье в пределах изучаемой области Г. А. Медзыховский разделил на пять участков (рис. 112 и табл. 86).

Из табл. 86 видно, что наибольшая численность характерна для Джаныбекского района, где доля заселённой площади максимальна, также как доля территории с высокой и средней плотностью, при максимальном количестве курганчиков в поселениях и с высокой, и со средней плотностью. По количественным показателям к этой территории близок Тельновский участок ареала, хотя процент незаселённой площади здесь больше, а процент площади, занятой поселениями высокой плотности, заметно снижен. Плотность населения малого суслика на Тельновском участке ареала составляет в среднем 20.63 экз./га при заселённости курганчиков 82.9%. В Центральном полупустынном участке ареала нарастает доля площадей со средней и низкой плотностью сусликов. Урало-Кушумское междуречье отличается наименьшим процентом площади, занятой поселениями с высокой и средней плотностью, но максимальной площадью территорий с низкой и очень низкой плотностью. Среднее количество курганчиков в участках с высокой плотностью здесь снижено.

Соответственно, различаются и типы поселений сусликов. Так, на Тельновском и Джаныбекском участках ареала, отличающихся максимальной плотностью населения малых сусликов, преобладают сплошные поселения кружевного типа (рис. 113), есть и мелкоостровные поселения. На Арал-Соровском участке также преобладают кружевные поселения, по краям соров и оврагов – ленточные, реже – островные. В двух остальных участках, где плотность сусликов ниже, преобладают поселения островного типа (рис. 113).

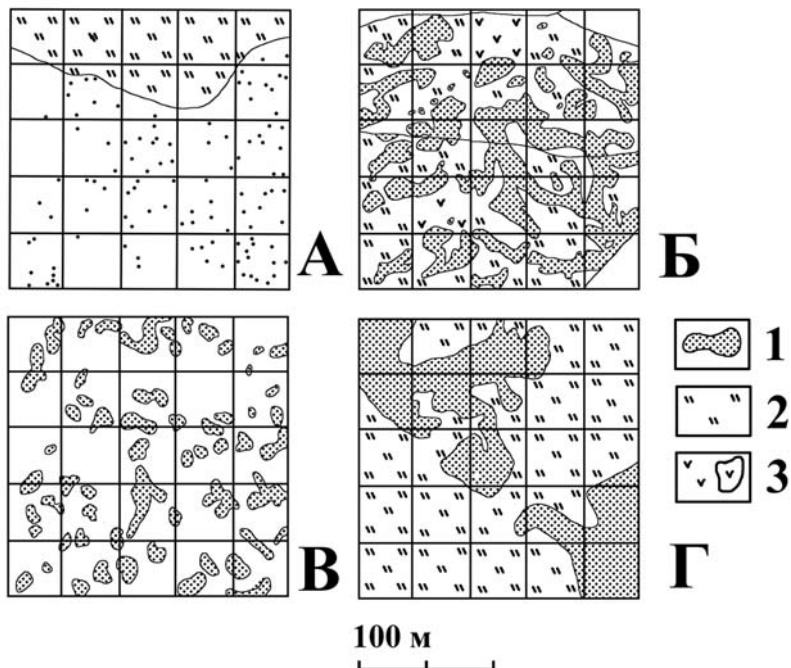


Рис. 113. Типы поселений малого суслика: А – фрагмент поселений равномерно-диффузного типа (урочище Бугуть); Б – фрагмент поселений мелкоостровного типа (уроч. Малый Мортук); В – фрагмент поселений кружевного типа (окрестности хутора Культюшнов); Г – фрагмент поселений островного типа (окр. хутора Забродин). 1 – курганчики; 2 – злаковые понижения; 3 – кусты и куртины таволги (из: Медзыховский, 1993).

8.2. ИЗМЕНЕНИЯ «КРУЖЕВА» АРЕАЛОВ

«Кружево ареала» – подвижная картина размещения пятен высокой, средней и низкой плотности населения вида на территории, занятой его популяциями – меняется во времени с изменением численности животных и на периферии ареала оно является основой, которая формирует границу распространения при отсутствии внешних преград.

Динамика кружева ареалов сильно зависит как от условий отдельных лет, так и от долговременных воздействий. Пример тому – постепенное, в течение 20 лет исчезновение малого суслика из песчаной части Волго-Уральского междуречья (рис. 114), расселение и рост численности малого суслика в первой половине XX в. до 50–70-х гг., связанные с трендом климатических условий и одновременным развитием овцеводства на юге Европейской России и в Западном Казахстане (рис. 115). Годовые изменения численности – первый, исходный фактор изменения кружева ареала. Так, на рис. 116–118 показаны изменения по годам кружева поселений на отдельных участках ареала для малых песчанок и малого суслика. Сезонные изменения условий порождают сезонные изменения кружева ареалов (миграции сайгаков, сезонные перемещения и изменения численности по станциям и микроучасткам у сусликов, песчанок, мышевидных грызунов).

В периоды и на участках ареалов, когда наблюдается постоянство или положительные тренды количества ресурсов, всё большая часть территории оказывается занятой стабильными поселениями зверьков (например, степная пеструшка в 50-х гг. XX столетия в некоторых ландшафтах Акмолинской области); колебания численности хотя и имеют место, но исчезновения зверьков не наблюдается, константность вида велика, образуются многолетние поселения зверьков. Скорость смещения «кружева» на отдель-

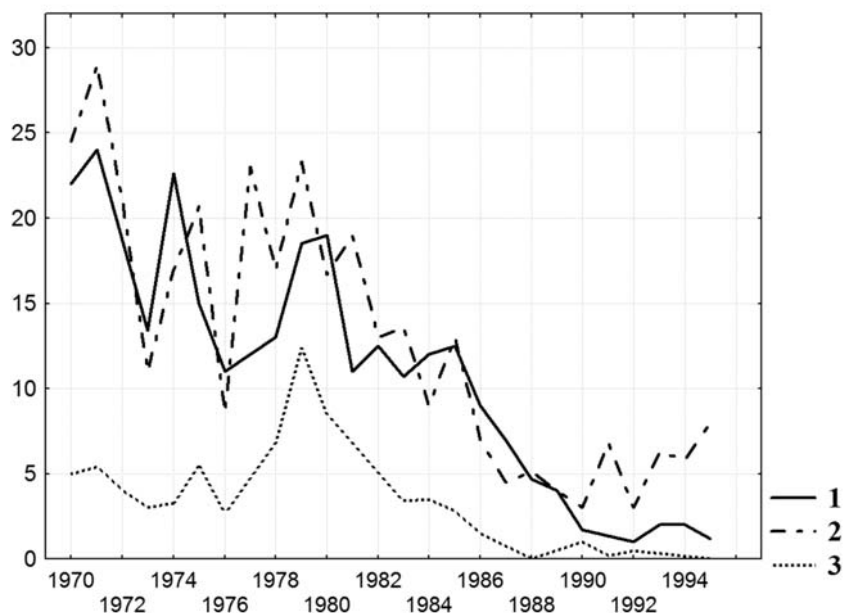


Рис. 114. Исчезновение малого суслика из песков. Стационары: 1 – Новая Казанка; 2 – Кисык-Камыш; 3 – Кзыл-Капкан

ных участках ареалов была рассмотрена для ряда грызунов по материалам Уральской противочумной станции за 1938–2007 гг.: на примере малых песчанок (тамарисковой и полуденной), малого суслика и некоторых полёвок на западе Казахстана. На двух стационарах было проведено картирование поселений малых песчанок в течение 5–10

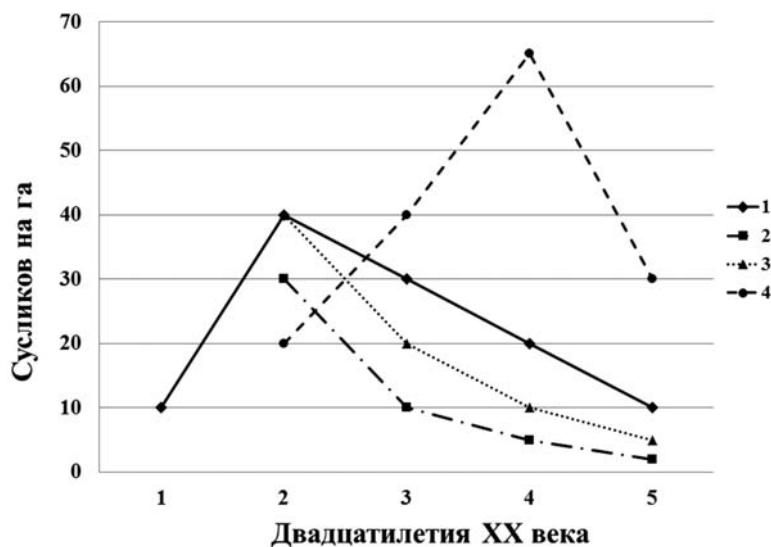


Рис. 115. Снижение численности малого суслика в различных частях ареала по двадцатилетиям

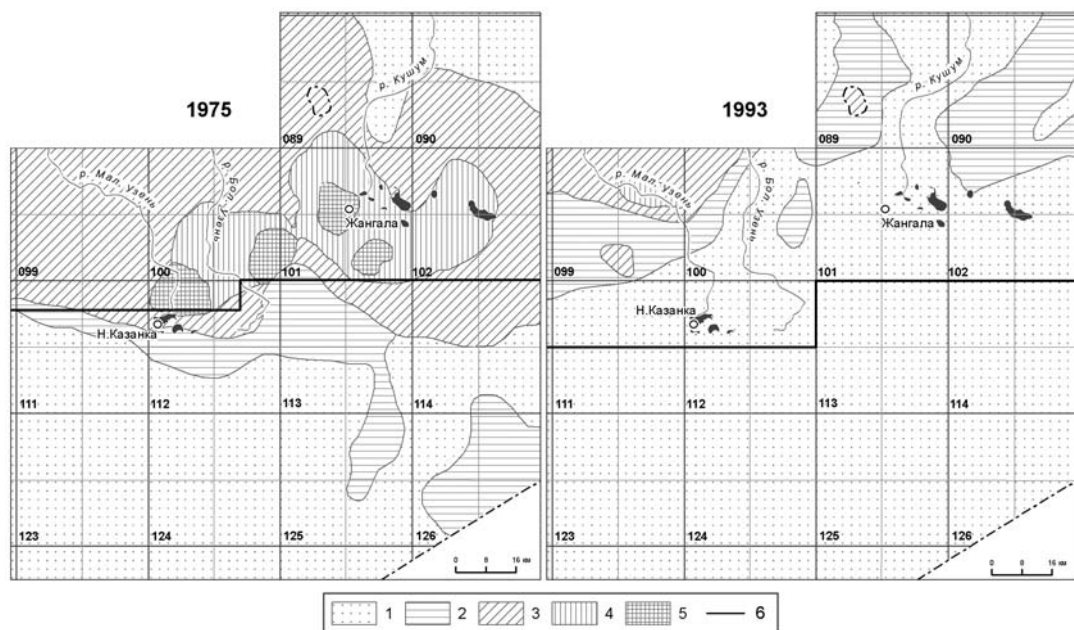


Рис. 116. «Кружево» ареала малого суслика при разных уровнях численности. Стац. Новая Казанка. 1 – сусликов нет; 2 – до 5 экз./га; 3 – 5,1–10; 4 – 10,1–15; 5 – 15,1 и более. 6 – условная граница песков и глинистой полупустыни

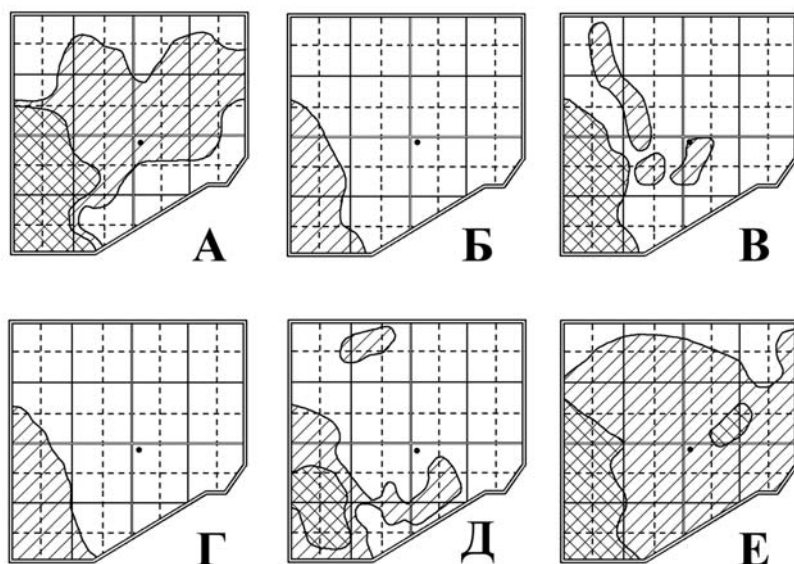


Рис. 117. «Кружево» ареала малых песчанок при разных уровнях численности. Стац. Кзыл-Кипкан; А – осень 1988 г. (средняя плотность 9,2 экз./га); Б – весна 1989 г. (3,7); В – осень 1989 г. (8,2); Г – весна 1991 г. (3,4); Д – весна 1992 г. (6,4); Е – осень 1992 г. (6,8); без штриховки – до 5 экз./га; косая штриховка – 5,1–10 экз./га; одинарная штриховка – 5,1–10 экз./га; двойная штриховка – более 10 экз./га

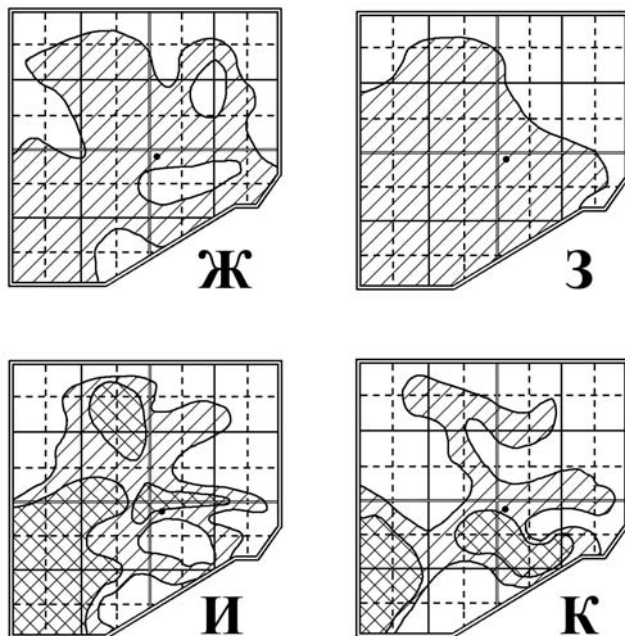


Рис. 118. «Кружево» ареала малых песчанок при разных уровнях численности. Стац. Кзыл-Капкан. Ж – весна 1996 г. (средняя плотность – 3 экз./га); З – весна 1997 г. (4,5); И – осень 1997 г. (16,5); К – весна 1998 г. (4,5); прочие обозначения см. рис. 117.

сезонов (1988–1998 гг.) и малого суслика – в течение 3–5 лет (1987–2007 гг.). Численность песчанок составляла 6–7 экз./га, при этом на стационаре Кзыл-Капкан в Волго-Уральских песках три четверти населения составляли тамарисковые, а четверть – полуденные песчанки, тогда как на стационаре Райгородок на юго-востоке области – почти целиком тамарисковые песчанки. Малого суслика учитывали в Зауралье, при численности 3–13, в среднем 6–7 экз./га. Объём материала составил в сумме для песчанок 15 сезонов (весна-осень) и 10 000 кв.км, для малого суслика – 8 лет и 15 000 кв. км. Рассчитывали изменение размеров площади, занятой участками с высокой (более 10 экз./га), средней (5–10) и низкой (до 5) плотностью зверьков. Картины изменения во времени «кружева» на данных участках ареалов видов показаны на табл. 87 и 88.

Чем выше плотность, тем большее число квадратов занято плотными поселениями зверьков. Уподобив каждое пятно кругу, можно установить расстояние УР (условный радиус) от центра до края пятна, характеризующее скорость «расползания» или сокращения его площади за отрезок времени по формуле $УР = \sqrt{S/\pi}$, где S – площадь пятна, а $\pi=3.1416$. Установлено, что размеры пятен с поселениями малых песчанок высокой и средней плотности изменяются со скоростью 590–2600 кв.км при $УР=14–29$ км за сезон или год, у малого суслика – в среднем 5070 кв.км в год ($УР=40$ км), а за два года смещение составляет 1800 кв.км при $УР=24$ км. Поскольку год от года эти смещения обычно происходят не направленно, то пятна повышенной (или пониженной) численности в итоге сохраняются приблизительно на одном и том же месте, оставаясь приуроченными к особо благоприятным (неблагоприятным) участкам в пределах ареала.

При направленном изменении условий в сторону улучшения возникают предпосылки для разрастания (расползания) пятен высокой плотности, в том числе и в сторону границы ареала, если этот процесс имеет место на краю ареала, а затем, примерно с той же скоростью идёт и далее этой границы. Сложности освоения новой территории (отсутствие знакомства с местностью, отсутствие нор и троп, новый рельеф и грунт и т.д.) замедляют

Таблица 87. Изменение во времени площади пятен с разной плотностью населения малых песчанок на стационаре Кзыл-Капкан (северо-восток Волго-Уральских песков)

Год	сезон	Средняя плотность, экз./га	Число квадратов местности по 105 кв. км с плотностью песчанок, экз./га		
			До 5	5–10	10–20
1988	осень	9.2	22	23	22
1989	Весна	3.7	47.5	8.5	-
	осень	8.2	39.5	7	9.5
1991	весна	3.4	47	9	-
1992	Весна	6.4	43	9	4
	осень	6.8	8.5	37	10.5
1996	весна	3.8	24	32	-
1997	осень	20	-	21	35
1998	весна	5.5	30	18	8
	осень	5.8	27	16	13

Таблица 88. Изменение во времени площади пятен с разной плотностью населения малых сусликов в Западно-Казахстанской области и её окрестностях, весенние учёты

Год	Средняя плотность, экз./га	Число квадратов местности по 400 кв. км с плотностью сусликов, экз./га			
		До 3	3–5	5–10	10 и более
Стационар Райгородок (юго-восток Западно-Казахстанской и северо-восток Гурьевской обл.)					
1987	5.5	-	13.5	21	3
1988	нд	7	16	10	3
1990	7.8	-	16	18	3
1991	7.8	7	4	23.5	2.5
1992	9.2	3	12	22	-
Стационар Джамбейта					
2003	13	5.5	4	8.75	5.25
2005	7.6	8	5	5	5.5
2007	10.3	5.5	5.5	7.8	5.2

скорость расселения на новой территории. Подобные расширения ареала могут быть кратковременными, типа пульсации, когда на несколько (3–5 или более) лет вид появляется на территории, а затем опять исчезает, и вновь появляется на той же территории через определённый промежуток времени. Иногда же имеют место направленные расширения ареала, связанные с долговременным пребыванием на территории, формированием стойких поселений и популяций со своими местными особенностями. Аналогичные изменения, но в противоположном направлении, могут иметь место при ухудшении условий на границе ареала и сокращении численности пограничных популяций (уменьшение размеров площади, занятой пятнами высокой плотности, временное или постоянное исчезновение вида с территории, отступление границы внутрь ареала). Облик «пульсирующей» границы может складываться и в случае, когда на краю ареала вид существует большую часть времени на низком уровне численности, лишь в редкие годы становясь заметным.

8.3. ИЗМЕНЕНИЕ ГРАНИЦ АРЕАЛОВ

8.3.1. Вводная часть

Анализ распределения животных в области за последние 50–70 лет позволяет наглядно убедиться в том, что у большинства видов ареал находится в постоянном движении как в центре, так и на его окраине. Об этом писали ещё Н. А. Северцов (1873) и Н. П. Наумов (1963). Основная часть ареала, находящаяся в пределах постоянной встречаемости вида, отличается тем, что вид и там распространён не повсеместно, а образует так называемое «кружево ареала» – мозаику заселённых и незаселённых участков. С изменением численности вида, при серьёзных внешних воздействиях это кружево меняется, смещается, становится более редким или более плотным. На границах ареалов картина распределения животных становится ещё более прерывистой и изменчивой. Многолетние (за 30–70 и более лет) наблюдения в области позволили убедиться в том, что границы ареалов никогда не бывают совершенно стабильными (кроме ограниченных преградами); ареал постоянно «дышит» – пульсирует, меняя и кружево, и границы по мере изменения количества ресурсов и состояния популяций. За последние 50 лет медленное волнообразное снижение СА и ГМА, постепенное нарастание СЗВЗ, сопровождавшееся для Западно-Казахстанской области повышением среднегодовых температур, увлажнением климата на севере и его иссушением – на юге, понижение уровня Каспия до 1977 г., развитие скотоводства и орошения до 90-х гг. XX в. привели к изменениям ландшафтов области, росту, а затем спаду численности малого суслика, сокращению его ареала на юге, расширению границ ареалов и уплотнению кружева ареалов песчанок и жёлтого суслика, вселению ряда теплолюбивых и ксерофильных видов, изреживанию кружева ареалов северных, замене более холодо- и влаголюбивых форм лесного, лесостепного и степного фаунистических комплексов (Кучерук, 1959), видами лугового и степного экологического облика, тогда как сухо- и теплолюбивые формы полупустынь и пустынь стали активно расселяться. Это уже упоминавшийся выше малый суслик, сокративший свой ареал на юге, а также жёлтый суслик, напротив, расселившийся к северу и четыре вида песчанок, некоторые хищники (степной кот, шакал, перевязка). В то же время, мелиорация, лесопосадки и рост населённых пунктов способствуют расширению ареалов более северных видов: в последние 50 лет малая лесная мышь появилась в посадках леса, а нетопырь Куля и каменная куница – в населённых пунктах на западе области, водяная полёвка и ондатра, малая и обыкновенная бурозубки распространились по всей области; лось, косуля, полёвка-экономка, мышь-малютка, желтогорлая мышь всё чаще встречаются в южных районах.

А. Н. Формозов (1959), говоря о границах ареала, отмечает, что необходимо показывать восстановленные (до воздействия человека) границы ареалов и комментировать их разорванность, т.к. чаще всего причиной этого оказывается «прямое или косвенное влияние хозяйственной деятельности людей, проявляющееся в условиях определённых этапов вековых или многолетних колебаний климата, усиливающих или сдерживающих размножение и расселение отдельных видов и целых комплексов видов» (с.177). Там же автор приводит пример такого расселения комплекса видов: вместе с малым сусликом в первой половине XX в. на северо-запад расселился и его потребитель – степной хорь, а также территориально связанная с ним каменка-плясунья, устраивающая гнёзда в норах на курганчиках малого суслика. В периоды тёплых вёсен на север расселился и степной лунь. Можно отметить, что и в нашем случае целые комплексы видов разного экологического облика меняют свои ареалы в сходном направлении, например, блохи-эктопаразиты млекопитающих.

Н. А. Северцов (1873) отмечал, что на границе ареала видов [птиц] имеется полоса «пульсации» ареала, т.е. полоса, где вид встречается лишь эпизодически. Ширина её меняется от года к году в зависимости от внешних условий. Пульсацию ареала вызывают также чередования циклов наполненности и пересыхания озёр (Формозов, 1959; Шнитников, 1969; Максимов, 1989). Иногда на десяток безводных лет на огромных территориях исчезают водоплавающие птицы. То же, хотя и в меньшей степени, мы отмечаем и для

млекопитающих. Примером тому могут быть степные полёвки, практически исчезающие с территории области на десятки лет, а затем вновь появляющиеся в массовом количестве. Исчезновение вида на долгий ряд лет, а затем новое появление отмечено и для других видов (полевая мышь, хищники).

Глобальные изменения климата, колебания уровня Каспийского моря, ряд космических воздействий вносят свой вклад в изменение условий существования животных и конфигурацию их ареалов, способствуя исчезновению или распространению. Рассмотренные абиотические воздействия, наряду с потеплением, изменением увлажнения и соответствующими изменениями в растительности привели не только к изменениям численности массовых видов, но и к изменениям границ ареалов, состава фауны и т.д.

Резко очерченные границы имеют место обычно при наличии непреодолимых географических или экологических преград. Так, реку Урал не пересекают тушканчики емуранчик и толстохвостый. Много лет при расселении не пересекали эту реку большая и краснохвостая песчанки, чему, впрочем, активно препятствовал человек. За пределы влажных биотопов не выходит ряд видов, для которых невозможна жизнь в сухих местообитаниях (водяная кутора, выхухоль, мышь-малютка, полёвка – экономка, лесная куница, норки, выдра).

В Западно-Казахстанской области проходит граница ареала для 42 видов, из них северная и северо-западная – для 16 видов (37%), южная, юго-западная и юго-восточная – для 26 видов (62%). Так, северная граница распространения отмечена для 10 видов (перевязка, шакал, каспийский тюлень, степная кошка, сайгак, малый тушканчик, емуранчик, мохноногий тушканчик, тamarисковая и полуденная песчанки). Северо-западная граница ареала проходит в области у 6 видов млекопитающих: пегий пutorак, приаральский толстохвостый тушканчик, тарбаганчик, хомячок Эверсмана, большая и краснохвостая песчанки. Здесь же проходит юго-западная граница распространения большого (рыжеватого) суслика. Юго-восточная граница ареала проходит в области для 6 видов: выхухоль, белобрюхая белозубка, лесной нетопырь, лесная куница, европейская норка, белогрудый ёж. Наконец, южная граница ареала в области известна для 19 видов: обыкновенная и малая бурозубки, водяная кутора, прудовая и водяная ночницы, бурый ушан, речная выдра, европейская норка, европейская косуля, лось, степной сурок, степная мышовка, европейская рыжая полёвка, полёвка-экономка, малая лесная, желтогорлая и полевая мыши, мышь-малютка, заяц беляк.

В области расположена северная часть ареала ушастого ежа, корсака, западная – рыжей вечерницы, северо-западная – жёлтого суслика, серого хомячка и общественной полёвки, а южная часть – у горноста, степной мышовки, обыкновенного хомяка, обыкновенной и восточноевропейской полёвок, степной пищухи. Кроме того, в области имеется один вид – эндемик Западно-Казахстанской и Актюбинской областей, имеющих островные поселения (гигантский слепыш), 6 видов-интродуцентов и реинтродуцентов (енотовидная собака, американская норка, сибирская косуля, пятнистый олень, бобр, ондатра). Центр ареала находится в области для 18 видов (белозубка малая, усатая ночница, поздний кожан, двуцветный кожанок, ласка, хорь степной, барсук, волк, лисица, кабан, малый суслик, большой тушканчик, слепушонка, степная пеструшка, водяная полёвка, домовая мышь, серая крыса, заяц русак). Из этих данных можно заключить, что в области чаще встречаются виды с южной, юго-восточной или юго-западной частью или границей ареала (32 вида), т.е. такие, основная часть ареала которых лежит севернее Западно-Казахстанской области. Виды, основная часть ареала которых расположена к югу от области, встречаются реже. Это соответствует соотношению основных типов ландшафтов: большую часть области занимают полупустыни, в меньшей мере – постепенно переходящие в них сухие степи, а песчаные ландшафты находятся на относительно небольшой территории юга области.

В Западно-Казахстанской области резко сокращают свой ареал, исчезают или уже исчезли в XIX–XX вв. (иногда на части территории) 13 видов млекопитающих, из примерно 90 обитавших тогда видов (около 14%). Глобальное потепление и иссушение климата на юге области привело к сокращению численности и ареала сайгака и малого суслика, реже стали происходить пики численности степной пеструшки и общественной полёвки. Не исключено, что в последней трети XX в. в Приуральной части области сократился аре-

ал емуранчика, также как это отмечено для Устюрта и Восточного Прикаспия (Митропольский, 2008). Одновременно в настоящее время вселяются или расширяют свой ареал 30–31 вид из 86, известных на настоящее время (34–36%).

На изучаемой территории флуктуации ресурсов связаны в основном с двумя факторами: 1) колебаниями аридности климата и 2) с антропогенными воздействиями. Глобальное потепление способствует расширению ареала не менее чем 7 видов (большая, краснохвостая и тамарисковая песчанки, жёлтый суслик, шакал, степной кот, енотовидная собака). О. В. Митропольский (2008) показал, что краснохвостая песчанка широко распространяется в пределах Средней Азии. Это связано с тем, что глобальное потепление и иссушение климата там способствует распространению эфемеровой растительности, играющей большую роль в питании зверька. Это подтверждается и на территории Западного Казахстана. Под влиянием климатических сдвигов происходит не только расселение на север двух видов песчанок – большой и краснохвостой, но также и сокращение границ ареалов степных полёвок, сайгака и расселение на север шакала, степной кошки и других видов. В то же время, несмотря на потепление, некоторые влаголюбивые виды расселяются к югу (малая бурозубка, желтогорлая мышь, европейская рыжая полёвка), т. е. всего от естественных причин расширяется ареал у 10 видов.

Постепенное расширение или сокращение границ ареалов может происходить и независимо от известных факторов (например, расселение к югу полёвки-экономки, бурозубок, мыши-малютки). Полевая мышь, напротив, была обычным зверьком на юге области и много лет до 50-х гг. XX в. постоянно обитала в мезофильных местообитаниях, на бахчах, огородах и даже в плакорных ландшафтах, а затем, видимо, с ростом аридизации климата на юге области, повсеместно исчезла.

Антропогенные воздействия также могут способствовать вселению видов. Они привели к расширению ареала также 10 видов; сюда можно также добавить большую и краснохвостую песчанок, для которых антропогенные изменения ландшафта часто оказываются дополнительным благоприятным фактором, способствующим расселению. При искусственном **облесении** территории Джаныбекского стационара через ряд лет туда проникли и обосновались новые для области виды – чёрный хорь, сибирская косуля и желтогорлая мышь. **Обводнение** – создание оросительных каналов и водохранилищ, создание валов оросительной системы, развитие на них зарослей бурьянов и мезофильных видов растений расширило и уплотнило кружево ареалов водяной полёвки, ондатры, обыкновенных полёвок, тамарисковой песчанки, землероек-бурозубок, способствовало возникновению сообществ, близких по составу к таковым в поймах рек, где обыкновенная полёвка, лесная мышь, водяная крыса, ондатра и другие мезофилы живут рядом с обитателями аридных ландшафтов. Тесные контакты зверьков осуществляются, во-первых, вследствие того, что такие биотопы обычно очень узки, не шире 10 м, а во-вторых потому, что зверьки аридных ландшафтов часто находят там благоприятные для себя условия, как, например, тамарисковые песчанки – удобные для устройства нор валы, заросли кустарников, домовые мыши – заросли бурьяна с обилием мелких семян и т. д. Появление антропогенных элементов ландшафта линейной конфигурации – рвов, дорог, канав, валов и насыпей способствует расселению песчанок и сусликов. Увеличение скотобоя способствует также расселению сусликов и тушканчиков, а населённых пунктов и транспортных артерий – расселению домовых мышей; в последние годы посёлки активно заселяет серая крыса, отмечено появление нетопыря Куля, каменной куницы. Серый хомячок на западе области становится синантропным видом, приближается к человеку обыкновенный хомяк, а песчанки и многие другие виды мелких млекопитающих исчезают. Увеличение плотности населения людей способствует прямому уничтожению ряда промысловых видов млекопитающих (хищные, сайгак, кабан, лось, жёлтый суслик, бобр, выхухоль и др.). Развитие или сокращение земледелия влияет на распространение и численность ряда видов грызунов, таких как мыши, хомячки, обыкновенный хомяк и малый суслик. Разрушение закреплённых песков вследствие перевыпаса, сенокосов, сбора семян кумарчика и прочих действий привели к распространению

видов-псаммофилов (мохноногий тушканчик, полуденная песчанка) за счёт сокращения популяций видов более северного экологического облика.

Границы ареалов животных меняет также интродукционная деятельность человека. Человек способствовал расселению на изучаемой территории енотовидной собаки, появлению американской норки, а это повлекло за собой активное вытеснение европейской норки; человек привёл вселение ондатры, косули, пятнистого оленя и реинтродукцию бобра.

Заселение новых территорий происходит различными способами. А. А. Лавровский (1964) отметил, что расселение может быть фронтальным или локальным, в зависимости от возможностей вида. Для подвижных видов первый этап заселения – учащающиеся забеги (хищные, лось). Для мелких видов на территориях с неустойчивой вероятностью выживания резкое расширение границ происходит в годы всплеск численности при благоприятных условиях, а потом, при их ухудшении, зверьки вымирают, чтобы появиться снова через несколько лет. У этих видов низкая константность, они часто в течение ряда лет вообще не обнаруживаются и не числятся в списках видов, если наблюдения ведутся в течение нескольких лет. Однако при внимательном поиске можно обнаружить небольшие по площади станции переживания, где зверьки переживают неблагоприятные периоды в условиях низкой численности и крайнего разобщения субпопуляционных групп. Яркий тому пример – степные полёвки, особенно степная пеструшка и общественная полёвка. Первый вид обнаруживается в последние годы с частотой 1 раз в 10–20 и более лет, а общественная полёвка – с ещё большими перерывами. А. В. Быков (Линдеман с соавт., 2005) обнаружил, что общественные полёвки в периоды депрессий численности занимают небольшие участки в долинах, а в периоды пиков численности живут и на плакорах, где их легко обнаружить. А. А. Лавровский (1964) отмечает, что при расселении на новые территории до того процветавшая популяция попадает в трудные условия, для особей в расселяющихся популяциях характерна высокая подвижность в поисках корма и резкие колебания всех популяционных параметров. В населении снижена доля старых зверьков; снижена заселённость колоний и нор, колонии мелкие и разобщённые. Такие явления автор наблюдал на южной границе малого суслика в Казахстане.

О. В. Митропольский (2008) проанализировал варианты расселения животных. При этом выделенный им вариант 1) «нерегулярное появление» может быть рассмотрен двояко – и как этап расселения и как этап исчезновения вида, последняя стадия ухода его с изучаемой территории. К группе нерегулярно появляющихся видов в нашем случае можно отнести перевязку, каспийского тюленя, бурого медведя, степную кошку, полёвку-экономку, мышшь-малютку (последние три вида можно считать и редко встречающимися, но обитающими в области). 2) Поэтапно расширяющиеся ареал виды: большая и краснохвостая песчанки, енотовидная собака; 3) последовательное расселение по естественным экосистемам (малая буроzubка, американская норка, жёлтый суслик, тамарисковая песчанка, желтогорлая мышшь, европейская рыжая полёвка); некоторые виды меняют свои границы постепенно, в соответствии с многолетними трендами внешних условий. Так, лесная мышшь не обнаруживалась зоологами в течение нескольких десятилетий на юго-западе области, и лишь в 60-х гг. была там найдена. Заметное увеличение её численности на западе области произошло, когда она освоила созданные человеком лесонасаждения в окрестностях пос. Джаныбек (Линдеман с соавт., 2005), после того как насаждения достигли определённого возраста и стали иметь значение для лесных мышшей как биотоп, благоприятный в кормовом и защитном отношениях; 4) расселение по антропогенным биотопам; при этом по населённым пунктам – нетопырь Куля, каменная куница, серая крыса; по берегам гидротехнических сооружений – водяная полёвка, тамарисковая песчанка, жёлтый суслик, ондатра, малая лесная мышшь; по лесопосадкам – лесной хорь, малая лесная мышшь, сибирская косуля, у северных границ области – рысь.

Итак, как и в Средней Азии, на изучаемой территории виды пустынного комплекса во второй половине XX и в начале XXI вв. процветают, активно размножаются и расселяются, тогда как некоторые из более северных, а особенно, влаголюбивых видов сокращают

свой ареал (малый суслик, полевая мышь, выхухоль, хомячок Эверсмanna). Ниже рассматриваются примеры наиболее значительных изменений границ ареалов в исследованном регионе.

8.3.2. Большая песчанка. История и механизмы реколонизации

8.3.2.1. Древняя история

Экологически для большой песчанки оптимальны участки комплексной пустыни с мозаичным рельефом и богатыми растительными ассоциациями во всей подзоне северных пустынь. Эта подзона более благоприятна для большой песчанки, чем южная пустыня (Б. М. Касаткин с соавт., 1967).

В доисторические времена большая песчанка обитала по всей территории Западно-Казахстанской области, о чём свидетельствуют ее костные остатки (рис. 58). Детальный анализ динамики древних популяций был сделан А. И. Дмитриевым (2001; 2004), который показал, что впервые вид заселил территорию области, по-видимому, в среднем плейстоцене. В позднем плейстоцене и голоцене большая песчанка была широко представлена в Волго-Уральских песках, особенно в их центре. Для этих мест описан вымерший подвид *Rhombomys opimus maleevi* Dm., 1999, который существовал с конца плейстоцена и вымер в позднем голоцене. На территории современной глинистой полупустыни междуречья Волга – Урал («Узенский палеоценоз», по Дмитриеву, 2001) большая песчанка обитала в плейстоцене и голоцене, но в костных остатках тех времён представлена единично. Здесь она существовала в виде изолированных колоний и вымерла в начале голоцена. После нижне-хвалынской трансгрессии численность больших песчанок в Волго-Уральском междуречье резко сократилась. Из Волго-Уральского палеоценоза большая песчанка исчезла в позднем голоцене (Дмитриев, 2004).

В период мангышлакской депрессии Каспия, когда от воды освободились значительные участки суши, с востока проникли ряд пустынных и степных видов, в том числе и большая песчанка (Лавровский, 1959). Р. Д. Масловец (1965) обнаружила множество костных остатков на северо-восточном Прикаспии и показала, что большие песчанки в периоды депрессий Каспия продвигались на запад, а в периоды трансгрессий – отступали, или когда суша заливалась водой, или когда там изменялся характер ландшафта в сторону более влажных условий. В периоды хвалынских трансгрессий они исчезали. В северо-восточном Прикаспии 3–4 тыс. лет тому назад большая песчанка была фоновым видом (Масловец, 1965).

8.3.2.2. Современная история

В низовьях р. Урал зверьки обитали ещё 140–200 лет тому назад (Малеева, 1967). Э. А. Эверсманн и Г. С. Карелин (20–30-е гг. XIX в.) вели свои наблюдения, когда уровень Каспийского моря был высок, и большая песчанка в Урало-Эмбенском междуречье не обитала. Это продолжалось вплоть до середины 30-х гг. XX в, когда северная граница ареала вида проходила по р. Эмбе (Лавровский, 1977). В 1935 г. северо-западная граница распространения сместилась юго-восточнее Эмбы, а в 1949 г. – вновь вернулась к р. Эмба. Большая песчанка обитала по возвышенностям, плотность её в те времена составляла 4.8–28.2 экз./га, а плотность колоний – 3.2–5.2 на га.

От 1870–1916 гг. к 1953–1957 гг. среднегодовая температура в Северо-Восточном Прикаспии возросла от 8.2 до 10°C, влажность воздуха в среднем за год упала от 70 до 60%, годовая сумма осадков уменьшилась от 161 до 142.7 мм; произошло смещение максимума осадков с мая – июня на апрель – май (Вансулин, 1967). Это происходило на фоне прогрессирующего снижения уровня Каспия, соответствующего снижению уровня грунтовых вод и иссушения ландшафтов с 1929 до 1976 гг. Можно предполагать, что растительность

южных ландшафтов в этих условиях стала продвигаться к северу и западу, создавая благоприятные условия для расселения пустынных видов животных.

В течение всей второй половины XX в. вид продолжает расселение на север (Пославский с соавт., 1965). К 1956 г. граница проходила уже северо-западнее железной дороги Макат–Гурьев (Трофимов с соавт., 1974). С 1940 по 1976 гг. вид расселился на запад на 130 км. Б. С. Виноградов (1952) встречал большую песчанку у дер. Ракуша в 80 км к востоку от Гурьева и считал это местонахождение крайней северо-западной находкой вида. Находку большой песчанки Э. А. Эверсманном у пос. Сарайчик (проток Сорочинка) он считал ошибочным определением. В 50-х годах XX в. в этом пункте большая песчанка не была обнаружена. Впоследствии была установлена большая изменчивость северной границы ареала большой песчанки и постепенное её продвижение на северо-запад (Лавровский, 1959; Масловец, 1965). В 30–50-х гг. XX в. в пределах Западно-Казахстанской области большая песчанка не обитала. В Северо-Восточном Прикаспии большая песчанка в 60-х гг. образовывала равномерные ленточные поселения по шлейфам закреплённых песков, а по чинку Устьурта – одиночные равномерные поселения. По правому берегу Эмбы поселения были ленточные, с небольшими участками высокой плотности, тогда как на левобережье – сплошные, особенно крупные на юго-востоке и востоке. Численность большой песчанки осенью по правому берегу Эмбы в 60-х гг. XX в. составляла 2.7–8.2 экз./га, по левому берегу – 5.9–8.2, в Прикаспийских Каракумах – 2.7–3.3, а на Устьурте – 3.3–8.3 (Вансулин, 1967). На основе литературных данных создана картосхема расселения зверька (рис. 119).

В течение более чем 40 лет (с 1963 г.) зоологи УПЧС вели наблюдения за вселением и распространением (реколонизацией) большой песчанки по территории Западно-Казахстанской области, где её не было в течение примерно двух столетий (рис. 120). Используемые в разделе картосхемы составлялись в течение каждого полевого сезона зоологами отрядов.

Как видно из представленных картосхем (рис. 119, 120), в 1962–1963 гг. самые северные колонии большой песчанки в изучаемом регионе были зарегистрированы на широте пос.

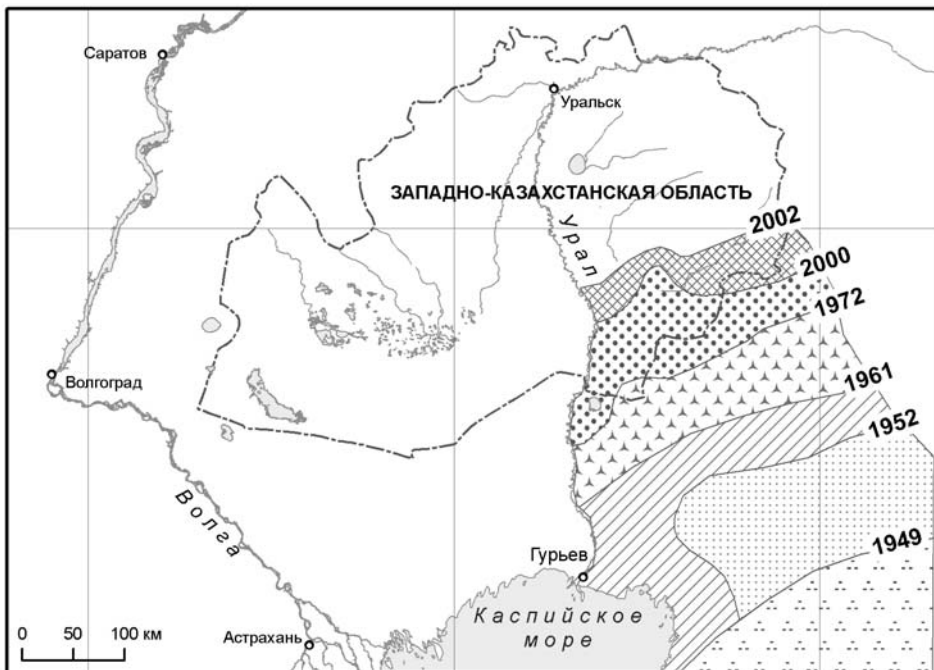


Рис. 119. Расселение большой песчанки на север в Западном Казахстане во второй половине XX в.

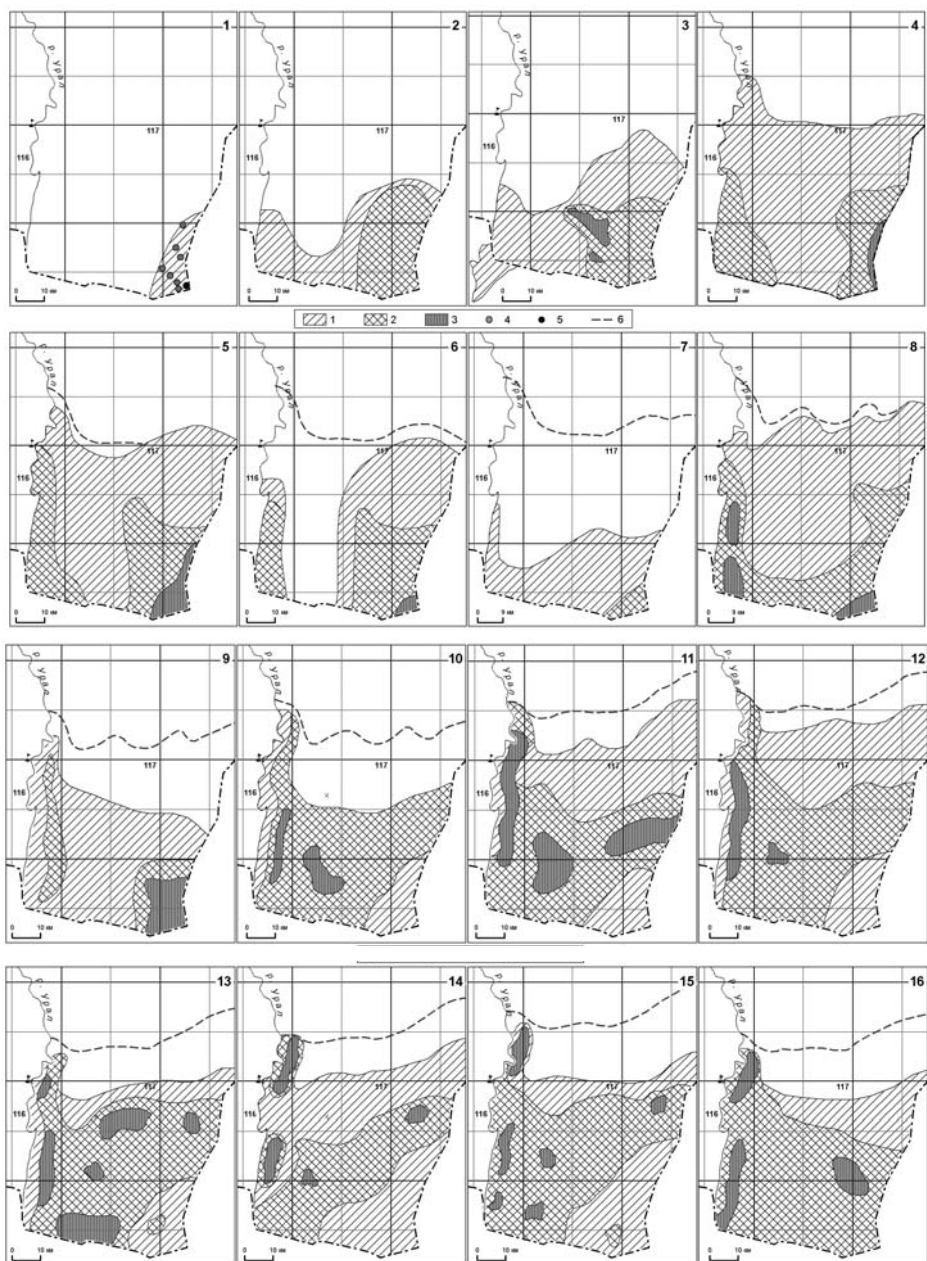


Рис. 120. Схемы постепенного расселения большой песчанки на территории Западно-Казахстанской обл. во 2-й половине XX и в начале XXI в.в.

1 – низкая численность – косая одинарная штриховка; 2 – средняя численность – двойная косая штриховка; 3 – высокая численность – плотная серая одинарная штриховка; 4 – единичные находки в 1971 – 1976 гг.; 5 – первые в области находки большой песчанки в 1963 г.; 6 – северная граница ареала вида; пунктир с точками – южная граница области. Номера картосхем: 1 – единичные находки в 1963 – 1976 гг.; 2 – осень 1984 г.; 3 – 1985 г.; 4 – весна 1987 г.; 5 – осень 1988 г.; 6 – осень 1989 г.; 7 – осень 1990 г.; 8 – осень 1992 г.; 9 – лето 1996 г.; 10 – лето 2003 г.; 11 – осень 2003 г.; 12 – лето 2004 г.; 13 – осень 2005 г.; 14 – лето 2006 г.; 15 – осень 2006 г.; 16 – осень 2007 г.

Таблица 89. Динамика расселения больших песчанок у северной границы ареала в 1963–1967 гг

Участок учёта	Км учёта	1963		1966		1967	
		обитаемые	необитаемые	обитаемые	необитаемые	обитаемые	необитаемые
На юг от границы ареала – до 10 км	45	Нет	2	24	4	25	Нет
К северу от границы ареала – до 10 км	30	нет	нет	3	1	10	2
То же – 11–20	60	нет	нет	нет	2	15	2
То же – 21–30	40	нет	нет	нет	1	2	1
То же – 31–40	45	нет	нет	нет	нет	1	Нет
Весь участок	220	нет	2	27	8	53	5

Зелёный, к востоку от р. Урал, в 25 км к северо-западу от точки Буйлюкайяк и в урочище Соркуль (Гурьевская и крайний юго-восток Западно-Казахстанской области, Ротшильд, Постников, 1967). В 1964 г. по сухому руслу р. Буйлюкайяк в 28 км к юго-востоку от пос. Актюбе также была обнаружена колония больших песчанок на канаве, когда-то ограждавшей землянку. У одного из 36 отверстий колонии был пойман зверёк этого вида. Если осенью 1963 г. там отмечалось несколько одиночных колоний, то к 1966–1967 г. численность возросла: на 45 км маршрута шириной 20 м отмечено 25 колоний, до 5 на 1 км. Колонии оказались приуроченными к антропогенно изменённым участкам территории: развалинам строений, кучам мусора, остаткам изгородей из тростника и соломы. Динамика расселения песчанок в эти годы показана также в табл. 89. В 1967 г. ареал большой песчанки расширился до широты пос. Карабау на север и северо-запад в сторону оз. Аралсор. Этому способствовали сухие протоки и лиманно-озёрные понижения в бывшей дельте р. Уил. В апреле 1968 г. плотность колоний составляла 0.14 на 1 га (объём учётов 100 га).

В 1969 г. большие песчанки были обнаружены как по западной кромке песков Тайсуган, так и в глинистой солончаковой пустыне к западу от этих песков по линии Рак-Мола – Джамбыл-чагл. Осенью плотность колоний большой песчанки составила здесь 4.8 экз. на 1 га. В 1970–1971 гг. в районе пос. Махабет и Бакланий (Гурьевская обл.) большая песчанка перешла р. Урал и повторно была обнаружена у пос. Сорочинка в 1976 г.; в обоих случаях после истребительных работ зверёк на правом берегу р. Урал не закрепился.

В 1970–1971 гг. высокий паводок и обширные разливы р. Уил уничтожили ряд колоний, в результате чего численность снизилась до 0.8 экз./га. Продвижение вида на север приостановилось, но уже в 1973 г. было возобновлено. В 1973 г. большая песчанка была довольно обычна по западной кромке песков Тайсуган (2–3, до 5–8 колоний на урочище). Самая восточная находка летом 1973 г. была сделана в 10 км к югу от ур. Бекая (центр песков Тайсуган). Зверёк занимает глинисто-солончаковую пустыню; местами песчанок много (северный берег оз. Ак-Тюба, левый берег Уила). Пересыхание Уила вследствие очередной засухи способствовало в ряде мест переходу песчанок на правобережье. В 1974–1976 гг. для песчанок сложились благоприятные условия, произошло хорошее отрастание итсигека – главного кормового растения большой песчанки в этих местах, что позволило зверькам заселить юг Байкутинской низины, распространиться на северо-запад по правому берегу р. Уил между оз. Арал-Сор и песками Бийрюк. Обнаружены новые колонии в точках Шока, Бескутыр, Тюбе-Кудук, Балмукан и др. Поселения здесь в это время спорадичны, расположены группами по 2–4 колонии, округлые по форме, площадь их составляет 50–70 кв. м, а расстояние между ними от нескольких сотен метров до нескольких километров. Колонии приурочены к повышениям по развалинам, кладбищам и старым колодцам.

В 1977 г. зверьки заселили территорию площадью более 2000 кв. км между депрессиями рельефа системы Арал-Сора и западной кромкой песков Бийрюк. Заселение идёт по участкам рыхлых грунтов – берегам хаков, соров с мощным слоем мелкозёма, по шлейфам песков, пухлым солончакам, аллювиальным отложениям в древних и старых водотоках. На глинистых грунтах заселяют только антропогенно изменённые участки.

В этих условиях были выделены три типа колоний по степени их сформированности: 1) форпостные, 2) промежуточные и 3) сформировавшиеся. **Форпостные** колонии образуются при заселении новых территорий. Они изолированы, образуют группы по 1–3 колонии с небольшим числом (1–3, до 5–6 в летнее время) особей в колонии (рис. 121). Колонии этого типа занимают площадь не более 20–40 кв. м, малы, отстоят друг от друга на расстоянии до 9 км. Они просто устроены, с небольшим количеством входов, отличаются высоким процентом заселённости и более высоким, чем в оптимуме ареала, числом зверьков на 1 колонию; существуют только на антропогенных субстратах. Эти колонии часто вымирают, но иногда закрепляются и переходят в «**промежуточные**». Таких колоний может быть по 4–10 в одном биотопе. Возраст их 2–4 года.

«**Сформировавшиеся**» колонии охарактеризованы по таковым, расположенным в мозаичных ландшафтах старой поймы Уила. Здесь поселения занимают значительную площадь и в них насчитывается до 300 колоний. На 30–35-й годы от начала заселения (90-е гг. XX в.) вдоль левого берега р. Урал сформировались ленточные поселения, которые являются типичным элементом структуры популяции большой песчанки в оптимуме ареала: там ленточные поселения характеризуют участки ареала с повышенной численностью и стабильностью популяций (Дубянский с соавт., 1990). В новых участках, как и в оптимуме ареала, ленточные поселения характеризуются максимальной плотностью. Сформировавшиеся колонии имеют сложившуюся структуру, топографию, паразитофауну и другие связи со средой. В соответствии с характером ландшафта в районе исследований наблюдалась ячеистая структура поселений больших песчанок. Характерна высокая заселённость

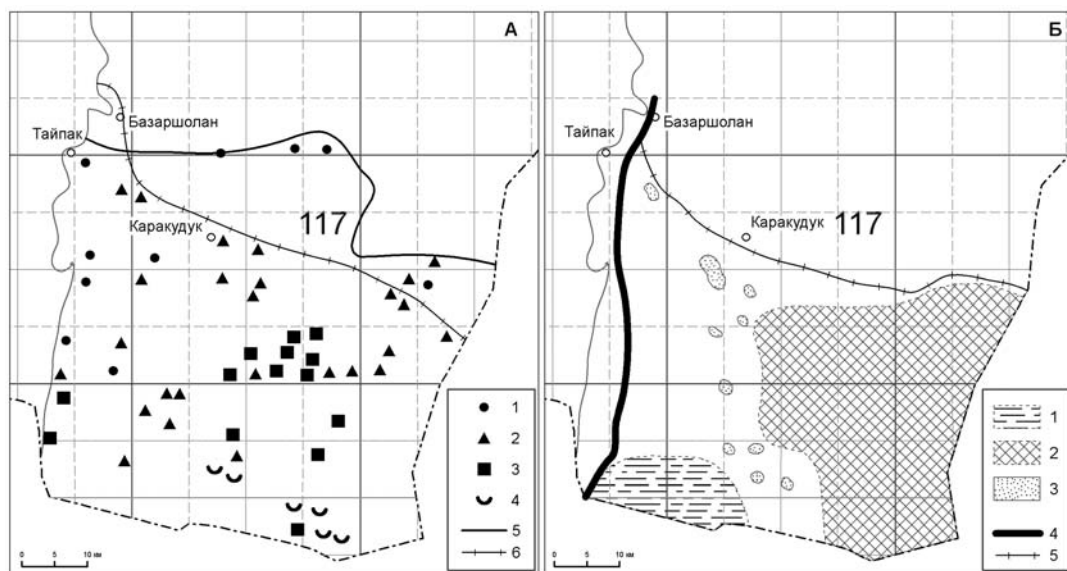


Рис. 121. Типы поселений большой песчанки в Западно-Казакстанской области А – до 2003 г.; Б – после 2003 г.

А: 1 – одиночные; 2 – мелкоостровные; 3 – крупные поселения; 4 – ленточные поселения с плотностью более 2–3 колоний на га; 5 – неустойчивая северная граница; 6 – устойчивая северная граница. Б: 1–4 то же, что и в А; 5 – устойчивая северная граница

колоний – до 17–20 особей на колонию (например, июнь 1977 г., т. Каскасуат). Отсюда в эти годы шло расселение больших песчанок к западу в сторону р. Урал и к востоку в сторону песков Бийрюк. Скорость расселения составляла в среднем 7–9 км/год.

Весной 1978 г. зверьки появились в левобережной пойме р. Урал у пос. Бекеттюбе, Сундеттюбе и Сакау. По сравнению с 1977 г. обнаружены новые колонии в 10 км к северу от находок 1977 г., например, в урочище Сослан. К этому времени в Западно-Казахстанской области большая песчанка заселила уже 4 тыс. кв. км. На периферии ареала (пункты Крыккудук – Токмурза – Адайбай) численность возрастает в 2–2.5 раза, в сформировавшихся колониях по низовьям Уила – более чем в 5 раз. В 1980 г. большая песчанка начинает расселяться в зоне полупустыни. В окрестностях пос. Индер она заселила почти все пригодные биотопы – развалины и джунглиники, а численность зверьков возросла до 32 экз./га. Вдоль р. Урал до пос. Сундеттюбе зверек образует поселения с плотностью 9 экз./га при заселённости колоний в 86.5%. В Сундеттюбе плотность колоний составляла 2–2.3 экз. на га, далее к северу плотность колоний падает до 1.5–0.5 на га.

В следующем, 1981 г. расселение шло не столь быстро и было отмечено только вдоль берега р. Урал, где обнаруживаются новые форпостные колонии возле пос. Карасу и Тулек также на мелкозернистых антропогенных субстратах – среди развалин землянок, кошар и у отвалов земли, богатых навозом. Они обычно располагаются с внешней стороны остатков стен в виде цепочек или групп нор. Расстояние между этими колониями 2–15 км. Большая песчанка продвигается по грунтовым дорогам, не отходя от них далее 20–40 м. Обитаемость колоний велика и достигает 90–100%. Здесь весной песчанки питаются крестоцветными, зелёными колосками мортука и белой полынью. В июне–июле они переключаются на белую марь и итсигек. В ленточных поселениях два последних вида растений составляют основную пищу больших песчанок. В кормовых камерах нор можно найти запасы этого корма весом до 0.5–0.6 кг. На площади к востоку от р. Урал на 930 кв. км плотность песчанок не превышает 0.03 колонии на га. В 1981 г. некоторые колонии в пойме р. Уил были затоплены паводковыми водами.

Высокий травостой летом 1983 г. заставил песчанок в некоторых местах покинуть свои колонии, поэтому обитаемость снизилась, а плотность упала на треть по сравнению с 1982 г. Возникло две новых колонии – у т. Сати, а также новые поселения рядом с мелкими форпостными колониями, возникшими ранее (в точках Крыккудук, Райгородок, Карагаш). В левобережной пойме р. Урал в 1983 г. северная граница большой песчанки проходит по линии Ескиесим–Соспан, севернее Сати. На правобережье Урала большой песчанки пока нет. Довольно многочислен этот зверёк в низовьях Уила вдоль реки севернее оз. Индер. В апреле плотность зверьков составляла здесь 8.7, в июне – 4.1 (в 1982 г. – 4.5) экз./га, а осенью возросла до 21.2 экз./га.

В 1984 г. пересохла р. Уил; новая колония из 10–12 нор была обнаружена в песках Бийрюк, в 25 км к северо-востоку от известных поселений. Численность песчанок на р. Урал в индерских поселениях снизилась по сравнению с предыдущим годом, а по краям Жалтыр-сора резко возросла от 25.3 в 1983 г. до 41.7 экз./га, тогда как в островных песках осталась прежней. В целом по территории работ плотность большой песчанки в 1984 г. слабо возросла. В 1985 г. новые поселения были выявлены к северу от т. Кара-Шиген между Райгородком и Тасчагылом – начинается заселение песков Бийрюк. Максимальная осенняя численность наблюдается в точке Каскасуат (56.3 экз./га), снижается в районе Жалтыр-сора и Асильбекского озера. В целом плотность песчанок несколько возрастает. В 1986 г. песчанки продолжают распространяться на север и восток, их находят на кромке песков Бийрюк в 5 км к северу от пос. Бесчагыл. В оптимальных участках (Каскасуат) их численность снижается примерно в полтора раза.

В конце 80-х – 90-х гг. большие песчанки заселили юго-восточное Зауралье, образовав ленточные и островные поселения. При этом максимальные плотности отмечены на Нижнеуильском участке, по северной кромке Индерского поднятия и в пойме р. Урал. В глинистой злаково-полынной полупустыне большая песчанка заселила только изменённые человеком территории – развалины, могилы, рвы и кучи мусора. В 1987–1988 гг. песчанки продвигаются по северо-западной кромке песков Бийрюк (20 км от пос. Тасчагл и т. Жангакудук). В долине р. Урал продвижение замедлилось. Осенью 1988 г. численность была

очень высокой: в т. Каскасуат – 75, на сорах – 57–60, а в островных песках – 19–20 экз./га. В 1989 г. условия для песчанок оставались благоприятными, высокая численность сохранилась, хотя местами она несколько уменьшилась в сравнении с предыдущим годом. Продолжая расселяться вдоль берега р. Урал, песчанки достигли пос. Базар-Чулан (широта пос. Калмыково). В 1990 г. её обнаруживают на правом берегу Урала, у пос. Горы, в 8–10 км от южной границы Западно-Казахстанской области. Средняя численность зверьков в сложившихся поселениях начинает снижаться, по сравнению с предыдущим годом: от 54.8 в 1989 до 38.2 экз./га в 1990 г. В 1989–1990 гг. численность песчанок в сформировавшихся поселениях этого района составляла в апреле 9.8 экз./га (lim 6–16), а к осени возросла до 38.9 экз./га (1989 г. – 43.3). В индерских поселениях численность снижена. По краям соров и в бугристых песках возникшие было поселения нередко сокращаются и исчезают, а в других местах численность годами остаётся стабильной.

После 1990 г. граница ареала продвигалась к северу и востоку очень медленно. Новые поселения возникали обычно в пределах уже существующего ареала.

Северная граница вида в 1990 г. проходила по линии Баян-Тюба – Даулет – Санияхмет – Тюбенкудук – Шигирасу – Айгырчагл. Восточная граница в пределах области совпадала с линией Айгырчагл – Косбыксырым. В районе Уила колонии располагаются по берегу реки и в бугристых песках. Наивысшая плотность больших песчанок наблюдается на возвышенностях вдоль р. Уил (Коскасуат, Асильбекское озеро, Кыргык) и в пойме р. Урал (Жанама, Кордон). В 1991–1992 гг. численность продолжает постепенно снижаться до 32.4 (1991) и 27.5 (1992) экз./га.

В 1991 г. наблюдалось отмирание колоний на Иnderской возвышенности. На севере найдена новая колония возле старого кладбища недалеко от пос. Жаманкудук. За зиму 1991/92 гг. около двух третей зверьков погибло. В пойме р. Урал условия весны и лета 1992 г. для большой песчанки сложились неблагоприятно, а на р. Уил и в песках Бийрюк они были благоприятны. К осени 1992 г. территория повышенной плотности песчанок резко отступила к югу; средняя численность вида составляла весной 1990 г. 9.8, 1991 г. – 9.2, в 1992 г. – 9 экз./га. Весной 1996 г. наблюдалось снижение обитаемости колоний большой песчанки в районе Иnderского поднятия до 35% против средних значений 79.5%. Колонии, приуроченные к бортам карстовых впадин, оказались необитаемыми. Только на северных и северо-восточных склонах были обнаружены жилые колонии на местах земляных работ. Высокие паводки на р. Урал в 1993–1994 гг. погубили многие поселения зверьков в пойме, но в 1996 г. они стали восстанавливаться. В ленточных поселениях возле р. Урал плотность зверьков летом составляла 36 экз./га или 4.8 колоний/га. Летом 1996 г. численность большой песчанки упала по всей территории работ, кроме крайнего юго-востока области. В диффузных поселениях, которые чаще располагаются возле песчаных массивов, плотность была ниже: летом около 3.1 экз./га или около 1.1 колоний на га. Расселение большой песчанки происходит и по сусликовинам. В норах зверьков обнаруживались большие запасы растительного корма – итсигека. В 1997 г. численность песчанок в индерских поселениях стала восстанавливаться. Если раньше зверьки заселяли чибьники, развалины и земляные валы, то теперь стали заселять старые брошенные колонии вдоль бортов карстовых котловин. Это заселение происходило в июле, по-видимому, молодыми зверьками. В 1998 г. было обнаружено значительное снижение численности большой песчанки в ленточных поселениях возле точки Сундеттубе (до 7.3 экз./га), которое связывается с суровыми условиями зимы и весны, а, возможно, и с инфекцией. В 1999 г. большая песчанка обнаружена по левобережной пойме р. Урал у пос. Бекет, Жанана, Кузды-ара, Бекет-тубе. Расселение больших песчанок на север продолжалось в 1999–2001 гг. при весенней численности вида в среднем по территории 7–12 экз./га и летней – 20–32 экз./га. Вдоль левого берега р. Урал поселения большей частью имеют характер ленточных, с «узловыми точками», где зверьков больше. В новых «точках» ленточных поселений бывает более 30 колоний/га с высокой численностью до 19 экз./колонию. С 2002 г. численность большой песчанки начала падать, а северная граница ареала – вновь отступать к югу. Современное распространение вида в области (2002) представлено на рис. 69.

8.3.2.3. Основные закономерности процесса реколонизации: изменения численности, размножения и структуры колоний

При освоении новых территорий большими песчанками выделены следующие этапы: 1) начальный (пионерский) – до 10 лет; 2) этап становления популяции (11–20 лет) и 3) этап стабилизации (20–40 лет от начала заселения). Наиболее резкий прирост численности наблюдается на первом, начальном этапе. Все параметры размножения возрастают от 1 к 3 этапу. Вследствие роста численности исходного поголовья итог размножения становится наиболее эффективным на последнем (3-м) этапе. Изменения параметров поселений песчанок показаны в табл. 90. С 2002 г. численность большой песчанки в области начала уменьшаться, а северная граница ареала – вновь отступать к югу.

Из таблицы видно, что, по средним данным, весной в период продолжающегося становления пространственной структуры поселений большой песчанки (1977–1980 гг.) плотность зверьков и число колоний на га были минимальны, а количество зверьков в колонии и обитаемость колоний – повышены. Это продолжалось до конца XX в. Летние учёты также дают сниженную, по сравнению с последующими учётами, плотность зверьков на га, но плотность колоний и число зверьков в них имеют средние значения. Обитаемость колоний в этот период максимальна, практически близка к тому, что окажется в последующем периоде. Оптимальная структура поселений наблюдается в 1981–1989 гг. Эти данные вполне сходны с таковыми в центре ареала на юге (Камбулин, 1941) и на Урало-Эмбинской равнине (Стариков с соавт., 1962). В последнее десятилетие XX в. средняя плотность зверьков и прочие параметры популяции осенью несколько падают, что говорит об ухудшении состояния популяции в этот период. Ещё сильнее начинает падать плотность зверьков в начале XXI в. (2002–2007 гг.); при некотором возрастании численности и числа колоний летом их заселённость и обитаемость падают, т.е. состояние популяции продолжает ухудшаться.

Изменение (тренд) численности большой песчанки в области по годам за весь период наблюдений имеет вид параболической кривой, резко возрастающей от 1963 к 1981 г.; далее кривая постепенно выходит на плато, численность с течением времени столь резко уже не возрастает (рис. 122). Тенденция к стабилизации и даже снижению численности начала проявляться с 1997 г. Статистические характеристики трендов численности приводятся в табл. 91. Исследование трендов показало, что изменение численности песчанок как весной, так и летом лучше всего описываются с помощью параболической зависимости. Начиная с 1988–1990 гг. увеличение среднегодовых показателей численности большой песчанки не прослеживается, а в 1996–1999 гг. выявилась тенденция к её уменьшению. Можно предположить, что кривая изменения численности большой песчанки отражает изменения биоценозов южной части Зауралья (а это, в сущности, уже Северо-Восточный Прикаспий); вследствие иссушения климата этой территории из-за региональных и гло-

Таблица 90. Характеристика структуры сформировавшихся колоний большой песчанки в различные периоды после заселения (Западно-Казахстанская обл.)

Показатель	Весна				Лето –осень			
	1977 – 1980	1981 – 1989	1990– 1994	2002– 2007	1977– 1980	1981– 1989	1990– 1994	2002– 2007
Плотность зверьков, экз. /га	5.1	9.0	нд	2.15	21.3	28.7	25.08	6.88
Колоний на га	3.8	4.5	нд	4.22	4.2	4.3	2.9	5.78
Число зверьков на 1 колонию	3.4	2.2	нд	0.8	5.3	7.6	5.1	1.98
Обитаемость колоний, %	73.8	84.3	нд	23.83	89.5	88.2	85.6	41.56

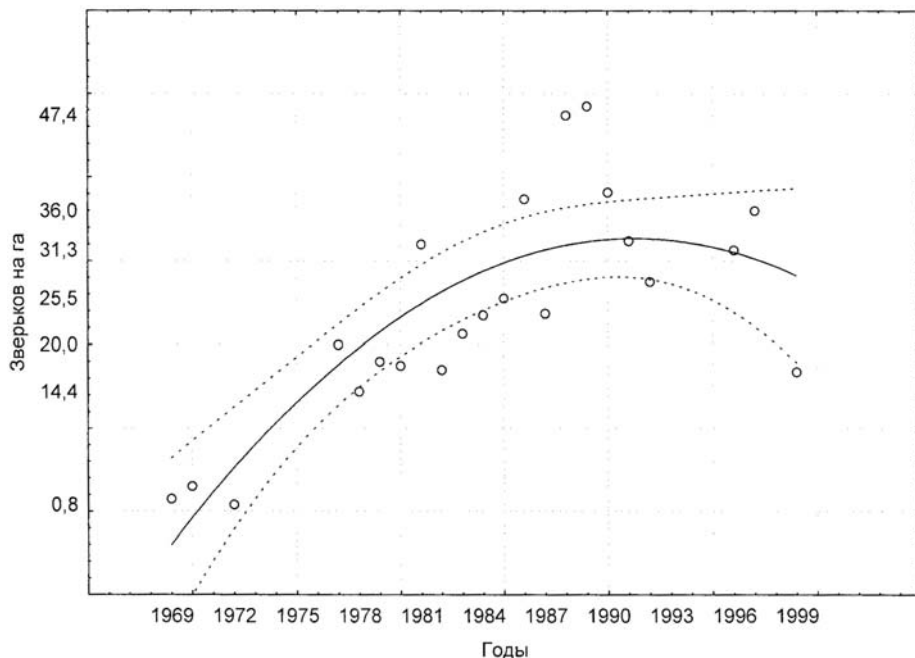


Рис. 122. Тренд численности большой песчанки

бальных климатических сдвигов в данном регионе: 1) замедления скорости вращения Земли (пик был пройден в 1973 г.) и 2) снижения уровня Каспийского моря (пик был пройден в 1979 г.). В этом случае инерционный период в реакции популяций большой песчанки

Таблица 91. Тренды популяционных показателей и взаимосвязи в популяциях большой песчанки в Западно-Казахстанской области

Тип зависимости	Аргумент (независимый фактор), x	Функция, зависимый фактор), y	Уравнение связи	R	F	p
Тренды	Порядковый номер года	ВЕС. ¹	$y=2.25239+0.897407x-0.01739x^2$	0.825	42.84	0.0004
		ЛЕТ. ²	$y=-7.4005+3.44539x-0.07399x^2$	0.672	19.73	<0.003
		СЧЭ ³	$y=7.619-0.05983x$	0.179	3.06	0.0084
Взаимосвязи	ВЕС. ¹	ЛЕТ. ²	$y=2.482+3.347x$	0.720	22.54	<0.00027
	ЛЕТ. ⁶	ВЕС. ¹	$y=2.6321+0.183675x$	0.520	8.69	<0.0082
	ЛЕТ. ⁶	ВЫЖ ⁴	$y=e^{-0.8454-0.01441x}$	0.297	3.8	0.0044
	ВЕС. ¹	ИР ⁵	$y=e^{3.653+0.07584x}$	0.400	3.93	0.008
	ВЕС. ¹	ПИР	$y=285.2+17.66x$	0.292	3.71	0.005

¹ –весенняя численность, экз. /га; ² – то же, летняя, см. рис.; ³ – среднее число эмбрионов на 1 беременную самку; ⁴ – выживание; ⁵ – интенсивность размножения (процент размножающихся самок в месяц максимального размножения); ⁶ – летняя численность в предыдущем году ПИР – условный показатель размножения.

на эти события составил, из-за постепенности изменения биоценозов, 15–20 лет. Начало нового природного цикла длиной в 50–70 лет с более прохладными и влажными условиями в 20–50-х гг. XXI в., возможно, вызовет новое снижение численности большой песчанки на территории работ и отступление северной границы её ареала к югу.

При размножении песчанок из самых молодых поселений возрастом до 25 лет от весны к лету увеличивается число обитателей (в 1.56 раз) и обитаемость (в 1.21 раз) колоний, а отсюда плотность зверьков в конце лета–осенью даёт максимальный прирост в 4.2 раза. В более сформировавшихся поселениях (80-е гг., возраст поселений 17–26 лет) в условиях более высокой численности популяции прирост от весны к лету снижается до 3.19 крат, число колоний на га и их обитаемость падает, а число зверьков на 1 колонию возрастает до максимального значения 7.6 зверьков на 1 колонию и 3.45 крат от весны к осени. В 90-х гг. XX в., судя по осенним данным, плотность зверьков на территории наблюдений остаётся высокой, но число колоний, их обитаемость, а также и число зверьков на 1 колонию начинают падать. В начале XXI в. происходит снижение плотности популяции при сохранении сезонного темпа прироста. Число колоний на га оказывается максимальным, как и сезонный прирост этого показателя. Число зверьков на 1 колонию и обитаемость колоний резко сокращаются, хотя кратность сезонного прироста обитаемости оказывается максимальной.

Если же сравнить параметры поселений большой песчанки в самых молодых и в более сформировавшихся поселениях, то увидим, что во втором периоде заселения новой территории по сравнению с первым периодом и весной, и летом возрастает среднее число колоний от 3.5 до 5.8 весной и от 3.5 до 5.3 летом; и весной и летом практически не меняется процент обитаемости колоний; число зверьков в колонии уменьшается весной и возрастает летом; соответственно, и плотность зверьков слабо возрастает–от 7.65 до 8.7 экз./га весной и заметно–летом. Отсюда можно заключить, что процесс освоения песчанками территории сопровождался наращиванием плотности песчанок за счёт увеличения числа колоний на га весной и, особенно,–летом, а также ростом с дальнейшим снижением числа зверьков в каждой колонии и аналогичным изменением обитаемости колоний во все сезоны.

8.3.2.4. Сравнение численности и структуры колоний в других частях ареала

К сходным выводам можно придти, анализируя данные С. А. Вансулина (1967), который сравнивал структуру колоний в различных частях Северо-Восточного Прикаспия. В те же годы поселения большой песчанки на правобережье Эмбы были наиболее молодыми, на левобережье–более старыми, в Прикаспийских Кара-Кумах–наиболее старыми. Соответственно, наиболее старые поселения отличаются максимальным (93.9% против 75.9 на правом берегу Эмбы и 52.9–61.5%–в более старых колониях) процентом обитаемости колоний весной, небольшим числом зверьков на колонию весной (2.13 против 2.9 и 2.6 соответственно) и максимальным–осенью (4.85 против 4.68 и 3.03). Численность (плотность) зверьков на га при этом была минимальна в наиболее молодых колониях (2.76 весной и 5.25–осенью), максимальной–в более старых (6.9 и 7.2), средняя–в самых старых колониях (5.1–4.85). На молодых колониях отмечался также максимальный прирост (2.28 против 1.6 на левобережье и 1.16–в других участках, что заметно меньше, чем в Западно-Казахстанской области–3.88) в расчёте на 1 колонию и 1.9 против 1.04 на левобережье и 0.95–на остальных участках при расчёте в экз./га. Минимальная выживаемость песчанок отмечена на самых молодых колониях: 36.2% против 86.79–63.63% в других участках при расчёте по числу зверьков на колонию) и 51.3 против 78.58–63.97% на других участках (при расчёте по числу экз./га). В Западно-Казахстанской области на самых молодых колониях выживаемость составила всего 30.53%.

Процесс освоения новой территории большой песчанкой, аналогичный таковому в Западно-Казахстанской области, был описан для Гурьевской области А. Г. Радченко с соавт. (1963). Эти авторы обследовали полосу шириной 10–40 км и площадью 155 тыс. га вдоль левого берега р. Урал от г. Гурьева до пос. Карманово (47° с. ш.). На восток от этого

участка большая песчанка в период работ почти достигла песков Тайсуган, где было обнаружено 972 ее колонии. В апреле–июне 1961 г. 71–93% колоний было заселено. От весны к июню численность больших песчанок возросла на этих колониях от 2 до 6,8 экз./га. Форпостные колонии были большей частью одиночные, или объединены в небольшие группы, с расстоянием друг от друга в 10–12 км. Вдоль берега р. Урал поселения были более плотными. Ближе к границе количество мелких колоний возрастает. Так, в краевой зоне ареала колонии с числом выходов до 20 составили 15%, средние, с числом выходов от 21 до 69–63%, а крупные, с 70 и более выходами – 22%. В срединной части ареала на Урало-Эмбинском междуречье эти цифры составили соответственно 6, 38 и 56%. На краю ареала 64% колоний было приурочено к антропогенным элементам ландшафта, насыпям, кладбищам, развалинам землянок, и только 10% располагалось на равнине.

М.А. и Л.А. Дубяньские (1990) в оптимуме ареала (Приаральские Кара-Кумы) рассмотрели структуру колоний большой песчанки и выявили 6 типов поселений в благоприятных биотопах. Наиболее прочные и обширные поселения образуют ленты и как бы сети из колец. При депрессии численности зверьки сохраняются именно в этих ленточных поселениях. Такие поселения шириной около 50 м имеют постоянную обитаемость 50% и выше, тогда как в поселениях вне их – около 5%. В оптимуме ареала ленточные поселения приурочены к сухим руслам (склоны) с мощным аллювием, к шлейфам песков, древним насыпям, дамбам, каналам. Колонии, расположенные по склонам древних русел, наиболее сложно устроены и прочны.

В целом движение ареала большой песчанки к северо-западу, отмеченное с середины до конца XX в., соответствует ландшафтным изменениям в южной части области. На рис. 119 и 120 показано продвижение на север границы ареала большой песчанки с 1949 по 1997 гг. Средняя скорость смещения границы ареала составляет 4–4,5 км/год, как это отмечал для периода 1950–1975 гг. в Северо-Восточном Прикаспии А. А. Лавровский (1977). Однако даже визуально на этом рисунке видно, что скорость продвижения не всегда была равномерной. По нашим подсчётам, в 1947–1957 гг. скорость смещения границы составила около 10 км/год, в 1967–1963 гг. – около 13, а затем замедлилась: в 1963–1972 гг. она составила около 5 км/год, в 1972–1988 гг. – 1,7–1,8, а в 1988–1992 гг. – всего 0,3. В 1996–1997 гг. граница практически не двигалась, местами даже несколько отступила к югу. В 2003–2007 гг. граница ареала вида вне поймы р. Урал отступила на 15–17 км от прежнего уровня со скоростью около 3 км/год.

В междуречье Эмба-Урал (Сильверстов, 1979) продвижению большой песчанки способствовали железные дороги, буровые вышки, газо- и нефтепроводы, заросли бурьянов у стоянок животноводов. В Западно-Казахстанской области, как уже отмечалось, большая песчанка также расселяется вдоль дорог, заселяя валы, кучи мусора, развалины землянок, кладбища, и лишь позже выходит с этих мест на плакоры.

Из рис. 121 видно, что в 1979 г. (начало освоения песчанками изучаемой территории) крупноостровные поселения их встречались только в двух местах на территории стационара Райгородок в Гурьевской области – на юго-востоке (район Асылбекского озера) и меньше – на юго-западе стационара, в районе Индерского поднятия. На большей части вновь освоенной территории встречались или одиночные или мелкоостровные колонии. Ленточные поселения на территории Западно-Казахстанской области если и встречались, то были невелики и в основном располагались южнее. К 1997 г. на территории Западно-Казахстанской области сформировались как ленточные поселения большой песчанки – вдоль левого берега р. Урал длиной не менее 60 км с очень высокой плотностью (более 30 экз./га), так и диффузные поселения с низкой плотностью (1–5 экз./га). Между ними находятся островные поселения, содержащие по 5–10 колоний на га.

8.3.2.5. Заключение к разделу о большой песчанке

Исходя из наблюдений УПЧС и литературных данных (табл. 92), можно воссоздать следующую картину заселения большой песчанкой новых территорий в районе Северо-Восточного Прикаспия. В первые 5–20 лет на новой территории возникают отдельные

Таблица 92. Численность больших песчанок и плотность колоний на вновь занимаемых и давно освоенных территориях

Возраст поселений, лет	Место	Годы учётов	Зверьков на га	Колоний на га	%% заселённости колоний	Зверьков на колонию	Автор
2–4	Юго-восток ЗКО*, Зауралье	1963–1967	нд	0.36 и менее	85.7–100	До 13	УПЧС
10–20	Юг Гурьевской обл. до пос. Карманово	1961	Около 4 (2–6.8)	0.006	71–93	нд	Радченко с соавт., 1963
20–30	Граница Гурьевской и ЗКО к востоку от р. Урал	1977–1994	5–10	3–4	73,8–84,3	3–7, до 17–20	УПЧС
30–35	юго-восток ЗКО, ленточные поселения	1996	36	4.8	нд	7–8	УПЧС
То же	Там же, диффузные поселения	1996	3.1	1.1	нд	нд	УПЧС
35–44	Там же, ленточные и диффузные То же	2003–2007	7.6	5.0	30.3	1.5	УПЧС
старые	По р. Эмбе	1949	5–28.2	3.2–5.2	нд	Около 8	Ротшильд, Постников, 1965
Древние поселения в оптимуме ареала	Северные Кызыл-Кумы	1951–1957	нд	Более 5	37	Около 3	Ротшильд с соавт., 1966
	Алма-Атинская обл.	1929–1939	12.6 (4–25)	4.1 до 11	72 до 100	4.7	Камбулин, 1941

* ЗКО – Западно-Казахстанская обл. нд – нет данных

форпостные поселения с небольшой плотностью колоний. Процент заселённости этих колоний и число зверьков в них повышено. Колонии б.ч. мелкие, с простым устройством нор, сильно разобщены. Одна колония от другой отстоит на 10–12 км. Выживаемость зверьков в таких колониях низкая. Мелкие колонии с числом выходов до 20 в это время составляют 15%, а крупные, с числом выходов более 70–22% (Радченко с соавт., 1963). В поселениях, расположенных ближе к центру ареала, доля крупных колоний возрастает до 56%, мелких – падает до 6%. Колонии в новых поселениях приурочены к антропогенным элементам ландшафта (где зверьков привлекает, скорее всего, рыхлость почвы) и всего 10% располагается на плакоре. Через 20–30 лет после заселения территории плотность песчанок и колоний на га возрастает, достигая значений, сравнимых с давно заселёнными частями ареала, но заселённость колоний по-прежнему велика, как и число зверьков на 1 колонию. Эти параметры лишь слегка снижаются через 20–30 лет после заселения по сравнению с таковыми через 10–20 лет после заселения.

В период 20–30 лет после заселения кружево поселений во вновь заселённой части ареала уплотняется, колонии сближаются, растут, поселения приобретают ячеистый характер. В благоприятных участках на 30–35-й годы после заселения начинают формироваться ленточные поселения с повышенной плотностью колоний и высокой плотностью зверьков на га. Они, как и в центре ареала, являются наиболее стабильным типом поселений с хорошей выживаемостью зверьков. Вокруг, в менее благоприятных местах, располагаются диффузные колонии с меньшей численностью и более высокой смертностью. Если

в центре ареала поселения большой песчанки почти сплошь занимают огромные территории как на плакорах, так и в понижениях рельефа (Камнев с соавт., 1959; Ротшильд с соавт., 1966 и др.), то продвижение к северу при заселении новых территорий происходит в основном по антропогенным элементам ландшафта. Современную северную границу ареала большой песчанки И. М. Громов, М. А. Ербаева (1995) проводят южнее оз. Индер на ст. Сагыз и далее на пос. Челкар. Однако исследования зоологов Уральской и Гурьевской ПЧС показали, что к началу XXI в. она проходит в районе р. Урал более чем на 60 км севернее, на широте пос. Калмыково.

8.3.3. Степная пеструшка: изменения численности и ареала во времени

Степная пеструшка отмечена Ю. М. Раллем (1935) в Урде, по северной кромке Волго-Уральских песков, в 20–25 км к юго-западу от Новой Казанки (Шевченко, 1965). Численность вида в Западно-Казахстанской области очень изменчива. Зверёк был обычен до середины или конца XIX в., позднее вымер и снова стал появляться лишь с 30-х гг. XX в. В 1932 г. степных пеструшек ловили у пос. Новый Уштаган. Массовое размножение было отмечено в 1948 и 1953–1956 гг. на юге и севере области, когда степные пеструшки распространились на юг до центра Волго-Уральских песков. (Млекопитающие Казахстана, 1978), рис 60. В 1942–1962 гг. пеструшки встречались в 6 районах области, особенно часто – в Казталовском и Фурмановском, на юге Джангалинского и Тайпакского районов (Шевченко, 1963). Зоолог УПЧС В. Г. Попов установил, что в окрестностях Нового Уштагана весной 1947 г. плотность пеструшек составляла 0.86, а в июле – 0.29 экз./га по злаково-полянному ассоциации в ашиках. Эти местообитания занимали около 7% территории. В 1948 г. там же был подъём численности вида до 5–10 экз./га в обитаемых участках. В 1949 г. подъём сменился депрессией численности с плотностью в 10 раз меньшей (0.5–0.1 экз./га). Причина депрессии – неблагоприятные погодные условия (зима с оттепелями и заморозками, засушливое, бескормное лето 1949 г.). В 1949 г. пеструшки плохо размножались, была высокая смертность молодых. В песках они отсутствовали. На северо-западе области степные пеструшки придерживались в начале и середине 50-х гг. Чижинско-Балыктинской депрессии, где численность их была более устойчива, чем на водораздельных равнинах. В 1953–1956 гг. в этих местах обилие вида характеризовалось максимальным числом 2990 входов нор на га (Ходашова, 1960). В 1950–1955 гг. в Чижинско-Балыктинской лиманной депрессии численность степной пеструшки была высока и устойчива. Резкое снижение обилия зверьков вызывало там лишь сильное заливание нор из-за бурного таяния снегов в 1952 г. (Ходашова, 1960).

В Джаныбекском районе в 1953 г. степная пеструшка была более многочисленна в участках чрезмерного выпаса, т.к. там было больше мятлика луковичного, чем на участках с умеренным выпасом (Динесман, 1960). В Джангалинском районе рост численности степной пеструшки отмечен в 1952 г.: весной на 1 га учтено в среднем 1.5 зверька: в точке Куян-Кузь их оказалось в апреле 2.4, в мае – 2.9, в июле – 4.5. В 50-х гг. у посёлка Новая Казанка их бывало до 600 экз./га, а в 60-х гг. они уже встречались единично (Демяшев, 1964). Пик численности, максимальный за последние 80 лет, длился с 1953 по 1955 гг.

Картина размещения пятен различной численности степной пеструшки в окр. стационара Новая Казанка в эти годы представлена, по данным В. Л. Шевченко, 1965 (рис. 123а и 123б). На Урдинском стационаре в 1953 г. численность составляла 6.1 экз./га. В 1955 г. пеструшку отлавливали там же в мелко-бугристых песках по западному краю песков; осенью произошло сокращение численности. В районе стационара Кзыл-Капкан (куда относятся и т. Куян-Кузь) численность составляла всего 0.2–0.3 экз./га, но уже в 1961 г. начался новый подъём численности; на территории б. 5-го аулсовета в ашиках и по краю песков было отмечено 2.4 экз./га, а осенью в районе стационара Кзыл-Капкан численность зверька достигла 41 экз./га.

В районе Джаныбекского стационара степная пеструшка была найдена в 1965 г. в гнезде кобчика, а затем до 2004 г. не обнаруживается (Линдеман с соавт., 2005). В 70-х гг. пеструш-

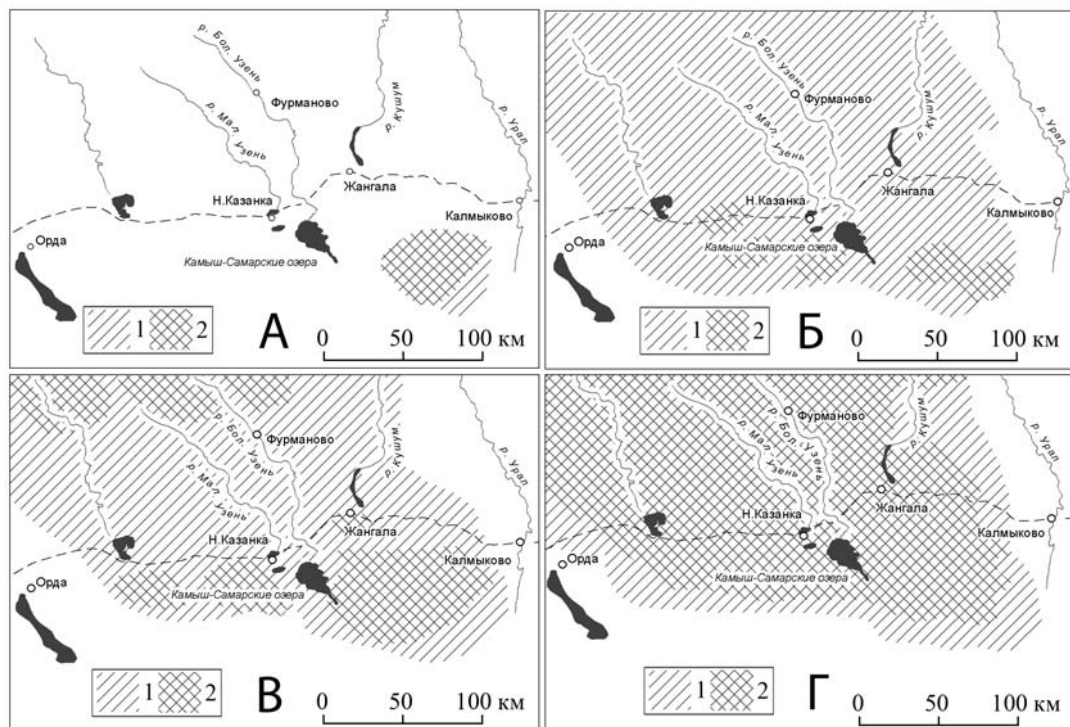


Рис. 123а. Изменение по годам численности и размещения степной пеструшки в области (Шевченко, 1965): А – 1948 г., Б – 1952 г., В – 1953 г., Г – 1954 г., 1 – места среднего обилия; 2 – места высокого обилия

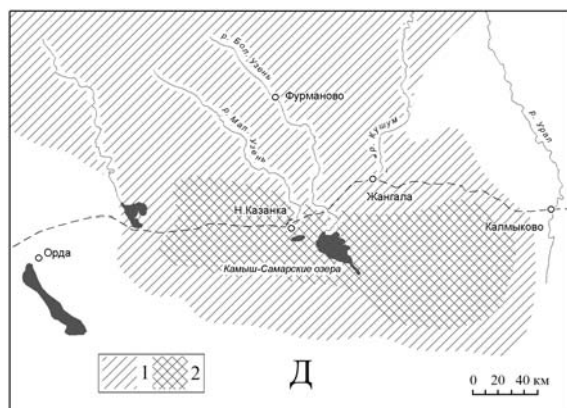


Рис. 123б. Изменение по годам численности и размещения степной пеструшки в области (Шевченко, 1965): Д – 1955 г. Прочие обозначения см. рис. 123а.

ки по всей области были немногочисленны. В 1971 г. в районе стационара Кзыл-Капкан весной они были единичны, а к осени исчезли. Осенью следующего года там же они были учтены в количестве 0.01 на 100 лс.; редкими оставались и в 1973–1974 гг. В районе стац. Айбас в 1974 г. наблюдалось локальное повышение численности: если в 1971–1973 гг. регистрировали всего 0.4 экз./га, то в 1974 г. – 3.3. Примерно такой же в этот период была

численность и севернее, в районе стационара Новая Казанка. По данным А. В. Парфёнова и А. К. Гражданова (2002), за период 1976–2002 г. на северо-востоке Волго-Уральских песков выявлено 4 подъёма численности степной пеструшки – в 1978–1979, 1982 и 2001–2002 гг. – небольшие подъёмы, а в 1995 г. – более высокий пик численности. Осенью 2001 г. в одной из точек (ур. Аукетай) было обнаружено так много пеструшек, что почва была вся перерыта, растительность практически отсутствовала. Зимой 2000–2001 г. при небольших морозах в январе были выявлены беременные самки. В пики численности 1978 и 1995 гг. осенняя численность бывала ниже весенней, а в 1982 и в 2002 гг. – в оба сезона численность была равной.

Таким образом, степная пеструшка в Западно-Казахстанской области находится на краю ареала, его граница постоянно меняется («пульсирует»), как и размещение участков территории с высокой и низкой плотностью.

8.3.4. Малый суслик: примеры расселения и гибели популяций

8.3.4.1. Изменения границы ареала на территории Русской равнины

Со второй половины XIX в. по всему югу Русской равнины отмечено расселение малого суслика и усиление его вредоносной деятельности. На Украине в конце XIX в. суслик стал грозным врагом урожая и его истребляли миллионами. Причина расселения – развитие овцеводства. Уплотнение грунта и разреживание растительности, возникающие при интенсивной пастбе овец, весьма благоприятны для сусликов. Малые суслики распространялись и в Ставрополье, где уже в 10–20-х гг. XX в. становится необходимой борьба с ними (Формозов, 1959; 1962). С 30–40-х гг. суслики изучаются и истребляются как активные носители возбудителя чумы на юге Европейской части Советского Союза и на западе Казахстана, ими занимается противочумная система. Скорость продвижения на север ареала малого суслика, по данным Формозова, составляла в те годы роста численности 1.2–2.7 км в год. В 40–50-х гг. XX в. повсеместно начинается падение численности малого суслика. По данным М. Ю. Русина (2013) на востоке Украины от 1950–1955 к 2006–2010 гг. численность малого суслика катастрофически снизилась (от 6.3 млн экз. до 5 тысяч, т.е. примерно в 1260 раз), что дало основание включить вид в Красную Книгу Республики Украина со статусом «уязвимый вид».

В Ставрополье от 1934 к 1949 г. численность сократилась от 39.1 до 6.1 экз./га, к 1962 г. – ещё сильнее (Бабёнышев, Глушко, 1956; Емельянов, 1965). От 1977 к 1988 гг. произошло дальнейшее сокращение численности. Площадь поселений малого суслика здесь сократилась в 8.9 раз (Ткаченко с соавт., 1992). В Волгоградской области (Агафонов, 1969) численность зверька упала от 30–40 экз./га в 1928–1933 гг. до 10–12 в 40–50-х гг. и далее до 0.9–1.1 в 60-х. В Северо-Западном Прикаспии (Ширанович, 1968; Климченко с соавт., 1986 и др.) до 1933 г. численность составляла 30–40 экз./га, в 60–70-е гг. произошёл некоторый подъём численности, вскоре сменившийся спадом; к 1986 г. численность снижается до 1–5 экз./га. В оптимальном участке этой части ареала (Ергенинская возвышенность) численность падает от 20–30 экз./га в 1962–1972 гг. до 5–20 экз./га в 1980–1982 гг. Основная причина этого снижения – неблагоприятное воздействие распашки значительных площадей выгонов и пастбищ под зерновые культуры. П. И. Ширанович (1968) как одну из причин снижения численности малых сусликов в Северо-Западном Прикаспии приводит также увеличение количества осадков с 1949 по 1963 гг. на 25–31.6%. Это привело к росту трав, остепнению пространства полупустыни, что неблагоприятно для сусликов.

В то же время, Н. П. Миронов с соавт. (1952) наблюдали расселение малого суслика в Европейской части СССР. Отмечено, что от 1913 до 1925–1927 гг. за 12 лет граница расселения в районе б. Сталинградской (ныне Волгоградской), Астраханской областей и Ставропольского края сместилась к западу и юго-западу на 45–75 км, т.е. скорость освоения территории сусликами составила около 5 км /год. К 1935 г. граница

сместилась в том же направлении ещё на 50 км (скорость около 6 км/год). С 1935 по 1950 гг. суслик ежегодно заселял территорию около 70 тыс. га, продвигаясь со скоростью 1.2–2.6 км/год. В целом граница продвинулась примерно на 100 км. Это происходило в условиях более мозаичного ландшафта, когда малые суслики селились преимущественно на выгонах, где первоначальная численность составляла до 2 экз./га. Курганчики образовывались в течение нескольких лет. Численность молодых поселений малого суслика в тех условиях не превышала 10–12 на га. Популяция была более подвижна, чем на исходной территории, с большей кормовой активностью и большей долей временных наклонных (защитно-кормовых) нор. Гнёздовые камеры в постоянных норах располагались мельче (89 см), чем в Астраханской области (146 см) из-за более высокой влажности почвы в новом районе.

Для северной границы ареала малого суслика в районе от Днепра до Саратовской обл. В. В. Груздев (1968) отмечает, что распространение к северу ограничивается недостатком участков целины с полупустынной растительностью. В междуречье Днепр – Северский Донец поселения этих зверьков существуют без значительного смещения около 100 лет. В 20-х гг. XIX в. малые суслики жили по р. Орель, и с тех пор до 1968 г. (срок наблюдений) граница их ареала не смещалась. В то же время, несколько восточнее, в междуречье Волги и Дона (Среднее Подонье), наблюдалось расселение малых сусликов к северу и северо-западу (Барабаш-Никифоров, 1964). Так, в 1915–1925 гг. они расселились примерно на 30 км (скорость смещения границы около 3 км/год, с 1925 по 1940 гг. – на 15–20 км (скорость около 1 км/год), а с 1941 по 1950 гг. – на 55 км (5.5 км/год – возможно, расселение шло ускоренно из-за сокращения посевных площадей во время войны); всего за 35 лет

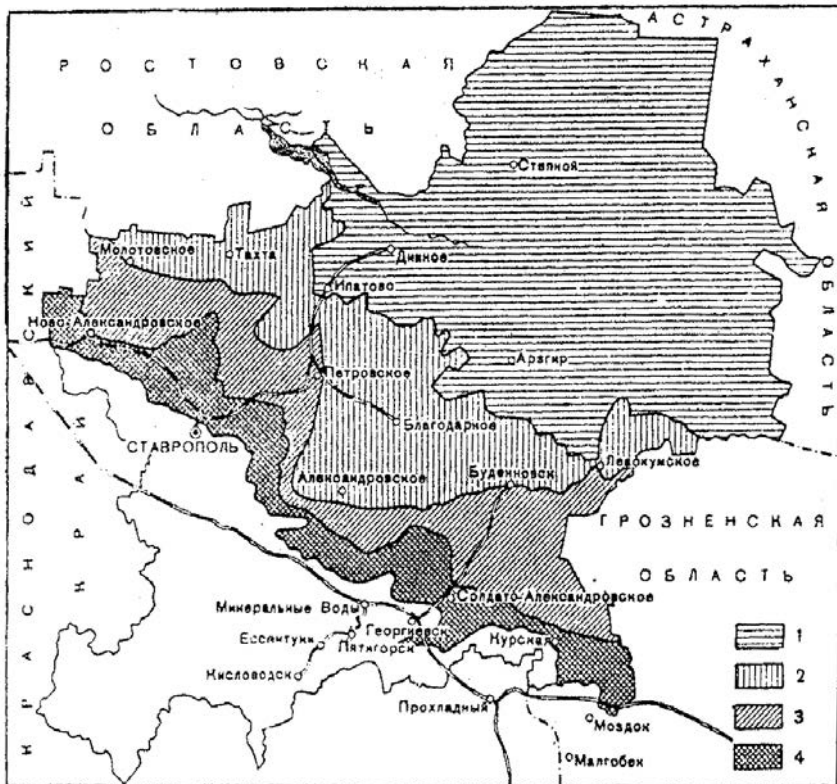


Рис. 124. Смещение границ ареала малого суслика в Ставропольском крае (по Бабенышеву, Глушко, 1956). 1–1913 г.; 2–1925–1927; 3–1935 г.; 4 – 1950 г.

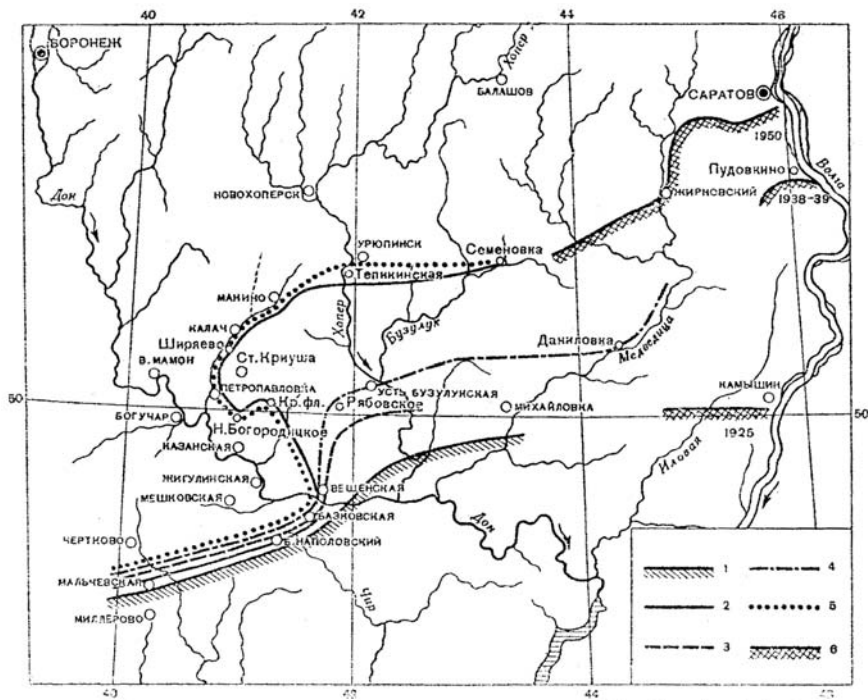


Рис. 125. Смещение границ ареала малого сулика в Европейской части России в 1915–1961 гг. (по Барабаш-Никифорову, 1964). 1 – граница до 1915 г. 2–1961 г. 3–1925г. 4–1940 г. 5 – 1950 г. 6 – граница ареала малого сулика в Поволжье по данным саратовских зоологов в 50-х гг. XX в.

граница здесь сместилась на 120 км, скорость её смещения составила около 3.4 км/год. В дальнейшем расселение малого сулика на север прекратилось и началось сокращение ареала, которое шло с середины до конца XX в. Смещение границ ареала малого сулика в Европейской части России в XX в. показано на рис.124–125.

8.3.4.2. Изменения границ ареала малого сулика в Западном Казахстане

Подробная характеристика численности малого сулика на изучаемой территории приводится в ч. 2, в данном разделе рассмотрено лишь сокращение южной части ареала по материалам учётов УПЧС за 1933–2005 гг. В пессимальном для малого сулика участке ареала – на севере и в центре Волго-Уральских песков в связи с изменением биоценозов под влиянием климатических перемен от 1933 г. к 2000-м гг. произошло резкое снижение численности и практически полное исчезновение ранее обычного вида – малого сулика.

Северная и центральная части Прикаспийской низменности в пределах области сложены хвалынскими отложениями – аллювиальными на поверхности и морскими – на глубине 1.5–2 м. Западная часть этого района в Богардайскую фазу регрессии Хвалынского моря представляла собой дельту реки Кушум, что подтверждается сохранившимися до наших дней многочисленными сорами, озёрами, разливами рек, ложбинами. На параллели пос. Новая Казанка ландшафт становится мозаичным, начинают встречаться хорошо задернованные, закреплённые отдельные песчаные бугры, представляющие собой начало Волго-Уральских песков, которые перемежаются равнинными полынно-злаковыми участками с песчаной почвой (ашиками) и соровыми депрессиями. К югу этот ландшафт постепенно переходит в основной массив песков. Условно переходная зона между песчаной и степной

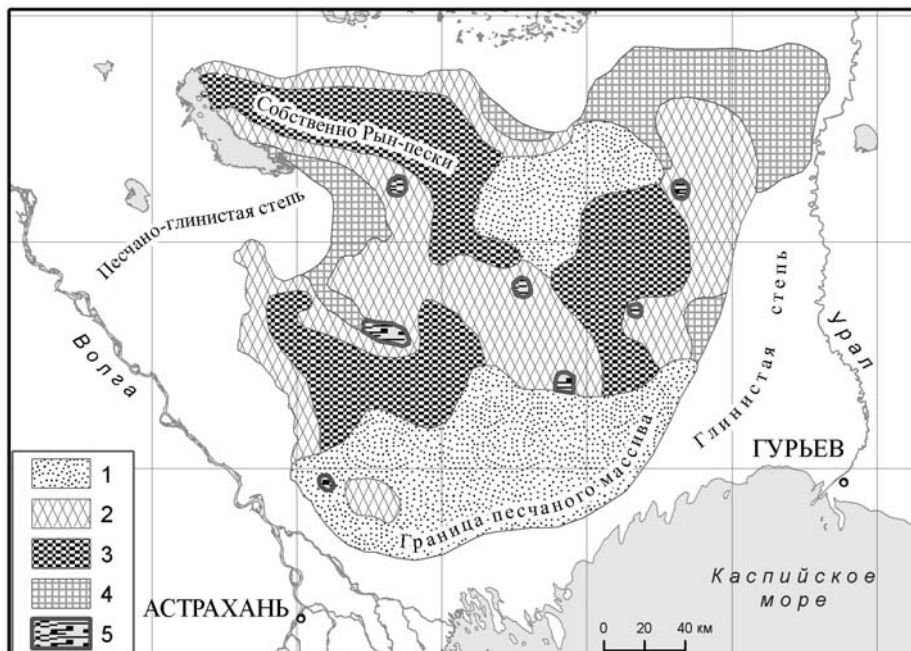


Рис. 126. Ландшафты Волго-Уральских песков (по Ю.М. Раллю, 1937) 1 – Барханные сыпучие пески, лишённые ашиков и малых сусликов; 2 – пески с обильными ашиками на расстоянии 1 – 3 км друг от друга; 3 – пески с редкими ашиками на расстоянии 5 – 15 км друг от друга; 4 – песчаные степи с грядами барханных песков; 5 – глинистые останцы среди песков.

частями составляет 40–50 км. В пределах Волго-Уральских песков малый суслик приурочен в основном к древним останцовым участкам глинистых ландшафтов среди песков. Подобные участки и обитающих на них малых сусликов впервые описал Ю.М. Ралль (1937), рис. 126. Он считал, что заселение малыми сусликами песков произошло после отступления Хвалынского моря по мере возникновения травянистой и полупустынной степи с озёрами и лагунами. Пески представляют собой толщу каспийских отложений, скреплённую илом и глиной. Возникновение сыпучих (разбитых) песков относят к 2000 г. до н.э., когда здесь началось развитие скотоводства. Особенно активно разбитые пески стали развиваться в XIX в., когда местность заселили современные казахи. Развитие скотоводства, пожаров, покосов приводит к тому, что площадь разбитых песков увеличивается, а степные участки подвергаются инсуляризации.

Ландшафты Волго-Уральских песков во времени достаточно динамичны, как и их животное население. В связи с вековыми колебаниями уровня Каспийского моря (Лавровский, 1959; Масловец, 1965; Тропин, 1968а) граница ареала малого суслика меняется, пульсирует, что характерно и для других видов, обитающих здесь же. Так, у южной границы ареала, в районе Западного Устюрта (Ланкин, 1979) малый суслик обитал, придерживаясь антропогенных биотопов и понижений. Выпас скота, активно развивавшийся в 60-х гг. XX в., был благоприятен для расселения зверьков к югу, которое происходило даже в засуху, вдоль дорог, поскольку там была наиболее обильная кормовая база. На юго-восточной границе ареала малого суслика, в Северном Приаралье, по Н. А. Никитиной (1960), в середине XIX в., когда из-за низкого уровня Аральского моря его острова были соединены с берегами, малый суслик на них отсутствовал, что свидетельствует, по мнению автора, о том, что эти зверьки вселились в Северное Приаралье с севера позже, уже в XX в., когда с подъёмом вод Арала острова отделились от материка.

В 30-е гг. южная граница распространения малого суслика в Волго-Уральских песках проходила примерно по 48°51' с.ш. (Ралль, 1937) по северной границе южного массива сыпучих барханных песков, где нет ашиков. На глинистых островах среди песков Бес-Чохо, Сасык-Тау, Мын-Тюбе Тау (рис. 126) на увалистых возвышенностях площадью от нескольких сотен до десятков тысяч га, заросших степной растительностью, в те годы численность малого суслика составляла 9–12 в крупных и 2–5 экз./га – в мелких островах глинистых грунтов. Глинистые участки представляют собой древние дочетвертичные возвышенности морского дна, которые при хвалынском отступлении моря к югу осушились в первую очередь. Древний характер глинистых останцовых массивов в песках подтверждают находки в Бес-Чохо реликтов глинистой полупустыни – желтобрюхого полоза, такырной круглоголовки и скорпионов (Ралль, 1937).

Другой благоприятный для малых сусликов элемент песчано-пустынного ландшафта – ашики – участки задернованной рыхло-песчаной степи площадью до 1000 га. Эти участки непостоянны, мелкие ашики часто поглощаются разбитыми песками. В центре Волго-Уральских песков (стационары Новый Уштаган, Сасыктау) в 30-х – начале 40-х гг. XX столетия малые суслики были обычны. Ю. М. Ралль и М. П. Демяшев (1937) отмечают, что здесь во втором квартале 1934 г. плотность их составляла 6.1 экз./га. В 1933–1935 гг. в Денгизском районе Гурьевской области (куда входила и территория Ново-Уштаганского стационара) добывалось в год от 6.6 до 13 тыс. шкурок малого суслика в год, в среднем за три года 9.7 тысяч, а на стационаре Новый Уштаган противочумный отряд добывал ежегодно до 612, в среднем 290 малых сусликов (Ралль с соавт., 1937). Довольно много было там сусликов и в начале 40-х гг.: весной 1941 г. зоологи ПЧС наблюдали здесь до 11.2 экз./га, к 1943 г. численность снизилась до 5, а к 1944 г. – до 1.7. Позднее малый суслик в центре песков исчез. В числе факторов исчезновения зоологи тех лет называют масштабные истребительные работы против суслика 1939–1941 гг., засуху и другие погодные отклонения. Работавший в Новом Уштагане в те годы зоолог В. Г. Попов отмечает, что условия жизни в песках для малого суслика были недостаточно благоприятны. Так, в конце мая пырей простёртый там уже усыхал, а ничего равноценного ему в кормовом отношении не оставалось. Таким образом, «ещё задолго до массового залегания ... все они [молодые суслики] попадают в неизбежно неблагоприятные кормовые условия» (из отчёта Уштаганского стационара за 1946 г.). В 40-х гг. XX в. в центре Волго-Уральских песков малые суслики заселяли преимущественно присоровые солонцовые супесчаные и суглинистые ашики, где их плотность обычно была повышена до 9 и более экз./га против средних для стационара 1.5–3 экз./га. Реже малые суслики встречались на ашиках, переходных от мелко-бугристых песков (4) или на равнинно-кочковатых мелко-бугристых песках (2.7). На песчаных полынно-злаковых ашиках численность сусликов была низка – 0.25 экз./га, а на крупно-бугристых песках, сорах и в барханных песках суслики не обитали. Благоприятные для малого суслика участки в эти годы занимали 6–10% территории Южного песчаного стационара (по материалам отчётов противочумной станции). С 50-х гг. началось неуклонное снижение численности малого суслика в центре Волго-Уральских песков.

Малый суслик в этих местах является одним из компонентов природного очага чумы; в степной части он – основной носитель инфекции, а в песчаной – второстепенный, вслед за песчанками. Однако на северной кромке песков, где участки освоены человеком и наиболее благоприятны для сусликов, где излюбленные зверьками биотопы – «ашики» занимают более 50% территории, этот вид иногда может играть главенствующую роль в эпизоотиях. Поэтому изменения численности малого суслика в этом районе представляют не только общебиологический, но и эпизоотологический интерес. Изъятие вида из природного очага может привести к серьёзным изменениям в структуре очага, в эпизоотической и эпидемиологической ситуации.

Для Северо-Восточного песчаного района (стационар Кзыл-Капкан) характерна более высокая численность сусликов, чем в центре песков, но значительно более низкая, чем севернее, в более благоприятных для вида участках. Так, на северо-востоке Джангалинского района, на территории Кисык-Камышского стационара, где главное место занимают степные участки, многолетняя средняя численность сусликов до 1980 г. составила 10.5 экз./га; южнее, в окрест-

ностях Новой Казанки (переходная полоса от степи к пескам)—8.2 экз./га, местами превышала 20 экз./га; ещё южнее, в Кызыл-Капкане (северо-восточная часть Волго-Уральских песков) она была равна в среднем 5.2, до 10, а в центре песков—всего 0.5 экз./га. Поселения сусликов в 70-х гг. на территории Кызыл-Капканского стационара были обычными. Так, работая в 1973 г. в этом отряде, зоологи Г.А. Медзыховский и В.И. Маштаков сообщают в отчёте: «Малые суслики встречаются здесь не только на участках глинистой полупустыни и на ашиках, но и в закреплённых мелко-бугристых песках по берегам соров, а в период расселения молодняка бывали многочисленными даже в сплошных зарослях тамариска».

При этом в 1965 г. на северо-востоке Волго-Уральских песков много сусликов—19, до 41 экз./га—было только на небольших глинистых ашиках на понижениях с выходом солонцеватых почв на поверхность. На большей части территории стационара Кызыл-Капкан (Северо-Восточный песчаный ЛЭР) к западу (вглубь песков) в мелко-бугристых песках и на ашиках численность сусликов не превышала 1–2 экз./га. Севернее, на стыке с Приуральным полупустынным ЛЭР, к северу от дороги Калмыково—Новая Казанка при средней численности сусликов 1–5 экз./га численность была повышена до 10–15 экз./га на выгонах, у посёлков, летовок, колодцев. В песках стационара Урда малый суслик в 70-х гг. XX в. был малочислен и придерживался самых окраин песков. Заметное снижение численности сусликов началось в центральной части песков в 1980–1982 гг., а на севере песков (территория Кызыл-Капканского стационара, площадь обследования 456 тыс. га)—в 1984–1986 гг. Снижение численности зверьков в этот период характерно для сусликов по всей территории области, но там оно не носило столь катастрофического характера, не приводя к исчезновению вида на ряд лет.

Если в Приуральном пустынном участке (стационар Калмыково) тренда численности не обнаружено, то в Северо-Восточном песчаном районе и далее вглубь Волго-Уральских песков, на территориях Кызыл-Капканского и Южного песчаного стационаров за последние 25–30 лет (с 1968 по 90-е гг.) наблюдается постепенное снижение численности, а затем и почти полное исчезновение малых сусликов.

В 1985 г. депрессия перешла границу песков и охватила прилежащие степные участки. Так, на стационаре Кысык-Камыш снижение численности наблюдалось с 1985 г., когда численность была ещё 12.4 экз./га. В 1989 г. она упала до 4.5, а в 1991 г.—до 1.5. В какой-то мере в снижении численности были повинны и эпизоотии чумы, постоянно отмечаемые на северо-востоке песков в 1978–1997 гг. В песках Урды численность сусликов к 1996–1997 гг. упала до 0.2 экз./га, а в Джангалинском районе по северной кромке песков сохранились лишь небольшие островные поселения с плотностью 3–5 экз./га.

Наиболее высокие показатели численности на стационарах Новая Казанка, Кызыл-Капкан, Южный песчаный отмечены в 1938–1951 гг. После этого в течение полувека происходит последовательный спад численности, приведший к почти полному исчезновению малого суслика в песчаных ландшафтах Волго-Уральских песков и к значительному спаду численности вида на их окраинах. Наиболее подробные наблюдения были проведены на стационаре Кызыл-Капкан в северо-восточной части Волго-Уральских песков, где суслика учитывали в течение 25 лет (1968–1993 гг.) и позже, когда численность сусликов там была уже близка к нулю. Если до 1983 г. поселения сусликов здесь были обычны, а численность зверьков составляла 5–8, местами 19–20 (табл. 93), а в оптимальных микроучастках—до 40 экз./га, то с 1983 г. начался спад численности, приведший к почти полному исчезновению зверьков с 1994 до 1997 г.; в 1998 г. было учтено 3 экз./га, но уже на следующий год их опять не было, и лишь в 1999 г. учтено 0.3 экз./га (рис. 115). Заметного роста численности не отмечено и в последующие годы. Ещё более глубокая депрессия численности малых сусликов отмечена для центра Волго-Уральских песков (Южный песчаный стационар), где численность сусликов снизилась до единичных экземпляров на десятки квадратных километров. Соответственно, на северной окраине Волго-Уральских песков (стационар Новая Казанка) депрессия численности была выражена менее ярко, полного исчезновения зверьков не отмечено. Эти процессы привели к тому, что южная граница обитания малого суслика в междуречье Волга-Урал сдвинулась к северу (Окулова с соавт., 2005). В резуль-

Таблица 93. Динамика численности малого суслика на Северо-Восточном участке Волго-Уральских песков (стационар Кзыл-Капкан)

Год	Всего поймано зверьков	Из них малых сусликов, %%	Число сусликов на 1 га
1982	2205	29.7	7.8
1983	2565	14.3	4.3
1984	2708	8.6	4.8
1985	1987	6.9	3
1986	2478	1.05	1.8
1987	1966	0.2	0.5
1988	2639	0.03	0
1989	1175	0.08	0
1990	2134	0.14	0.5
1991	1888	0.11	0
1992	2727	0.07	0.2
1993	1479	0.2	0.1
1994	1103	0.09	0
1995	466	0	0

тате малый суслик выпал из эпизоотической цепи циркуляции чумной инфекции на территории Волго-Уральских песков, что привело к снижению эпизоотического потенциала природных очагов чумы на этой территории. В районе Калмыковского стационара численность малого суслика за 64-летний период не претерпела существенных изменений, сохраняясь примерно на одном уровне в 8–10 экз./га. Южнее, в центре песков численность суслика также не восстанавливается до сих пор (2009 г.).

Каковы же причины столь удивительного природного явления как массовое исчезновение вида с большой территории, вернётся ли он обратно, или навсегда выпал из биоценозов Волго-Уральских песков и выключился из эпизоотического чумного процесса, протекающего в песках? При рассмотрении картины многолетней динамики численности суслика в разных частях области (ч. 2), отмечено, что кривые многолетних изменений численности в разных частях области схожи, но находятся на разных уровнях – в оптимальных участках – на более высоком уровне, что позволяет рассматривать падение численности с начала 80-х гг. до настоящего времени как процесс простого и недолговременного снижения численности, тогда как на юге ареала, в условиях сниженной численности дальнейшая депрессия выглядит как вероятное исчезновение. Поскольку нам неизвестны какие-либо конкретные эксклюзивные причины, приведшие к депрессии численности сусликов на юге ареала, мы считаем, что депрессия произошла под воздействием климатических сдвигов, приведших к ухудшению условий роста, наживки и зимнего выживания зверьков, а это, в свою очередь, привело постепенно к почти полному исчезновению вида из этих мест. Тренд численности сусликов здесь очень заметный, отрицательный (рис. 114):

$$y = e^{0.2847 + 0.3377x - 0.01674x^2}$$

где y – численность, x – порядковый номер года, начиная с 1968 г. $R=0.861$, т.е. колебания численности сусликов в этом участке более чем на три четверти определяются тенденцией к снижению численности. $F= 68.226$ $p=0.0$.

Статистический анализ факторов, влияющих на уровень численности малого суслика в Северо-Восточном песчаном ЛЭР (стационар Кзыл-Капкан) показал, что здесь, как и в других районах, огромную роль играют факторы предыдущего года (табл. 94). Среди них наиболее существенны осадки марта – августа, декабря и года в целом, а также температуры весны, лета и года в целом. В данных условиях сусликов бывает больше после года, в целом тёплого и влажного, с небольшим количеством осадков в январе, но большим – в феврале – мае. Количество осадков в мае – июне благоприятно небольшое, а температура –

Таблица 94. Факторы, воздействующие на динамику численности малого суслика на территории Кзыл-Капканского стационара (Северо-Восточный песчаный ЛЭР, 1968–1993 гг.)

Фактор	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Факторы предыдущего года					
Температура					
апреля	$y = e^{-0.3907 + 0.4817x - 0.02772x^2}$	∩	0.366	4.91	0.020 3
мая	$y = 1/(20510000/x - 0.0000001079)$	∩	0.204	5.13	0.0001
июня	$y = e^{-0.02518 + 0.3694x - 0.01329x^2}$	∩	0.514	10.56	0.001
июля	$y = e^{-0.01861 + 33.87/x}$	∩	0.217	5.25	0.0001
августа	$y = e^{-0.02817 - 0.007855x + 0.003039x^2}$	∩	0.320	4.47	0.0249
сентября	$y = e^{-21.52 + 0.09754x}$	∩	0.254	6.12	0
октября	$y = e^{0.441 + 0.1209x}$	∩	0.141	3.29	0.0038
ноября	$y = e^{1.178 + 0.2124x}$	∩	0.373	11.89	0
декабря	$y = 11.12 + 2.12x + 0.1433x^2$	∩	0.419	6.13	0.0098
зимы	$y = 18.08 + 0.9867x + 0.1766x^2$	∩	0.343	4.18	0.033 9
лета	$y = e^{0.00565x - 0.3705}$	∩	0.379	9.16	0
осени	$y = e^{-0.1004x - 0.5477}$	∩	0.488	14.32	0
Среднегодовая температура	$y = 1/(51560000/x - 6478000)$	∩	0.248	4.62	0.0006
Осадки января	$y = e^{0.8407 + 2.994/x}$	∩	0.161	3.83	0.0013
февраля	$y = e^{0.6107 x^{0.2596}}$	∩	0.097	2.24	0.0338
марта	$y = e^{0.513 x^{0.3777}}$	∩	0.263	6.79	0
апреля	$y = e^{0.5439 x^{0.3343}}$	∩	0.217	5.27	0.0001
мая	$y = e^{1.065 + 0.03701x - 0.001105x^2}$	∩	0.468	9.25	0.0016
июня	$y = 1/(80000 + 0.92/x)$	∩	0.307	9.73	0.
июля	$y = 3.779 + 0.1827x - 0.01703x^2 + 0.000294x^3$	∩	0.359	3.55	0
августа	$y = 1/(79960x - 738500)$	∩	0.189	4.90	0
декабря	$y = 2.607 + 0.4721x - 0.03066x^2 + 0.0005135x^3$	∩	0.371	3.54	0.035
весны	$y = e^{0.292 x^{0.3306}}$	∩	0.16	2.86	0.0115
осени	$y = e^{0.3686 x^{0.2681}}$	∩	0.139	2.43	0.0269
Годовая сумма осадков	$y = e^{0.1696 + 0.006556x}$	∩	0.285	5.18	0.0003
Уровень Каспия	$y = 1/(0.09613x - 2.493)$	∩	0.259	4.54	0.0007
Солнечная активность	$y = e^{0.1269 x^{0.2249}}$	∩	0.286	7.62	0
Гравитация без знака	$y = e^{0.2359 x^{0.2719}}$	∩	0.184	3.61	0.0026
Численность сусликов весной	$y = e^{0.2118 x^{0.8397}}$	∩	0.797	82.37	0
Факторы года учёта					
Осадки января	$y = e^{0.6611 + 0.219x - 0.009448x^2}$	∩	0.579	13.72	0.0003
марта	$y = e^{0.803 + 0.03873x}$	∩	0.150	3.18	0.0053

повышенная в мае и относительно прохладная – в июне. Особенности погод весной и в начале лета особенно сильно влияют, по-видимому, на развитие трав и условия роста и наживровки молодых зверьков, а также для наживровки взрослых особей, составляющих зимующее поголовье. В предыдущем году благоприятны также повышенное количество дождей в июле, но сухой август и снежный декабрь. Сусликов в данном ЛЭР бывает больше также после лет с высокой солнечной активностью и значительным отклонением от нуля уровня гравитации. Заметного непосредственного воздействия колебаний уровня Каспия на численность не выявлено. Относительно температур следует отметить, что для численности сусликов весной следующего года здесь благоприятны прохладные апрель, июнь и июль, тогда как температуры мая и все температуры за конец года (август–декабрь) благоприятны повышенные.



По-видимому, в условиях повышенной влажности нор в песках, когда энергетические затраты при спячке выше (Сунцов, 2005), чем в глинистой пустыне, температуры осени и зимы особенно сильно воздействуют на выживание сусликов. Именно большой набор значимо и положительно воздействующих факторов температуры во второй половине года обуславливает положительную зависимость численности сусликов от среднегодовой суммы температур предыдущего года. Здесь ещё больше факторов предшествующего года, чем в Приуральном пустынном ЛЭР (см. Окулова с соавт, 2006 и ч. 2 данной книги), значимо влияющих на динамику численности (22 против 17). В средне-оптимальном Центральном полупустынном ЛЭР таких факторов было меньше (14), а в самом оптимальном – Зауральном степном – ещё меньше (12).

Из факторов предыдущего года следует отметить достоверную связь с колебаниями уровня Каспия. Численность сусликов здесь, как и в Приуральном пустынном ЛЭР, выше в годы с низкими отрицательными значениями уровня Каспия (т.е. при высоком его стоянии). Среди факторов, относящихся к сезонам года, значимо и положительно воздействуют температуры зимы. Для сусликов здесь благоприятна влажная предшествующая весна, прохладное лето, влажная и тёплая осень. Особенно важны температуры лета и осени. ($R=0.379$ и 0.488 соответственно). Значительно влияет на численность в год учёта также и обилие сусликов весной предыдущего года.

Среди факторов года учёта выявлено всего два значимых – осадки января и февраля: благоприятны в обоих месяцах обильные осадки. Сравнение этих данных с другими участками ареала позволяет заметить, что в оптимальном участке (Зауральный степной ЛЭР) нет зависимости численности от годовой суммы осадков предыдущего года. В остальных, менее благоприятных участках, такая зависимость имеется. Она во всех случаях положительная. В то же время, количество осадков в области за период наблюдений значимо уменьшается, что неблагоприятно для сусликов, особенно там, где дефицит осадков больше. К таким относится Северо-Восточный песчаный район (зависимость численности от годовой суммы осадков составляет здесь $R=0.285$ против $0.181-0.185$ в двух других ЛЭР), и там, где тренд падения годового количества осадков наиболее выражен.

Чтобы выявить причины почти полного исчезновения сусликов на юге области, мы выделили группу погодных факторов, сильнее всего воздействующих на численность сус-

Таблица 95. Тренды погодных факторов, наиболее сильно воздействующих на численность сусликов (Кзыл-Капканский стационар)

Фактор	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Осадки января	$y = 13.6 + 15.59/x$		0.077	2.93	0.006
То же мая	$y = 27.45 - 5.39x + 0.6055x^2 - 0.02986x^3$		0.385	5.16	0.0027

ликов (с $R > 0.40$), которых оказалось 5 (табл. 94) было установлено, что у двух из этих факторов имеются значимые тренды (таблица 95).

Оба фактора меняются в неблагоприятную для сусликов сторону, т. е. способствуют снижению их численности. Учитывая, что между предшествующей и следующей на будущий год численностями сусликов есть сильная прямая зависимость (см. выше), становится понятным, что в условиях периферии ареала, где численность разрежена, при неблагоприятном течении погодных процессов (особенно тренд осадков мая) и низкой численности зверьки постепенно вымирают.

При составлении уравнения для количественного прогноза численности сусликов в Северо-Восточном песчаном ЛЭР (по точке Кзыл-Капкан) были использованы наблюдения в этой точке за 1969–1998 гг. Уравнение регрессии, описывающее воздействие метеорологических факторов на динамику численности, включает 6 факторов и имеет следующий вид:

$$y = 59.7818 - 1.1419x_1 - 5.767x_2 - 1.9111x_3 - 0.30239x_4 - 0.25722x_5 + 0.269908x_6 + 0.130823x_2^2 + 0.05475x_3^2 + 0.009448x_4^2 - 0.0047x_6^2,$$

где y – число зверьков на гектар, а x – факторы погоды предыдущего года: x_1 – температура апреля, x_2 – температура июня; x_3 – осадки мая; x_4 – осадки июля; x_5 – осадки декабря; x_6 – годовая сумма осадков. Уравнение описывает 98.6% дисперсии. F- отношение равно 57.01 при 10, 3 степенях свободы, $p = 0.00338$. Все коэффициенты уравнения достоверны при $p < 0.001$ (рис. 127). Соответствие прогнозируемых по этому уравнению и реально наблюдавшихся данных практически полное. Уравнение выполняется в следующем диапазоне значений факторов: x_1 – от 3.6 до 14.7°C; x_2 – от 18 до 26.5°C; x_3 – от 3 до 41 мм; x_4 – от 0 до 85 мм; x_5 – от 9 до 49 мм; x_6 – от 114 до 287 мм. Для проверки уравнения прогноза были использованы данные 1968 года: $x_1 = 8.6^\circ\text{C}$; $x_2 = 21.5^\circ\text{C}$; $x_3 = 10$ мм; $x_4 = 12$ мм; $x_5 = 12$ мм; $x_6 = 171$ мм. При реальном значении численности 3.7 экз./га был получен результат прогноза по этому уравнению 2.3, что хуже, чем по данным обучающей матрицы, но, в сущности, недалеко от истины.

С целью повышения прогностической ценности уравнения в него были введены только факторы предыдущего года. Оценка раздельной роли факторов в данной системе воздействий позволила выявить, что сильнее всего на численность влияют осадки декабря (этот фактор на 34.0% определяет численность); важны также такие факторы как годовая сумма осадков (14.63%), температура июня (13.06%). Слабее влияние осадков июля (10.18%).

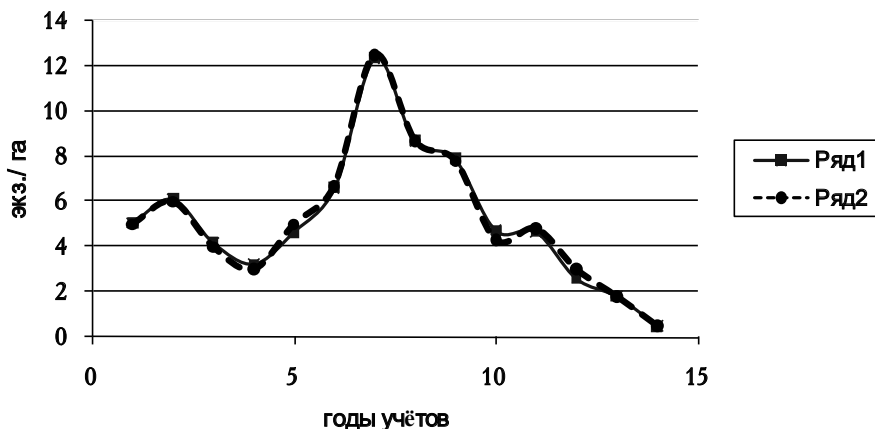


Рис. 127. Соответствие реальных (ряд 1) и расчетных (ряд 2) показателей численности малого суслика; расчет по приводимому уравнению регрессии.

Действие прочих факторов ещё менее значительно, однако удаление их из уравнения снижает его надёжность.

Таким образом, численность сусликов в Северо-Восточном песчаном ЛЭР может быть описана с достаточной точностью с помощью показателей погоды в предшествующем году. Среди этих факторов наиболее существенны осадки декабря предыдущего года. Видимо, повышенное количество осадков в этот период смягчает условия зимы, обеспечивает более мягкие погодные условия и лучшую перезимовку сусликов.

8.4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ

На примере малого суслика рассмотрена пространственная структура населения (популяций, групп популяций и вида в целом) на большой территории масштаба административной области и менее. Показана неравномерность заселения территории, когда в различных участках численность поддерживается на разных уровнях. Численность меняется и во времени: при рассмотрении в масштабе двадцатилетий видны длительные тренды, когда в течение нескольких десятков лет численность растёт или снижается.

Кружево ареала постоянно меняется в зависимости от уровня численности. Постоянное повторение неблагоприятных условий приводит к изреживанию кружева ареала и отступлению границ внутрь ареала, а в хороших условиях, напротив, кружево ареала уплотняется, зверьки стремятся к расселению, границы ареала отступают наружу от центра ареала, вид расширяет свой ареал. Благодаря длительным многолетним (за 50 – 70 лет) наблюдениям удалось пронаблюдать скорость и интенсивность этих процессов в различных условиях, как ухудшающихся (малый суслик в Волго-Уральских песках), так и улучшающихся (расселение большой и краснохвостой песчанок на юго-востоке Зауралья). Рассмотрены изменения численности, а у большой песчанки также такие параметры как заселённость колоний, характер поселений зверьков. Изучены также «пульсация» кружева и границ ареалов для степных пеструшек.

Представлены картины передвижения границ ареалов малого суслика на Русской равнине и в Волго-Уральских песках. Проанализированы причины и выявлены абиотические факторы, воздействующие на динамику численности и изменение границ ареалов зверька.

9. КЛИМАТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФАУНЫ

Впервые о временных аспектах фауны применительно к изучаемой местности упоминает К. С. Ходашова (1960), которая выделяла аспекты сухих и влажных лет. Позднее эту тему развивал А. А. Максимов (1984) в вопросе о многолетней динамике численности водяной крысы и сопутствующих видов в условиях Барабинской низменности. Если на севере в зонах тундры и леса основной лимитирующий фактор – температура и в соотношении видов, росте численности животных основную роль играют ее колебания, то южнее, в лесостепи, степи, полупустыне и пустыне таким фактором становятся осадки.

По отношению к комплексу погодных условий К. С. Ходашова (1960) выделяет 4 группы позвоночных животных: 1) **растительноядные не зимоспящие**. 1а) – животные, выкапывающие корм из-под снега или потребляющие надснежные части растений (сайгак, заяц русак). Эти животные гибнут в случае многоснежья, особенно если снег с прослойками льда и после засухи. Паводок влияет на численность незначительно. 1б) – мелкие млекопитающие, зимнее выживание которых зимой зависит от состояния растительности. Многоснежье для них не опасно, а иногда и благоприятно, т.к. способствует подснежному размножению. Выживание снижается при малом снеге, особенно в случае образования ледяных корок. Воды весеннего таяния заливают норы, в это время хищники губят множество зверьков, вылезавших из залитых нор. В то же время, обильное снеготаяние способствует весеннему росту трав. После малоснежных зим травостой рано выгорает, размножение грызунов приостанавливается. Влажная и тёплая осень способствует вторичному отрастанию трав, возникает осенний пик размножения.

2) **Растительноядные зимоспящие животные**. Влияние условий зимы незначительно, от морозов они погибают редко, лишь в особо холодные зимы. Для этих животных особенно важны условия весны и характер весеннего стока талых вод. Для сусликов, тушканчиков губительны долгие холодные зимы, бурное и обильное снеготаяние. Истощённые, замёрзшие, они выходят из нор и становятся добычей хищников. 3) **Птицы и летучие мыши, улетающие на зиму** и 4) **Хищники и насекомоядные**.

На водоразделах западной части Волго-Уральского междуречья К. С. Ходашова (1960) выделяла три связанных с погодными условиями временных аспекта животного населения: **I аспект** – 1950, 1951, 1955 и 1956 гг. – характеризовались малоснежными зимами, плохим весенним увлажнением почвы, засушливыми летними сезонами с ранним выгоранием растительности. В эти годы преобладали обитатели южной полупустыни и чернопочвы солонцов – суслики, тушканчики, ушастые ежи, степной орёл, сайгак, зайцы русаки. Влаголюбивые виды были редки. **II аспект** – очень влажный 1952 год с многоснежной зимой, обильным весенним стоком талых вод и с последующим хорошим развитием растительности. Многоснежье снизило численность сайгаков и зайцев. От весеннего затопления нор погибло много сусликов, тушканчиков, домовых мышей, полёвок, слепушонок, обыкновенных хомяков. В середине лета сложились весьма благоприятные условия для грызунов, богатый травостой. Численность полёвок и мышей возрастает. **III аспект** – 1953 и 1954 гг. – два очень влажных года подряд. Талых вод много, но поверхностный сток слабый, происходит глубокое промачивание почвы и буйное развитие растительности, следствием чего оказалась высокая численность мелких мышевидных млекопитающих, а за ними и хищников – миофагов.

В Чижинско-Балыктинской лиманной депрессии К. С. Ходашова (1960) отметила два аспекта лет: I – засушливый 1951 г. со слабым стоком талых вод. На лугах многочисленны мышевидные грызуны (степная пеструшка, слепушонка), луни, болотные совы, водяные полёвки. II аспект – 1952 и 1953 гг. – влажные. В 1952 г. численность всех видов (грызуны, сайгаки, русак, волк) упала. Большие участки земли залиты водой, растительность чахлая. В 1953 г. из-за переувлажнения численность снизилась ещё сильнее.

Пытаясь выявить климатические аспекты фауны на нашем материале, мы сопоставили выделенные нами (см. раздел о климате) пять сочетаний лет по абиотическим характеристикам с составом фауны мелких млекопитающих в эти годы. Использовались данные

по соотношению видов мелких млекопитающих (данные лабораторного вскрытия). Это в основном материалы отлова зверьков в ловушки Геро и, в меньшей степени, в капканы (в капканы в основном отлавливали водяных полёвок). Благодаря, в общем, единому способу отлова наши данные сравнимы по годам. Аналогичная работа была проведена и в отношении тушканчиков, которые рассматривались отдельно также вследствие специфичности получения материала – для всех тушканчиков одинакового – отлов в капканы, ночные автомобильные учёты. Соотношение видов в этих двух группах млекопитающих мы вели раздельно в двух природных зонах – глинистой полупустыне и в песчаной пустыне. Несомненно, что фаунистический аспект каждого года зависит не только от условий данного года, но и от предыдущих лет. Однако эти влияния уже значат меньше, и, в силу ограниченного объёма книги, мы здесь на них не останавливаемся. Необходимо отметить также, что преобладание того или иного вида в населении зверьков, как и рост его доли в населении ещё не говорит о том, что этот вид имеет высокую численность. Так, например, домовая мышь в годы резко сниженной численности большинства видов мелких млекопитающих обычно оказывается преобладающим видом, однако и её численность в такие годы может быть сама по себе низкой.

9.1. ХАРАКТЕРИСТИКА СОСТАВА ФАУНЫ В ГОДЫ С РАЗЛИЧНЫМ СОЧЕТАНИЕМ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

Многолетние средние показатели и фаунистические характеристики лет разных типов за 1950–1989 гг. по соотношению 18 видов мелких млекопитающих песчаной пустыни (включая водяную полёвку) представлены в табл. 96, а для 19 видов глинистой полупустыни – в табл. 97.

Рассмотрение состава населения мелких млекопитающих по годам было проведено после разделения лет по типам сочетаний абиотических факторов отдельно для 4 регионов: Приуралья и Зауралья, а в них – глинистая полупустыня и пески.

Напомним, что годы I и II типов в основном засушливые, из них I тип – жаркие, а II – умеренно жаркие годы, III типа – жаркие и влажные, IV типа – прохладные и влажные, а V типа – умеренно жаркие и умеренно влажные. При этом годы III и V типов характеризуются также высоким стоянием вод Каспия (в рассмотренных пределах отрицательные значения уровня Каспия минимальны), низкой солнечной и геомагнитной активностью, довольно высокой скоростью замедления вращения Земли.

Разнообразие фауны и видовое богатство. Максимальное разнообразие фауны отмечается в наиболее жаркие годы III и V типов в глинистой полупустыне (2.9889 и 2.8386), минимальное – в прохладные годы II и IV типов в песках (1.7492 и 1.7773). Богатство видов не связано с разнообразием. Наибольшее число видов удавалось выявить во влажные и тёплые годы III типа в песках (18), наименьшее – в глинистой полупустыне в прохладные и сухие годы II типа (10 видов).

Характеристика отдельных типов лет. В годы I типа (мы располагаем данными только по пескам) в условиях жаркой засушливой погоды с минимальными значениями СЗВЗ и ПСЛС со знаком, средними уровнями показателей активности Солнца и уровня Каспия, довольно высоким показателем ПСЛС без знака в составе фауны песков наблюдается максимальная доля степной пеструшки при минимальной доле домовой мыши и обыкновенной полёвки, хомячков (серого и Эверсманна), низкой – лесной мыши, слепушонки и малой белозубки при средней доле пегого поторака, степной мышовки и водяной полёвки. Ряд видов (обыкновенный хомяк, ондатра, общественная полёвка, полевая мышь, малая пищуха, землеройки-бурозубки) в годы этого типа не регистрировались вообще. В годы II типа – средние прохладные, слабо засушливые, с максимальными значениями уровня ПСЛС со знаком и минимальными – СЗВЗ, со средними значениями уровня Каспия, ПСЛС без знака в глинистых полупустынях в населении мелких зверьков отмечена максимальная, по сравнению с годами других типов, доля лесной мыши и довольно значительная – домовой

Таблица 96. Среднегодовое количество поимок мелких мышевидных грызунов в годы с разными типами абиотических условий в песчаной пустыне (Волго-Уральское междуречье и Зауралье, в числе экземпляров, пойманных в среднем за один год). Без водяной полёвки

Типы лет	Число лет	ДМ*	МЛМ	СМ	ОХ	ХЭ	СХ	ОП	Сл	Общ	ПЭ	ПП	СП	СПЩ	МБ	ОБ	МБр	ВП	Онд	Число видов
I	3	1638	163	1	1	4.7	234.7	4.33			4	738.3			35		180			11
II	8	3347.6	246.6	2.4	13.5	97.9	654	5.1			1.3	41.1			107.5		9.9			12
III	5	2944.4	216.6	3	2.6	88.6	29	470.6	12.4	9.4	0.2	7.6	60	2.4	90.8	1.4	0.2	891.6		18
IV	8	345.6	53.3	0.1	1.6	0.4	1.8	51.8	1.9		1	0.3			36.25		46.3	0.1		13
V	13	1504.8	210.4	0.8	1.5	21.8	8.9	257.5	4.1	14.3		1.8	42.5		21.1	0.3	0.25	44.4		15

*ДМ – домовая мышь; МЛМ – малая лесная мышь; СМ – степная мышь; ОП – слепушонка обыкновенная; Общ – общественная полёвка; ПЭ – полёвка-экономка; СХ – серый хомячок; ОХ – обыкновенная полёвка; Сл – слепушонка обыкновенная; Общ – общественная полёвка; ПЭ – полёвка-экономка; ППП – полуденная песчанка; СП – степная пеструшка; Слщ – степная пищука; МБ – малая белозубка; ОБ – обыкновенная бурозубка; МБр – малая бурозубка; ВП – водяная полёвка; Онд – ондатра.

Таблица 97. Среднегодовое количество поимок мелких мышевидных грызунов в годы с разными типами абиотических условий в глинистой полупустыне (в числе экземпляров, пойманных в среднем за один год). Без водяной полёвки

Типы лет	Число лет	ДМ*	МЛМ	ПМ	ММ	СМ	ОХ	ХЭ	СХ	ОП	Сл	Общ	ПЭ	РП	СП	СК	МБ	ОБ	МБр	Б	ОК	Число видов
Приуралье																						
I	1	1662	479						646						3							4
II	3	1176	143.3				18.3	0.3	2	134				3.3	0.3	0.7	6.3					10
III	3	7456	4042			3.7	23.3	94	84.7	1860	0.3	0.3	1.7	113.3	1.7	0.7	127	39.7	27		0.3	18
IV	5	4111.5	741	1.2		0.4	1.6	53.6		735	0.4					0.4	54	3				11
V	6	7132.7	2230	5.3	2.8	2.5	67.5	87	1.7	1945.2	10		5.2	3.1	75.2	0.2	210.2	44	12.8	15		18
Зауралье																						
I	1	1134	641				1	22		520							16					6
II	6	1913.5	452.8			0.2	1	52.8		474.3	1	0.3					41.3			0.3		10
III	3	2070.7	594			4.7	17	69.3	0.67	307.7				59	0.67		37	53				12
IV	6	1949	433.7			2.8	2.3	203.7		560.7		0.8			3.3		25.7			5.3		10
V	9	3531	1328.7	0.2	0.2	2.3	38.3	82.4	0.2	1088.1	1.3	0.1			26.7		64.6	28		0.4		15

* Обозначения видов см. табл.95, а также: ПМ – полевая мышь; ММ – мышь-малютка; РП – рыжая полёвка; СП – степная пищука; СК – серая крыса; Б – бурозубка (род); ОК – обыкновенная кутора.

мышь; минимальна доля обыкновенной полёвки, степной мышовки и бурозубок, а также малой белозубки. В песчаной пустыне доли домовый мыш, обыкновенной полёвки и малой белозубки максимальны, а доля лесной мыши – средняя. В обоих ландшафтах максимальна доля серого хомячка, а хомячка Эверсмanna – средняя или малая; везде минимальна доля обыкновенного хомяка и водяной полёвки. Такие виды как степная мышовка, бурозубки в песках в годы II типа не обнаружены.

В более засушливые годы, таким образом, тепло благоприятствует пегому пutoraку и степной пеструшке в песках, а в глинистой полупустыне в годы засух эти зверьки вообще отсутствуют. В более прохладные годы в песках возрастает доля домовый мыш, обыкновенной полёвки, в глинистой полупустыне – домовый и лесной мыш, но не обыкновенной полёвки; везде возрастает доля серого хомячка. Не исключено, что под названием «обыкновенная полёвка» в разных ландшафтах скрывается преобладание разных видов-двойников, из которых, как известно (Тихонов с соавт., 2005; Окулова с соавт., 2008), восточноевропейская полёвка на юге ареала предпочитает более влажные антропогенно изменённые биотопы (луга, заросли тростника, бурьяны, сады, пастбища), а её двойник – обыкновенная полёвка придерживается более сухих и часто более протяжённых, фоновых местообитаний – песков, степных биотопов, зарослей кустарников, залежей и полей. Для гигрофильных и мезофильных видов – землероек-бурозубок, водяной полёвки, обыкновенного хомяка, а также для степных полёвок (пеструшка и общественная полёвка) годы II типа неблагоприятны.

В годы III типа отмечается максимально жаркая и влажная погода при минимальной активности Солнца (оба показателя), средних или низких значениях обоих показателей гравитации, уровня Каспия, но довольно высоких – СЗВЗ. При этих условиях в песках максимальна доля хомячка Эверсмanna, водяной полёвки, степной мышовки, обыкновенной бурозубки. Доля домовый мыш низка, а слепушонки, обыкновенного хомяка, общественной полёвки и малой белозубки средняя; встречаются полёвка-экономка и степная пищуха. В глинистой полупустыне максимальна доля таких видов как лесная мыш, обыкновенный хомяк, степная мышовка, мыш-малютка и малая бурозубка, довольно много водяной полёвки и обыкновенной бурозубки, в отловах встречается и ондатра; минимальны доли домовый мыш и слепушонки, единично встречаются степные полёвки и серый хомячок. Доля обыкновенной полёвки везде низка.

В годы IV типа обычно бывает прохладно и влажно, уровень солнечной и геомагнитной активностей средний, СЗВЗ и уровень Каспия максимальны, а показатели гравитации минимальны или низки. В такие годы в песках доли лесной мыши, обыкновенного хомяка и пutorака максимальны, домовый мыш, обыкновенной и водяной полёвок, ондатры и степной мышовки – средние, а доля степной пеструшки минимальна. В глинистой полупустыне доли домовый мыш, обыкновенной и водяной полёвок максимальны, лесной мыши – средние, пегого пutorака и степной мышовки – низкие, а слепушонки и обыкновенного хомяка – минимальны. В годы этого типа не выявлены в песках бурозубки, общественная полёвка, степная пищуха. Те же виды, а также серый хомячок не обнаружены и в глинистой полупустыне.

В годы V типа наблюдается жаркая погода со средним уровнем увлажнения, высокой СЗВЗ, минимальными значениями уровня Каспия и ПСЛС без знака, средними уровнями ПСЛС со знаком, низкими показателями солнечной активности. В таких условиях в песках наблюдается максимальная доля общественной полёвки и малой бурозубки, довольно значительны доли домовый и лесной мыш, обыкновенной полёвки, степной пеструшки, хомячка Эверсмanna; доли слепушонки и степной мышовки средние, а обыкновенного хомяка – низкая; доли белозубки малой и обыкновенной бурозубки минимальны, ондатра и серая крыса не выявлены. В глинистой полупустыне в годы V типа максимальны доли общественной полёвки, степной пеструшки, хомячка Эверсмanna, слепушонки, ондатры, малой белозубки и обыкновенной бурозубки. Довольно велика доля обыкновенной полёвки, степной мышовки, серой крысы, обыкновенного хомяка, малой бурозубки. Доля домовый мыш низка, а лесной – минимальна.

Таким образом, разные виды получают преимущества в годы с разными типами абиотических условий. Судя по табл. 96, в песках наиболее благоприятны годы V типа, когда

наблюдается больше всего лет с максимальным числом поимок видов и особей, минимальное число лет, когда вид отсутствует. Последний показатель относится только к Приуралью, т.к. по Зауралью данных нет. На втором месте находятся годы III типа. Здесь столь же часто, как в годы V типа, отмечается максимальное число поимок видов и особей, минимальное число лет отсутствия видов, но показатели количества видов несколько менее благоприятны, чем у предыдущего типа лет. Далее следуют годы II, а затем IV типов, когда в Приуралье нет видов с максимальным числом поимок, но отмечается максимальное число видов с минимальным числом поимок или отсутствующих. Годы I типа, несмотря на малое количество материала, следует отнести к пессимальным, с максимальным числом видов, поимки которых минимальны или вообще не обнаружены.

В глинистой пустыне, как и в песках, оптимальны также годы V типа, годы III типа весьма благоприятны, IV типа – средние по благоприятности, а остальные мало благоприятны. В песках годы II типа (довольно сухие и жаркие) более благоприятны, чем годы IV типа (более влажные и прохладные), а в глинистой полупустыне – наоборот, годы IV типа благоприятнее, чем годы II типа. По-видимому, в глинистой полупустыне дефицит влаги и избыток тепла сильнее оказывают своё отрицательное влияние на фауну, чем в песках.

9.1.1. Глинистые полупустыни

За 1950–1989 гг. было больше всего лет V типа, 13 (около трети всего количества лет) достаточно тёплых и средних по уровню увлажнения, с низкой СЗВЗ, солнечной и геомагнитной активностью, со средним уровнем гравитации, реже – 3 (7.7%) встречались сильно засушливые и жаркие, с минимальными значениями гравитации и СЗВЗ годы I типа; годы II типа – довольно сухие и средние по температурным условиям, уровням Каспия и СЗВЗ, но с максимальными уровнями солнечной и геомагнитной активности и гравитации составляли 9 (23.1%); годы III типа, тёплые, максимально влажные, с высокой СЗВЗ – 6 (15.4%); IV типа – 8 (20.5%). В целом благоприятные годы (III и V типов) составили около половины лет.

Из табл. 97, где приводится число пойманных зверьков в среднем для региона для каждого из типов лет, можно видеть, что видовое богатство меняется в зависимости от абиотических условий. В засушливые годы I типа здесь регистрировались 4–6 видов мелких млекопитающих, II типа – по 10, а в более влажные годы – больше: в более прохладные годы IV типа удавалось зарегистрировать 10–11 видов, а в жаркие годы III типа – 12–18, в умеренно жаркие V типа – больше всего: 15–18. Суммарное количество пойманных зверьков (скорее всего пропорциональное уровням численности) было максимальным в годы III типа (Приуралье) или V типа (Зауралье). Таким образом, по-видимому, годы I типа – неблагоприятные, II и IV типов – средние по благоприятности, а III и V типов – высоко благоприятные.

При этом такие виды как полевая мышь, общественная полёвка, землеройки-бурозубки, водяная кутора в Приуралье, полевая мышь и мышь-малютка, серый хомячок, обыкновенная бурозубка и рыжая полёвка в Зауралье ловились только в годы III и V типов. В эти годы также удавалось отловить максимальное количество домовых мышей, обыкновенных хомячков; только в годы III типа отлавливалось максимальное количество степных мышовок, серых хомячков, рыжих полёвок. В годы V типа попадалось больше всего домовых и лесных мышей, обыкновенных хомячков, обыкновенных полёвок, слепушонок, степных пеструшек, малых белозубок, обыкновенных бурозубок. В годы IV типа больше всего в среднем за год попадало хомячков Эверсмanna и общественных полёвок в Зауралье. Это следует объяснить экологическими требованиями зверьков.

Наименее благоприятны годы I и II типов. Оба типа лет неблагоприятны для домовой и лесной мышей, выловы их снижены, особенно – лесной мыши в годы I типа. Снижены также выловы хомячков, но обыкновенных полёвок иногда больше, чем в средние по благоприятности годы. В эти годы снижен также вылов малых белозубок (особенно в Приуралье), а землеройки-бурозубки в эти годы вообще ни разу не отлавливались.

Конечно, указанные факторы – не единственные, влияющие на изменения состава фауны. Важны, например, такие, как предшествующий уровень численности и состояние популяций, а также типы лет в предыдущие годы, что, в свою очередь, определяет количество и состав кормов и состояние популяции. Ещё очень слабо выявлены цепочки взаимосвязанных и взаимовлияющих факторов, определяющих благосостояние популяций. В глинистой пустыне, судя по таблице 97, оптимальны годы V типа – 8 в Приуралье и 9 в Зауралье видов с максимальным числом поимок, 2 и 2 вида с минимальным числом поимок, 2 и 4 вида не пойманы. Годы III типа также весьма благоприятны: 3 и 9 видов с максимальным числом поимок, 3 и 4 – с минимальным числом поимок, 1 вид в Приуралье и 8 – в Зауралье не были пойманы. Годы IV типа – средние по благоприятности: 0 и 3 вида с максимальным числом поимок, 5 и 0 видов – с минимальным, 8 и 10 видов не были обнаружены. В остальные годы всего 1 вид (серый хомячок) достигает максимального обилия, минимальное число поимок отмечено для лет II типа у 5 и 3 видов, а 8 и 10 видов отсутствуют в отловах. В годы I типа нет видов с максимальным числом поимок, 4 вида – с минимальным числом поимок, а 11 и 14 видов не были пойманы.

9.1.2. Песчаные пустыни

Сопоставление лет с разным типом абиотических воздействий показало, что, как и в глинистой полупустыне, в засушливые годы I типа видовое богатство минимально (по 9 видов из 15), низко оно и в годы II и IV типов (4 в Приуралье и 14 – в Зауралье), выше – в годы III и V типов – (по 14 и 10–14 соответственно). Оптимальными здесь оказываются максимально влажные годы III типа, т.е. здесь более чем в глинистой пустыне, сказывается значение дефицита увлажнения.

В годы I типа поимки домовых мышей, серых хомячков, обыкновенных и общественных полёвок, малой белозубки и всех землероек-бурозубок минимальны. Не встречаются нигде в песках такие виды как лесная и полевая мыши, обыкновенный хомяк, общественная и полёвка-экономка, серая крыса (т.е. отсутствуют главным образом виды-гигрофилы или представители более северного экологического облика). В годы I типа повышена численность слепушонки и степной мышовки, относительно много пегого поторака.

В годы II типа в Зауралье нет серого хомячка и хомячка Эверсмманна, хотя в другие годы последний весьма многочислен. Вовсе не отмечены насекомоядные, отсутствуют более редкие в Зауралье степная мышовка, степная пеструшка, слепушонка.

При этом годы этого типа в песках Приуралья отличаются максимальным числом поимок домовых мыши, серого хомячка, степной пеструшки, обыкновенной слепушонки, тогда как в в Зауралье число поимок домовых мыши, обыкновенного хомяка, общественной и обыкновенной полёвок минимальны, число выявленных видов очень низко (4), возможно, из-за небольшого объёма данных.

Годы III типа отличаются максимальным числом поимок степной мышовки и обыкновенной бурозубки во всех песках, обыкновенного хомяка в Приуральских и хомячка Эверсмманна, обыкновенной и общественной полёвок – в песках Зауралья. Интересно, что хомячок Эверсмманна, весьма многочисленный в Зауралье, попадался в песках исключительно в годы III и V типов. В годы этого типа в песках ни разу не была поймана полевая мышь.

Годы IV типа характеризуются богатым видовым составом в Приуралье (14) и бедным (4) – в Зауралье, что также можно объяснить недостатком материала по пескам Зауралья. В Приуралье в эти годы чаще всего ловили лесную мышь (в Зауралье максимальное число поимок этого вида приходится на годы V типа). В Приуралье в эти годы минимальное число поимок отмечено для обыкновенной полёвки, степной пеструшки, слепушонки и поторака. В Зауралье эти виды в песках вообще не были пойманы.

Годы V типа в песках Приуралья наиболее благоприятны для полевой мыши, хомячка Эверсмманна, обыкновенной и общественной полёвок, степной пеструшки, малой белозубки, поторака и серой крысы. В Зауралье соответственно – для домовых и лесных мышей, обыкновенного хомяка, степной пеструшки, малой белозубки.

9.1.3. Характеристика видов по их отношению к годам разного типа

Домовая мышь максимальную долю в населении мелких зверьков занимает в прохладные и довольно сухие годы II типа в песках, а в глинистых ландшафтах – в годы более прохладные и влажные (IV типа). Минимальна её доля в населении мелких зверьков в годы I типа (жаркие и засушливые) в песках или в годы III типа (максимально жаркие и влажные) – в глинистой полупустыне. Таким образом, для домовой мыши четко выявляется зависимость от температуры и меньше – от влажности. Для этого вида благоприятны относительно низкие (для этих мест) температуры, но возможны значительные колебания увлажнения.

Малая лесная мышь имеет максимальную долю в населении зверьков в прохладные и влажные, или прохладные и средне-влажные годы (IV и V типов) в песках. В глинистой полупустыне, где её доля в населении зверьков обычно значительно выше, наиболее благоприятны годы III типа. Возможно, в песках этот вид испытывает избыток, а в глинистой полупустыне – дефицит тепла, но в обоих случаях это годы со значительным количеством осадков. Минимальная доля лесной мыши в песках бывает в жаркие годы – как влажные, так и сухие (I и III типов), в глинистой пустыне – в жаркие и влажные годы.

Обыкновенная полёвка в песках наибольшее место в населении мелких зверьков занимает в прохладные сухие годы (II типа), в глинистой полупустыне – в годы влажные и жаркие (V) и во влажные прохладные (IV). Минимальная доля видов-двойников в населении зверьков наблюдается везде в жаркие засушливые годы.

Степная пеструшка отличается невысокой долей в населении; эта доля выше в песках, чем в глинистых ландшафтах. В песках её максимальная доля отмечена как в жаркие сухие (I типа), так и в жаркие влажные годы (V). В глинистой пустыне этот зверёк не регистрируется в засухи и холодные влажные годы.

Общественная полёвка в обеих природных зонах чаще всего встречается в жаркие и влажные годы V типа, реже – в максимально жаркие и влажные годы III типа. Доля зверька в населении мелких млекопитающих выше в песках, чем в глинистой полупустыне.

Водяная полёвка максимальное участие демонстрирует в жаркие влажные годы III типа в песках, а в глинистой полупустыне – в прохладные влажные годы (IV). В засушливые относительно прохладные годы доля зверька в населении мелких млекопитающих повсюду минимальна. Обычно в глинистой полупустыне эта полёвка составляет в населении зверьков большую долю, чем в песках.

Ондатра тоже чаще встречается в глинистой полупустыне. Преобладает в годы V типа в глинистых ландшафтах, а в песках доля её максимальна во всегда влажные годы III и IV типов. В годы засух она практически не попадала на лабораторный стол.

Серый хомячок встречается в песках гораздо чаще, чем в глинистых ландшафтах. Его доля в населении мелких зверьков повсюду максимальна в холодные сухие годы II типа. Минимальная доля вида в населении наблюдалась в песках в жаркие и сухие годы I типа), в глинистой пустыне – в годы V типа (жаркие и влажные). В холодные влажные годы IV типа этот хомячок не отмечен.

Хомячок Эверсмана в песках наибольшее место в населении составляет в максимально жаркие и влажные годы III типа, в глинистой полупустыне – в жаркие и влажные годы V типа. Минимальна его доля в населении в песках в годы I и IV типов, в глинистой полупустыне – в годы III типа. Таким образом, серый хомячок показывает себя в многолетней динамике как более холодолюбивый, а эверсманов хомяк – как более теплолюбивый вид.

Обыкновенный хомяк не отмечен в песках в жаркие засушливые годы I типа. Максимальная доля его в населении в песках приходится на прохладные влажные годы IV типа, в глинистых ландшафтах – в более жаркие влажные годы (III и V типов). Таким образом, предпочитая влажные годы, этот зверёк на севере, где больше дефицит тепла, более многочислен в жаркие годы, а на юге, где тепла избыток – в годы более прохладные. В глинистой

полупустыне по сравнению с песками роль этого хомяка в сообществе мелких млекопитающих несколько выше.

Слепушонка чаще встречается в песках, чем в глинистой полупустыне, особенно в прохладные годы IV типа. В глинистой пустыне она чаще отмечается в жаркие, довольно влажные годы. Минимальная доля в населении принадлежит слепушонке в холодные сухие годы II типа; в глинистой пустыне в такие годы она вообще не была обнаружена. В целом приурочена к годам с обильным или средним количеством осадков.

Степная мышовка чаще встречается в глинистой полупустыне, чем в песках, особенно во влажные, жаркие годы III и V типов. Реже встречается в засушливые и прохладные (II) или прохладные влажные годы IV типа. Аналогичная картина наблюдается и в песках, за исключением того, что там в годы II типа их вообще не удавалось поймать.

Мышь-малютка была отмечена только в зоне глинистой полупустыни во влажные годы, чаще III и V типов, минимально – в годы IV типа (наиболее холодные). В годы II типа не регистрировалась.

Серая крыса отмечена примерно в равных долях в годы IV и V типов – влажные, как тёплые, так и прохладные.

Рыжая полёвка в период работ была встречена только в годы II типа – засушливые и прохладные.

Обыкновенная бурозубка гораздо чаще встречалась в глинистых ландшафтах, везде предпочитала жаркие и влажные годы (III и V типов), довольно велика была её доля в населении зверьков в годы IV типа (прохладные и влажные), мала – в сухие прохладные II типа. В песках не обнаружена в засушливые годы (I и II), равно как и в прохладные влажные годы (IV).

Малая бурозубка чаще встречалась также в жаркие влажные годы III и V типов, реже – в прохладные влажные годы (IV). В годы II типа не обнаружена. В песках выявлена только в годы III и V типов.

Малая белозубка занимает несколько бóльшую долю в населении зверьков в песках. В глинистой полупустыне она более многочисленна в жаркие и влажные годы (V и III), в прохладные годы её доля в населении ниже. В песках белозубка имеет максимальный удельный вес в населении в засушливые, прохладные годы II типа, реже – в годы III типа, минимальный – в годы V типа.

Пегий путорак, отмеченный только в песках, занимал максимальную долю в населении зверьков во влажные, прохладные или жаркие, годы III и IV типов, минимальную – в сухие прохладные годы II типа.

9.2. РАЗДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ МЕЛКИМИ МЛЕКОПИТАЮЩИМИ ПО АБИОТИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ ОТДЕЛЬНЫХ ЛЕТ

Разделение экологических ниш (ЭН) по годовому количеству осадков и среднегодовым температурам как наиболее общим показателям погоды было оценено нами с помощью информационного метода, изложенного Г.И. Шенбротом (1986). Мы можем сделать эти расчёты по песчано-пустынной зоне для 12 наиболее многочисленных видов, отлавливаемых преимущественно в ловушки Геро и в капканы (водяная полёвка). Оценка совместного использования ниш проводилась по доле вида в населении мелких млекопитающих (данные ежегодных лабораторных вскрытий); все годы сначала были разделены на пять типов (см. выше), а затем объединены в группы по трём грациям температуры и влажности: 1) по количеству осадков – годы высокого (III и IV типов), среднего (V) и малого (I и II) увлажнения и 2) по температурным условиям – годы жаркие (I и III типов), средние (II и V типов) и прохладные (IV типа). Для всех 6 вариантов у 12 видов были рассчитаны частоты встреч видов, на основе которых и получены показатели перекрытия экологических ниш I_k , I_w , I_h , где первый показатель представляет собой произведение последующих (табл. 98).

Таблица 98. Разделение экологических ниш мелких млекопитающих песков по абиотическим условиям: над диагональю *Iw* – по годовой сумме осадков, под диагональю *Ih* – по среднегодовой температуре; *Ik* – показатель совместного использования климатических ресурсов. Жирным шрифтом выделены максимальные и минимальные значения

виды	СП*	Общ	ОП	СХ	ХЭ	ДМ	МЛМ	СМ	Сл	ВП	ПП	МБ	Среднее <i>Ih</i>
СП	-	0.553	0.714	0.666	0.411	0.699	0.686	0.653	0.517	0.279	0.487	0.587	0.512
Общ	0.767	-	0.486	0.320	0.456	0.469	0.556	0.482	0.424	0.229	0.360	0.326	0.424
ОП	0.687	0.642	-	0.763	0.697	0.983	0.901	0.939	0.803	0.565	0.773	0.840	0.769
СХ	0.733	0.829	0.775	-	0.490	0.765	0.664	0.656	0.628	0.494	0.661	0.796	0.628
ХЭ	0.855	0.622	0.664	0.626	-	0.712	0.449	0.637	0.862	0.773	0.829	0.694	0.638
ДМ	0.668	0.787	0.945	0.720	0.706	-	0.899	0.941	0.818	0.580	0.788	0.857	0.773
ЛМ	0.548	0.544	0.861	0.694	0.586	0.880	-	0.925	0.830	0.593	0.806	0.769	0.729
СМ	0.814	0.800	0.836	0.738	0.852	0.854	0.734	-	0.864	0.626	0.834	0.844	0.774
Сл	0.493	0.636	0.794	0.569	0.531	0.825	0.875	0.679	-	0.762	0.936	0.832	0.592
ВП	0.509	0.226	0.634	0.409	0.635	0.689	0.666	0.671	0.735	-	0.792	0.692	0.580
ПП	0.510	0.367	0.725	0.500	0.548	0.780	0.806	0.696	0.683	0.823	-	0.865	0.739
МБ	0.741	0.538	0.896	0.671	0.632	0.926	0.931	0.780	0.899	0.735	0.899	-	0.781
Среднее <i>Iw</i>	0.668	0.614	0.769	0.660	0.659	0.798	0.674	0.774	0.702	0.612	0.667	0.786	-
<i>Ik</i>	0.342	0.260	0.591	0.414	0.420	0.617	0.491	0.599	0.416	0.355	0.492	0.614	-

* Расшифровку сокращений см. табл. 57 и 63. СЛ – слепушонка; СП – степная пеструшка

Из таблицы видно, что наиболее близки по рассмотренным экологическим требованиям (максимальной *Ik*) домовая мышь, малая белозубка, меньше – обыкновенная полёвка и степная мышовка, а наиболее сильно отличается общественная полёвка (минимальное перекрытие экологических ниш).

Сравнивая показатели перекрытия экологических ниш по территории *It* (табл. 53) и по климатическим показателям *Ik* (табл. 97), видим, что перекрытие по территории значительно меньше (0.017–0.15), чем климатическое (0.26–0.62), т.е. по условиям температуры и влажности виды мирятся друг с другом в большей степени, чем по территории. Произведение этих вероятностей *Ik-t* показывает, что по требованию к ландшафтам области с их территориальными и температурно-влажностными условиями среди рассмотренных видов наиболее типичны (имеют максимальный ПЭН) малая белозубка, обыкновенная полёвка, домовая мышь (0.09; 0.079 и 0.072 соответственно); среднее положение занимают малая лесная мышь (0.065) и серый хомячок (0.056), а наиболее обособлен хомячок Эверсманна (0.01).

Расчет разделения экологических ниш мелких млекопитающих глинистой полупустыни по абиотическим условиям не проводили.

9.3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ

В отношении абиотических условий в обеих природных зонах наиболее благоприятны (по видовому богатству и численности) годы V типа, годы III типа тоже достаточно благоприятны. Пессимальными оказались годы I типа.

Таким образом, среди зверьков выделяются: 1) «теплолюбые», предпочитающие более жаркие годы при любом количестве осадков (степная пеструшка), 2) «влаголюбые», предпочитающие влажную погоду при любых температурах, встречающихся в данной местности (лесная мышь, мышь-малютка, обыкновенная полёвка, обыкновенный хомяк, слепушонка, серая крыса, пегий пutorак), 3) «холодолюбы», чаще встречающиеся в более

прохладные годы (домовая мышь); 4) виды, предпочитающие жаркую влажную погоду (общественная и водяная полёвки, ондатра, хомячок Эверсмана, мышовка, бурузубки) и 5) виды, занимающие наибольшую долю в населении зверьков в прохладные сухие годы (серый хомячок). При этом вполне укладываются в известный для вида экологический облик вида, приуроченные к влажным годам, объяснима теплолюбивость степной пеструшки. Своеобразно, что многие гигро- и мезофилы (водяная полёвка, ондатра, бурузубки) оказываются предпочитающими более жаркую погоду. Возможно, это связано с их приуроченностью к богатым растительностью биотопам, где жара смягчается растениями и относительно более влажной почвой, а сочетание тепла и влаги ведёт к более интенсивному развитию биомассы кормовых и создающих защиту для зверьков растений. В более северных условиях глинистой полупустыни зверьки чаще приурочены к более жарким годам, чем те же виды – в песках.

Таким образом, состав населения животных в значительной мере зависит от погодных условий года. Сообщества складываются таким образом, что разные жизненные формы получают преимущества не только в разных географических условиях, но и в различные годы. Этим достигается наиболее полное использование конкретных специфических условий каждого года.

Полученные результаты позволяют прогнозировать изменения состава населения зверьков. В этом может оказаться полезной табл. 6 из главы о климате. Результаты прогнозов могут быть использованы для более полной характеристики предстоящих периодов, в частности, с точки зрения активизации природно-очаговых болезней – преобладание полёвок, особенно водяной и обыкновенной, наряду со вспышками их численности, способствует развитию эпизоотий туляремии. Преобладание в населении домовых мышей или полуденной песчанки может говорить о росте эпидемиологической опасности в очагах чумы.

* *
*

Таким образом, состав населения животных в значительной мере зависит от физических условий года. Сообщества животных формируются и функционируют таким образом, что разные жизненные формы получают преимущества не только в разных географических условиях, но и в различные по условиям годы. Этим достигается наиболее полное использование конкретных специфических ресурсов каждого года и каждого вида, а в целом – оптимальное существование в многовидовом сообществе.

10. ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА ФАУН, ДИНАМИКИ АРЕАЛОВ; РОЛЬ РЕК В РАСПРОСТРАНЕНИИ И ФОРМООБРАЗОВАНИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

10.1. СВОЕОБРАЗИЕ ПОЛУПУСТЫНИ И СЕВЕРНЫХ ПУСТЫНЬ КАК ПРИРОДНЫХ ЗОН

С 60-х гг. XX столетия дискусируется вопрос о самостоятельности такой природной зоны как полупустыня (Банников, Слудский, 1963 и др.) в фаунистическом отношении. Эти авторы отмечали, что отрицание самостоятельности полупустыни как отдельной природной зоны отвлекает от изучения специфики ее ландшафтов и фаунистических комплексов, а это задерживает разработку ряда практических мероприятий. Такой взгляд сохраняется во многом до сих пор. Между тем, уже названные авторы отмечали ряд специфических особенностей, присущих полупустыне в т.ч. изреженность и мозаичность травяного покрова, засоленность почвы, засушливый климат и др. Ширина полупустынной зоны Палеарктики с севера на юг иногда достигает 4–5 градусов.

Необходимо добавить, что для полупустынь изучаемой территории характерен комплекс специфических особенностей: 1) плотные глинистые грунты; 2) наличие бессточных рек и резкие колебания уровня озер; 3) климат с частой встречаемостью жарких засушливых лет при наличии прохладных и влажных; 4) растительность имеет характерные массовые виды (польны *Artemisia lerchiana* и *A. pauciflora*, типчак *Festuca sulcata* и др.), разрежена, преобладают многолетние кустарнички, дерновинные злаки с низкой продуктивностью фитомассы и семян, подземных частей растений; 5) среди животных существует специфический фаунистический комплекс с набором собственных экологических особенностей, присущих только данной природной зоне полупустыни. А.Г. Банников и А.А. Слудский (1963) к полупустынному фаунистическому комплексу относят не менее 30 видов: это малый суслик, ряд видов хомячков, тушканчики, степная мышовка, пеструшки, слепушонки, степная пищуха, сайгак, кулан, степной хорь, стрепет, степной орёл, журавль-красавка, ряд видов жаворонков, разноцветная ящурка, степная гадюка, итальянский прус и др. Они составляют основу пищевых цепей и сетей (например, малый суслик – степной орёл и степной хорь; итальянский прус – разноцветная ящурка – степная гадюка и др.).

Основные экологические особенности фаунистических комплексов полупустыни:

1) среди грызунов преобладают долгоживущие потребители зелёной массы и семян, зимоспящие животные с довольно устойчивой численностью, колебания которой сглаживаются за счёт относительно большой продолжительности жизни зверьков (малый суслик). Вид-дублёр – экологически пластичная группа обыкновенных полёвок *Microtus arvalis* s.l., потребляющая избыток ресурсов в виде фитомассы в прохладные и влажные годы. Обладая ярко выраженной *r*-стратегией существования, эта группа серых полёвок может быстро, в течение года, наращивать численность (вспышки численности). Второй массовый вид – потребитель семян, мелкая домовая мышь с низкими индивидуальными потребностями в отношении количества корма, с активными миграционными способностями, позволяющими ей избегать неблагоприятные сезоны в бескормных биотопах. Для домовой мыши сложно выявить какой-либо определённый вид-дублёр. Если говорить о поймах рек и увлажнённых понижениях, то это малая лесная мышь. Однако в целом по территории вида-дублёра для домовой мыши нет, в годы депрессии численности домовой мыши возрастает численность и доля в населении всех остальных видов млекопитающих. В относительно редкие годы, когда сочетаются высокая температура и влажность, даёт вспышки численности общественная полёвка, а ещё более выраженной, чем у обыкновенных полёвок, *r*-стратегией существования. Характерно присутствие значительного числа видов тушканчиков, тип передвижения которых требует определённой степени разреженности растительного покрова и определённого типа грунтов, а также определённого запаса луковичных – подземных кормов.

2) среди млекопитающих довольно много зимоспящих видов (суслики, тушканчики, хомяки, ежи и др.), а также номадных (сайгак) или способных к сезонным миграциям

способных к сезонным миграциям (домовая мышь). Для многих видов млекопитающих характерна всеядность, что позволяет выжить в бедных ресурсами сообществах.

3) Присутствует ряд видов-ассектаторов, способных (или вынужденных) в данной части ареала жить при низком уровне численности, лишь в редкие годы давая вспышки или подъемы численности (общественная полёвка, степная пеструшка, степная мышовка, в поймах – полёвка-экономка, мышь-малютка).

4) В соответствии с резкими колебаниями погодных условий периодически происходят вспышки численности видов грызунов – *r*-стратегов, а также прямокрылых насекомых;

5) характерны специфические консорции – территориальные комплексы растений и животных (например, курганчики и комплексы нор малого суслика, сообщества увлажнённых понижений и др.);

6) наличие видов животных, ведущих подземный образ жизни, что также позволяет им избегать неблагоприятных периодов (слепушонка, гигантский слепыш);

7) резко выраженные климатические аспекты фауны;

8) наличие эндемиков и видов, имеющих центром происхождения полупустыню

Проделанная нами работа по изучению млекопитающих позволяет присоединиться к мнению о самостоятельности и своеобразии полупустыни как природной зоны.

10.3. ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА ФАУНЫ ВО ВРЕМЕНИ

Детальные изменения фауны позвоночных животных на протяжении столетия (от середины XIX-го до середины XX в.) проследил для Северного Приаралья С. Н. Варшавский (1963). Он показал, что эти изменения происходили под влиянием климатических изменений и деятельности человека. Этот автор отметил, что в течение 60 лет XX-го в. в изучаемом им регионе сместилась к югу граница ареала не менее чем у 60 видов наземных позвоночных (малый суслик, большой тушканчик, заяц-русак, хомячок Эверсмanna, 4 вида жаворонков, 2 вида врановых и ряда других видов птиц). Границы их ареалов сместились к югу на 120–300 км и более. К северу распространение позвоночных шло менее интенсивно, это главным образом синантропные и мезофильные виды: пластинчатозубая крыса, 6 видов птиц. Из пустынных видов на север продвинулся заяц-толай, большая и краснохвостая песчанки, несколько видов птиц. Границы ареалов основной массы пустынных видов не смешались. От 90-х гг. XIX в. до 10-х гг. XX-го в. длился период максимального увлажнения; тогда до берегов Аральского моря расселились с севера малый суслик, заяц-русак, большой тушканчик, ряд видов птиц. 40–50-е и 80-е гг. XIX-го и 20–40-е гг. XX в. были наиболее сухие, это вызвало, вероятно массовое вымирание ряда видов животных. С засухами XIX в. следует, видимо, связать массовое вымирание жёлтой пеструшки. Ещё в середине XIX в. был истреблён кулан, гепард, а южнее, в пойме нижней Сыр-Дарьи – тигр. В засухи XX в. сократились поселения и численность больших песчанок, жёлтого суслика, вымерли остатки жёлтой пеструшки. Тогда же изредились и исчезли ряд редких видов птиц, исчезла степная гадюка. Распашка и охотничий промысел резко сократил и потом привели к истреблению сурка байбака на юге Актюбинской области. В середине XX в. началась мезофилизация фауны Северного Приаралья, связанная с увлажнением климата. Особенно это было заметно в пустыне. Усилилось развитие ковылей, древесно-кустарниковой растительности, что способствовало расселению северных видов млекопитающих. В 30–60-х гг. XX в. благодаря охране природы сильно расселился на север сайгак (он появился в Центральном и северных Мугоджарах), на юг продвинулись косуля и лось. Разведение в 80-х гг. XX в. леса и его охрана в степи, полупустыне и на Мугоджарах позволило расселиться к югу ряду дендрофильных видов птиц. Успешно акклиматизировалась и распространилась по Сыр-Дарье выпущенная в 50–60-х гг. ондатра.

Сходные изменения происходили и в Саратовской области (Опарин, Опарина, 2005). М.Л. Опарин (2007) отметил более активное расселение к югу северных видов в периоды увлажнения, а южных видов – на север в периоды засух.

В Западно-Казахстанской области рассмотренные в предыдущих главах абиотические воздействия, наряду с потеплением, изменением увлажнения и соответствующими сдвигами в растительности, антропогенные воздействия привели не только к изменениям численности массовых видов, но и к изменениям границ ареалов и состава фауны в целом. За период исследований на территории Западно-Казахстанской области произошли следующие изменения:

1) изменения в **составе фауны**. Общий список млекопитающих 6 отрядов насчитывает для области 82 вида (грызунов – 35, насекомоядных – 9, рукокрылых – 11, хищных – 17, копытных – 6, ластоногих – 1, зайцеобразных – 3). Данные по видовому составу и соотношению видов приводим на основе анализа ежегодных списков животных, вскрытых в лабораториях УПЧС. Не учитывались в 30–40-х гг., но были выловлены впервые в 50–60-х гг. XX в.: сурок степной, енотовидная собака, водяная кутора, полёвка-экономка, обыкновенная бурозубка, степная пищуха, белогрудый ёж, малая бурозубка, выхухоль, ондатра, большая и краснохвостая песчанки. Последние два вида появились на территории области в результате естественного процесса восстановления древнего ареала по мере ксерофитизации условий обитания, а увеличение списка млекопитающих за счёт ондатры и енотовидной собаки – результат человеческой деятельности. С конца 60-х гг. сурок, выхухоль, белогрудый (обыкновенный) ёж, мышь-малютка, водяная кутора, малая бурозубка в архивах Уральской противочумной станции не зафиксированы, что, скорее всего, является результатом снижения интереса к этим животным, концентрации наблюдений на юге области и не всегда квалифицированной диагностики. В 70–80-е гг. впервые выявлен ёж белогрудый (Линдеман с соавт., 1989), а в 90 -х – 2000-х гг. обнаружены проникшие с юга шакал (Бидашко с соавт., 2004) и степная кошка, также обнаружена желтогорлая мышь (Пак с соавт., 2006). Изменился и набор копытных (интродукция).

2) Изменение **линейных границ ареалов** видов. Как уже отмечалось, фоновый вид глинистой полупустыни – малый суслик, в большом числе обитавший на севере Волго-Уральских песков в 30–60-х гг., сократил свою численность в песках до минимальных показателей, сохранившись отдельными поселениями в оптимальных биотопах (Окулова с соавт., 2005), рис.127. Его исчезновение статистически достоверно связано с динамикой погодных условий. К северу сместились границы ареалов тамарисковой, большой и краснохвостой песчанок, а также жёлтого суслика. Эти изменения можно расценить как следствие ксерофитизации ландшафтов на юге области (сокращение ареалов более северных и расширение – более южных видов). У песчанок, напротив, наблюдалось расширение ареала к северу: у тамарисковой песчанки возникло несколько языков поселений к северу вдоль поймы р. Урал, а большая и краснохвостая песчанки не только вселились в область – большая в 60-х, а краснохвостая – в 80-х гг., но и расширили свои ареалы к северу на юго-востоке области (см. соответствующие разделы книги).

У большой песчанки продвижение границ ареала к северо-западу отмечено с 1949 г. В Западно-Казахстанской области эта песчанка, начиная с 1963 г., когда она была отмечена впервые, за 30 лет продвинулась местами более чем на 60 км. Краснохвостая песчанка появилась позже, чем большая и расселяется медленнее.

С другой стороны, отмечено смещение к югу, по пойме р. Урал, поселений рыжей полёвки (Пак с соавт., 2004) и желтогорлой мыши (Пак с соавт., 2006),.

3) Сокращение числа лет, когда наблюдаются появление или вспышки численности видов с **пульсирующим ареалом** (степная пеструшка, общественная полёвка). Так, эти два вида до 1949 г. встречались в 72.9% случаев наблюдений (n, число точек-лет, равно 47), в 1959–1969 гг. – в 94.1% (n=105), в 1970–1989 гг. – в 37.9% (n=70), а в 1990–2002 гг. – в 9.4% (n=32). Полевая мышь, попадающая в ловушки единично, гораздо чаще встречалась в отловах в 30–40-х гг., чем в последующие периоды.

4) Наличие **трендов численности** видов. Отмеченные выше изменения численности фоновых видов в течение периода работ – тренды численности малого суслика, рост (или стабильное состояние) песчанок также укладываются в картину абиотических воздействий, приводящих к ксерофитизации ландшафтов юга области до 70–80-х гг. и подтвер-

ждаются выявлением множества статистически достоверных связей численности и состояния популяций с абиотическими факторами. Некоторое отставание уровней численности от климатических процессов объясняется консерватизмом – естественной гомеостатической реакцией популяций на внешние воздействия. Наблюдающиеся изменения уровней численности и тенденции их изменения не следует считать фатальными – это естественные процессы, происходящие периодически вслед за многолетними изменениями абиотических условий и ландшафтов в целом.

10.3. СКОРОСТЬ И ХОД ИЗМЕНЕНИЯ ГРАНИЦ АРЕАЛОВ

Опубликованные в литературе и накопленные зоологами УПЧС в течение нескольких десятилетий наблюдения за популяциями большой песчанки, малых песчанок, малого и жёлтого сусликов и других животных позволяют представить скорость и ход этих процессов у разных видов. Так, на примере **большой песчанки** (см. выше) установлено, что процесс формирования и стабилизации популяций на новой территории занимает 15–20 лет. Серия картосхем (рис. 120) расселения большой песчанки в Западно-Казахстанской области, составленных зоологами противочумной станции, позволяет заключить, что с 1963 по 1987 гг. происходило постоянное, хотя и не всегда значительное, продвижение границы ее ареала к северу. Весной 1988 г. возникло первое отступление от ранее завоёванной территории к югу. К осени 1989 г. отступление стало значительным. Весной 1990 г. редкие колонии на севере стали восстанавливаться, но к осени 1990 г. вновь произошло сильное вымирание песчанок, и северная граница ареала вновь отступила к югу. С весны 1991 г. началась новая волна роста численности и расселения больших песчанок к северу. Осенью того же года вновь произошло небольшое отступление, которое длилось и в 1996 г. и далее до весны 2003 г., после чего началась третья волна расселения песчанок к северу. Она длилась до весны 2004 г., когда граница максимально продвинулась к северу. Однако, уже с осени 2004 г. эта граница стала отступать к югу, иногда задерживаясь. Ни в 2006, ни в 2007 гг. граница значительно не смещалась. Численность зверьков внутри занятой территории варьировала, в целом оставаясь довольно высокой, формировались ленточные и крупные островные поселения, характерные для центральных частей ареала.

В благоприятных условиях скорость расселения большой песчанки может составлять до 13 км в год; на изучаемой нами территории она равнялась в среднем 4–4.5, (до 10 км/год). К началу 90-х гг. скорость расселения снизилась до 0.5 км/год. За 35 лет граница ареала вида в области продвинулась к северу примерно на 60 км. За это время песчанки освоили территорию площадью около 6 тысяч кв. км (в среднем по 150 кв. км в год) в два этапа. В первые 20–25 лет они неуклонно расселялись на север, сдвигая к северу границу ареала и несли большие энергетические затраты на освоение территории, устройство нор, адаптацию к новым условиям. Прирост был выше, выживание – хуже. Детали размножения, выживания и прироста см. в главе о популяциях (ч. 2). В динамике численности преобладали короткие циклы. В последующие 16 лет (1988–2004 гг.) численность стала более устойчивой, а продвижение к северу – менее интенсивным. В нём обнаруживаются сбои – остановки и временные отступления. Однако продвижение к северу всё-таки продолжается. Несмотря на более интенсивное размножение, прирост уменьшился, а выживание возросло. В динамике численности стали преобладать длительные циклы. С 2004 г. граница перестала планомерно продвигаться к северу. Расселение зверька прекратилось, популяция стабилизировалась. В условиях Прибалхашья (Поле С. Б., Поле Д. С., 2003) за 40 лет большие песчанки расширили свой ареал на северо-запад и восток на 60–50 км, продвигаясь со скоростью 1.2–1.5 км/год. В отличие от малых песчанок, большие песчанки на постоянных поселениях отличаются хорошим выживанием, видимо, вследствие сложного устройства нор, обилия запасов и развитой социальности. Поэтому (а также вследствие широких климатических адаптаций) большие песчанки достигают более высокой численности и доминируют на огромных пространствах пустынь Средней Азии.

Степные полёвки (жёлтая и степная пеструшки, общественная полёвка) в годы нарастания численности расселяются со скоростью 15–18, до 25–30 км /год, а при направленном многолетнем (30–40 лет) расселении – со скоростью около 8.5 км /год (Строганова, 1954; Исмагилов, Бекенов, 1969; Шевченко, 1965, Прокофьева, 1968). Примером «пульсации границы ареала» может служить южная граница распространения *степной пеструшки* в Западном Казахстане (рис. 60). По данным А. С. Строгановой (1954) в начале XX века степная пеструшка в Нижнем Поволжье расселилась на север на 250 км, со скоростью около 8.3 км /год. В Волго-Уральском междуречье южная граница вида вследствие вспышки численности в 1952–1955 гг. сместилась к югу на 90 км, т.е. скорость продвижения границы ареала составила за пять лет 18 км/год (Шевченко, 1965). На границе ареала в Западном Казахстане степная пеструшка создала в середине XX в. обширную процветающую в течение 5–6 лет популяцию, занимавшую площадь более 25 тыс. кв. км. После 1955 г. пеструшка почти исчезла с этой территории, проявляя себя лишь единичными находками или невысокими подъемами численности в пределах прежнего (до пика численности 1952–1955 гг.) ареала. Однако эти факты подтверждают, что пеструшка вплоть до начала XXI в. периодически обитает на этой территории, оставаясь малочисленной.

Виды с «пульсирующим» ареалом обладают низкой устойчивостью популяций, особенно в условиях периферии ареала, способны к многократному приросту и минимальному выживанию за короткий промежуток времени. **Жёлтая пеструшка**, как уже отмечалось, вымерла в течение нескольких десятилетий на огромной территории Казахстана от Урало-Эмбинского междуречья до Прибалхашья начиная с 70-х гг. XIX вв. (Лобачёв, 1966). Остатки шерсти и костей недавно погибших зверьков обнаружили А. Н. Формозов и В. И. Осмоловская около 1928 г. (цит. по Исмагилову, Бекенову, 1969) к югу от Джекзакана в погачках филина. Основными факторами вымирания жёлтой пеструшки В. С. Лобачёв (1966) считает климатический фактор, эпизоотии чумы, к которой жёлтая пеструшка очень чувствительна, и территориальную конкуренцию с большой песчанкой.

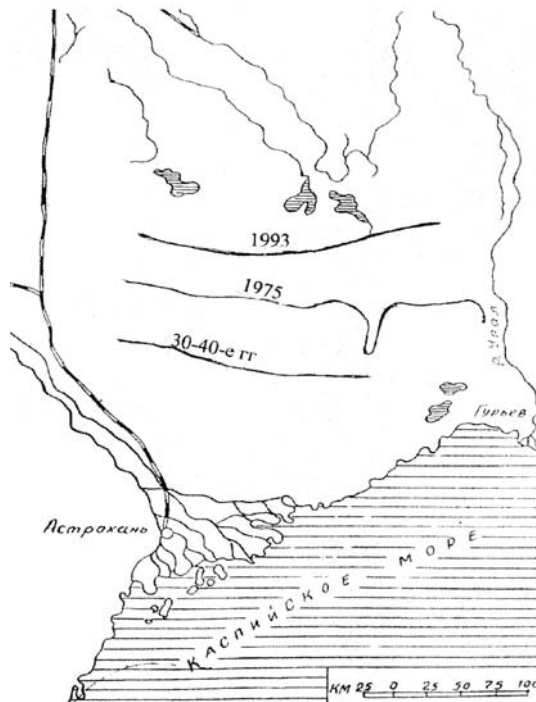


Рис. 128. Сокращение ареала малого суслика в Волго-Уральском междуречье.

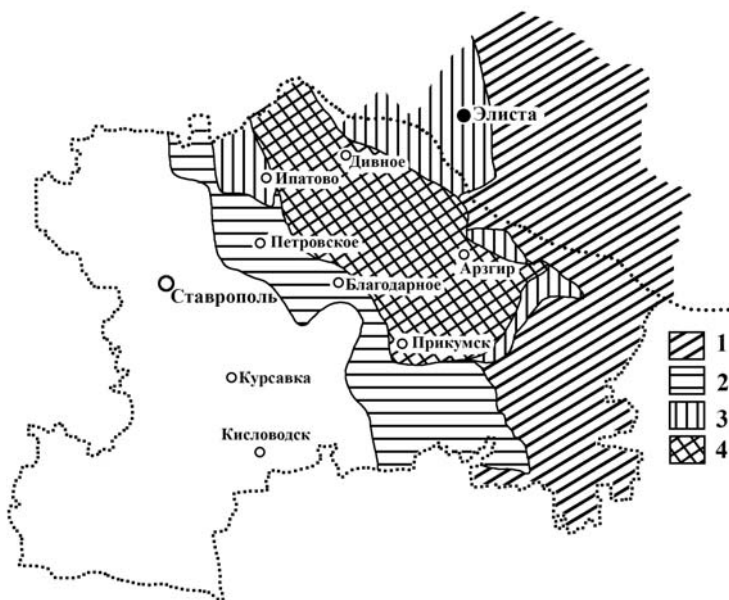


Рис. 129. Расширение ареала общественной полёвки в период роста численности в Ставропольском крае (Прокофьева, 1968)

Так, северная граница современного ареала жёлтой пеструшки на востоке Казахстана очень подвижна. Как и у степной, у жёлтой пеструшки на севере ареала есть широкая приграничная полоса с неустойчивыми популяциями, возникающими в годы пиков численности за счёт мигрантов из более благоприятных внутренних частей ареала. Крупные перекочёвки жёлтых пеструшек из Джунгарии создали, например, временные поселения вида в Зайсанской котловине в 60-х гг. XX в. (Исмагилов, Бекенов, 1969). Эти поселения существовали до 5 лет, а затем вымирали, через некоторое время вновь возникали за счёт нового потока мигрантов. Цветущая, недавно возникшая популяция жёлтой пеструшки в Зайсанской котловине за два года расселилась на 30–35 км (т.е. скорость расселения составила 15–17 км/год).

По данным З. В. Прокофьевой (1968), изучавшей *общественную полёвку* в 1941–1959 гг. в Ставропольском крае, с возникновением массового размножения вида за 4–5 лет зверёк заселил 1.5 млн га (15 тыс. кв. км), т.е. скорость расселения от центра территории высокой численности к его периферии составляла не менее 25–30 км в год, ежегодно полёвка вновь заселяла 3 тыс. кв. км. При спаде численности полёвка вновь сократила территорию конкретного обитания (рис. 129). А. Н. Матросов с соавт. (2003а) приводят пример вспышки численности общественной полёвки, возникшей один раз за 50 лет наблюдений на территории юга Калмыкии и в правобережных районах Астраханской области, когда зверьки за 1999–2001 гг. сформировали устойчивые и довольно крупные поселения, занимавшие несколько сотен га. Поселения в оптимальных местообитаниях состояли из долговременных нор-колоний, которые распределяются крупноостровными скоплениями. В менее благоприятных условиях островные поселения были мельче, иногда сменялись узколеночными поселениями. Полноценные норы-колонии общественной полёвки возникали на песчаных грунтах, по данным этих авторов, на 2–3-й годы от начала подъёма численности.

Замечательный пример расселения **серой крысы** в результате освоения целины на севере Казахстана приводит А. Н. Козлов (1979). До 50-х гг. XX в. серая крыса жила только вдоль Транссибирской железнодорожной магистрали на севере Кустанайской области. С 1954 г. в Акмолинской, Кустанайской, Северо-Казахстанской, Кокчетавской и Павлодарской областях началось активное освоение целинных земель, строительство дорог,

посёлков и животноводческих помещений. За 20 лет поголовье свиней выросло в 20 раз, а крупного рогатого скота – вдвое. Расселение крыс в этот период шло со скоростью от 18 до 72 км /год как вдоль рек, так и вдоль дорог. Нередко крысы расселялись с транспортом, особенно при перевозке соломы. Быстро возникали мелкие островные популяции из мигрантов, среди которых были и беременные самки. Островные популяции росли и быстро сливались. За 10 лет крысы заселили все шесть областей Северного Казахстана. Заселение шло как с запада на восток, так и с севера на юг. В Балкашинском р-не б. Целиноградской (ныне Акмолинской) обл. скорость расселения крыс на восток и по р. Ишим к югу в 1947–1961 гг. составила около 5, до 18–19 км/год. Преградами к расселению в этом случае были лесные массивы, дератизация, отсутствие скота в южных районах.

С. Н. Варшавский с соавт. (1986) рассмотрели изменения численности и ареала серой крысы на юге Европейской части России с 30-х гг. XX столетия. Они показали, что в Ростовской области в середине 30-х гг. восточная граница распространения вида шла на 120–170 км западнее современной границы, в 1958 г. она была на 40–60 км восточнее, чем в 1936 г., а под конец 70-х – в начале 80-х гг. серая крыса появилась на востоке Ростовской области, с 1975 г. – на западе Калмыкии, в 1981–1982 гг. – в г. Элиста. Таким образом, скорость расселения этого вида составила в среднем 2,4–3 км в год. В Нижнем Поволжье, по данным Н. В. Щепотьева и Н. В. Ткачёвой (1966) вдоль железных дорог скорость распространения серой крысы составляет до 6 км /год. Согласно карте В. В. Кучерука (1990), за 1950–1981 гг. пасюк расширил свой ареал в Северном Казахстане примерно на 200–250 км к югу (т.е. его скорость там составляла 6–8 км /год), по Енисею и Лене – на 750–800 км к северу (около 25 км /год); расселился в Средней Азии, будучи завезён в Ташкент в годы Великой Отечественной войны. В Ферганской долине за 30 лет серая крыса расселилась более чем на 300 км (средняя скорость расселения 10 км/год). По данным В. П. Промптова с соавт. (1986), скорость расселения пасюка в Средней Азии при завозе с кормами птицефабрик достигала 15 км/год.

Если у ондатры после переселения её в Западный Казахстан акклиматизационный взрыв произошёл через 5 лет после выпуска, то серая крыса в Северном Казахстане дала такой взрыв через 10–13 лет после начала вселения, в 1964–1967 гг., хотя в отдельных местах, как отмечает А. Н. Козлов (1979), от появления крыс до пика их численности проходит 3,5–4 года. Затем включаются механизмы авторегуляции численности, состоящие в снижении процента размножающихся самок от 70–100 до 15%, а среднего числа эмбрионов – от 10–11,5 до 7. Аналогичный резкий всплеск размножения возник и при расселении серых крыс на западе Казахстана в начале XXI в. (см. видовой очерк).

Процесс **гибели** ранее устойчивой популяции рассмотрен на примере *малого суслика* в Волго-Уральских песках, охвативший около 20 лет. Сокращение численности вида происходило в условиях постепенной дестабилизации популяций (рост кратности колебаний численности, увеличение доли молодых в популяции, увеличение кратности показателей выживания и прироста) за счёт роста интенсивности размножения; происходило постепенное сокращение площади поселений (рис. 115, 116, 128). Критической оказалась численность в 1–2 особи на га, когда отмечено явление форс-мажорного размножения, не приведшее, однако, к росту численности сусликов (Окулова с соавт., 2008б). Кривые зависимости интенсивности размножения от плотности при развитии и угасании популяции, как видно из рассмотренных примеров, имеют сходный характер, с минимальными показателями при крайних значениях плотности и пиком у малого суслика – при критическом состоянии популяции, а у большой песчанки – при большем диапазоне плотности, скорее, при средних условиях существования. Колебания интенсивности размножения как при угасании, так и при становлении популяции происходят в соответствии с единым законом, но результаты размножения и выживания молодых приводят угасающую популяцию к стабилизации (в благоприятных условиях) или гибели (при неблагоприятных условиях), а молодую, вновь возникающую популяцию – к гибели или сохранению без роста в неблагоприятных условиях, или же к дальнейшему росту численности и расселению – если условия благоприятны (детали см. в главе о популяциях, ч. 2).

Скорость сокращения ареала малого суслика в Волго-Уральских песках, как и расселения в других частях ареала составила 3–4 км в год. В 80-х гг. гибель популяции того же вида

наблюдал А. С. Горбенко (1988) в Среднем Приднепровье на Украине. С распашкой выгонов и заселением людьми склонов холмов численность малых сусликов падает. В оставшихся колониях преобладают самки однолетки. Аналогичную гибель популяции крапчатого суслика на севере ареала (Московская область) исследовал А. Ф. Бабицкий (2007). Сочетание неблагоприятных климатических сдвигов (рост количества осадков) и сокращение площади пригодных местообитаний привели к изменениям возрастного состава, прохолоستانيю самок, скоплению сусликов на небольших участках и росту смертности.

10.4. РОЛЬ РЕК В РАСПРОСТРАНЕНИИ И ФОРМООБРАЗОВАНИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ АРИДНЫХ ЛАНДШАФТОВ

Крупные реки играют двоякую роль в распространении и формировании животных: с одной стороны, это – экологические преграды, препятствующие расселению, и отсюда способствующие изоляции и формированию, с другой – резерваты для северных и гигрофильных видов в аридных экосистемах, экологические русла, по которым виды животных расселяются вглубь ранее не освоенных территорий и чуждых ландшафтов.

10.4.1. Долины рек как резерваты биоразнообразия и экологические русла

Долины рек являются экологическими руслами и одновременно – территориями существования кружева ареалов (В. Ю. Дубровский, 1999). По долинам водотоков последних и предпоследних порядков, как отмечает тот же автор, вглубь плакорных ландшафтов проникают луговые и полевые виды. Структура долин речек и ручьёв увеличивает разнообразие рельефа, создаёт градиенты увлажнения и других условий, мозаичность растительности, т. е. является фактором, расширяющим спектр биотопов и увеличивающим разнообразие и численность животных.

В степной зоне Заволжья поймы малых рек часто непригодны для масштабного хозяйственного использования, но характеризуются значительным для тех мест перепадом высот рельефа, присутствием участков древесно-кустарниковой растительности, что позволяет им стать резерватами биоразнообразия (Беляченко, 2005). Ещё значительнее роль малых рек в полупустынной и пустынной зонах, где они, сохраняя элементы более северных ландшафтов, соответственно привлекают более северные и гигрофильные виды. Малые реки не играют изолирующей роли, но вместе с крупными реками играют роль экологических русел. Крупные реки, с более обширной поймой и с соответствующими ландшафтными выделами более мезофильного облика, чем на плакоре, также являются в полупустыне и пустыне экологическими руслами. Так, на юг по р. Урал расселяются: бобр, лось, рыжая полёвка, желтогорлая мышь, землеройки-бурузубки, а с юга на север по пескам и кустарникам – жёлтый суслик, тамарисковая, краснохвостая и большая песчанки. Далеко на юг, благодаря пойме р. Урал и его притокам проникли заяц беляк, мышь-малютка, рыжая полёвка, полёвка-экономка, желтогорлая мышь, выхухоль, возможно, некоторые летучие мыши, лесная куница, европейская норка, речная выдра и ондатра. От берегов Каспийского моря на север до границы области вслед за косяками рыбы добирался каспийский тюлень (временное пребывание).

Поймы крупных рек также оказываются рефугиумами сохранения и последующего расселения гигрофильных и мезофильных видов. Так, в истории Западно-Казахстанского края неоднократно случались длительные сухие и жаркие периоды, когда площадь прибрежных биотопов резко сокращалась, а многие водоёмы (и вместе с ними животные-гигрофилы) исчезали с земной поверхности, а затем из поймы р. Урал расселялись вновь (кабан, выхухоль, возможно, и другие виды). В поймах р. Урал и её притоков сохранились речная выдра, европейская норка и водяная кутора. Для водяной полёвки пойма р. Урал – плацдарм, из которого она широко заселила прилежащие берега озёр и искусственных

гидротехнических сооружений. Роль пойменных биотопов как резерватов биоразнообразия состоит также в том, что в них в неблагоприятные периоды сохраняются виды открытых пространств (домовая мышь, обыкновенная полёвка и некоторые другие).

10.4.2. Реки как естественные барьеры для расселения млекопитающих

Крупные реки масштаба Волги или Урала в значительной мере не только способствуют, но и препятствуют расселению животных, однако эти последние часто всё же преодолевают преграду. Так, Ю. М. Ралль (1958) отмечает, что хищники и тамарисковые песчанки способны преодолевать Волго-Ахтубинскую пойму зимой по льду, а мышевидные грызуны переезжают через неё при перевозке сена и дров. М. П. Демяшев и В. Л. Шевченко (1967) провели в январе 1965 г. на р. Урал в Тайпакском и Чапаевском районах наблюдения в объёме 139 км пеших учётов следов на снегу, пересекавших реку. Эти учёты показали, что животные часто пересекают в этом месте Урал, имеющий ширину 125–300 м и покрытые лесом берега (табл. 99). Из таблицы видно, что лисица и заяц-русак чаще других видов пересекали реку зимой, но и песчанки, и мышевидные грызуны достаточно часто предпринимали такие переходы. Известно, что большая и краснохвостая песчанки неоднократно пересекали р. Урал ниже границы области и пытались заселить биотопы правобережья. Им не удавалось там задержаться до тех пор, пока зоологи ПЧС проводили дератизационные мероприятия, и закрепились только после их прекращения. Таким образом, река не оказывается непреодолимой преградой для животных, не впадающих в зимнюю спячку.

Возможно, потому, что тушканчики являются зимоспящими зверьками, состав фауны этих зверьков резко различается с правой и левой сторон от р. Урал (см. видовые очерки, а также раздел о гильдии тушканчиков).

10.4.3. Реки как изолирующие механизмы формообразования

Реки в пустынях не являются надёжными преградами для млекопитающих, т.к. они нередко меняют своё течение или высыхают (Геппнер, 1936; Лобачёв В. С. с соавт., 1976). Тем не менее, крупные реки являются серьёзными изолирующими механизмами для млекопитающих, что способствует закреплению местных различий и дальнейшему формообразованию.

Таблица 99. Число пересечений реки Урал следами животных в среднем за сутки на 100 км берега (январь 1965 г.)

Вид животного	Тайпакский р-н	Чапаевский р-н
Кабан	24	19
Лось	-	15
Волк	16	4
Лисица	228	198
Корсак	5	8
Хорь степной	15	4
Ласка	-	2
Зяец-русак	170	34
Тамарисковая песчанка	1	1
Мыши домовая, лесная	2	8
Серые полёвки	1	-
Всего	462	284

Таблица 100. Подвиды и виды грызунов и зайцеобразных, разделяемые речными преградами

Река	Западная форма	Восточная форма	Автор
Волга	<i>Lepus europaeus tesquorum</i> Ogn., 1923	<i>L. e. caspicus</i> Ehrenberg, 1832	Громов, Ербаева, 1995
Волга	<i>Spermophilus planicola</i>	<i>Spermophilus pygmaeus</i>	Павлинов, Лисовский, 2012
Урал	<i>Citellus fulvus schegendensis</i> (вым.) <i>C.f. orlovi</i>	<i>C. f. fulvus</i>	Дмитриев, 2004
Волга	<i>Sicista subtilis nordmanni</i>	<i>S. s. vaga</i>	Млекопитающие России...1995
Волга, Урал	<i>Stylodipus telum turovi</i> Heptner 1934	<i>S. t. telum</i> Licht. 1823	То же
Урал	-	<i>Pygerethmus platyurus</i>	То же
Волга	<i>Ellobius talpinus tanaiticus</i>	<i>E.t. rufescens</i>	Дмитриев, 2004
Волга	<i>Meriones tamariscinus ciscaucasicus</i>	<i>M. t. tamariscinus</i>	Громов, Ербаева, 1995
Волга	<i>Meriones libycus intermedius</i> Grom. 1952 (вым.)	<i>M. l. gromovi</i> Tropin, 1968 (вым.)	Дмитриев, 2004
Урал	<i>M. l. gromovi</i> Tropin, 1968 (вым.)	<i>M. l. eversmanni</i> Bogdanov, 1875	То же
Волга	<i>Meriones meridianus nogaiorum</i>	<i>M. m. meridianus</i> Pallas, 1773	Громов, Ербаева, 1995
Волга	<i>Rhombomys opimus obolenskii</i> (вым.)	<i>R. o. maleevi</i> Dm., 1999 (вым.)	Дмитриев, 2004
Урал	<i>R. o. maleevi</i> Dm., 1999 (вым.)	<i>R. o. opimus</i> Licht., 1823	То же
Урал	<i>Eolagurus luteus volgensis</i> Alex. 1976 (вым.)	<i>E. l. luteus</i> Eversm. 1840	То же
Волга	<i>Microtus (Sumeriomys) socialis parvus</i> Sat. 1901	<i>M. (S.) s. socialis</i> Pallas, 1773	Громов, Ербаева, 1995
Волга	<i>Microtus arvalis duplicatus</i> Rörig et Börner, 1905	<i>M. a. caspius</i> Ogn., 1950	То же*)

*) Вопрос о распространении форм в группе *M. arvalis* s.l. остаётся неразработанным из-за малой изученности группы в области.

ванию. Так, среднее течение р. Аму-Дарьи (от Термеза до Чарджоу) не менялось с плиоцена. В этом случае река оказалась видообразующей преградой для тушканчиков: на правом берегу обитает тушканчик Северцова, на левом – туркменский (Лобачёв В. С. с соавт., 1976).

Известно, что популяции полуденных песчанок с левого и правого берегов реки Волги – подвиды *M.m. nogaiorum* с правого и *M.m. meridianus* – с левого берега Волги – значительно различаются по ряду признаков: количеству нёбных складок, что связано с характером питания (Калабухов, Тропин, 1979) и своей чувствительностью к возбудителю чумы (Леви, Вальков с соавт., 1959, Леви с соавт., 1963 и др.). Между ними выявлены эколого-физиологические различия (Калабухов, 1960: 1965; 1969, Мокриевич, 1957) и установлено несходство кариотипов (Коробицына, 1969, 1975). Аналогичным образом, выполненные в последние годы молекулярно-генетические и другие исследования позволили перевести *Sp. pygmaeus* в ранг надвида с несколькими полувидами, в т.ч. с двумя, образованными под влиянием изоляции рекой Волгой: правобережный малый суслик *Sp. planicola* и левобережный малый суслик *Sp. pygmaeus* (Павлинов, Лисовский, 2012). Позже было показано, что между подвидами могут быть выявлены различия, сопоставимые с межвидовыми (суслики *S. major* – *S. fulvus*); подобные различия сформировались с позднего плейстоцена (Ермаков с соавт., 2004). Чтобы оценить формообразующую роль рек – изоляторов попу-

ляций, мы обобщили в табл. 100 сведения о подвидах и видах современных и вымерших животных в случае, когда реки Волга или Урал разделяют формы.

Всего, согласно этой таблице, насчитывается 1 полувид и 10 подвидов грызунов, которые разделяет река Волга; 1 вид ограничен в распространении, и 5 подвидов возникло под изолирующим влиянием р. Урал. Кроме того, надо отметить, что само пространство Волго-Уральского междуречья имеет своеобразие как зоогеографический регион, ограниченный с запада и востока течениями рек Волга и Урал, и в этом регионе известны один эндемичный вымерший вид – плейстоценовый ёж *Hemiechinus tropini* Dm., 1999 и один эндемичный подвид *Cricetulus migratorius migratorius* Pallas, 1773.

Более мелкие водные артерии тоже могут играть свою роль в формировании млекопитающих. Так, А. И. Дмитриев (2004) отмечает, что в древние времена на месте рек Большой и Малый Узень проходил водоток, текущий к югу; там же имеется система соров, тянущихся в долготном направлении. На месте этого предполагаемого жёлоба найдены остатки водяной полёвки, пресноводных моллюсков и лягушки поздне-плейстоценового времени. Если принять во внимание существование такого водотока, становятся понятными значительные краниологические отличия между айбасской (к востоку от водотока) и двумя другими, расположенными к западу от водотока популяциями жёлтой пеструшки в позднем плейстоцене.

10.5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ 10

Итак, полученные нами данные по распространению и экологии животных подзоны полупустыни позволяют отметить ряд их специфических особенностей: обилие зимоспящих и подземно живущих видов, а также видов-ассектаторов; для некоторых видов г-стратегов характерны резкие флуктуации численности; здесь образуются специфические консорции (например, комплексы обитателей нор и поселений млекопитающих); резко выражены климатические аспекты фауны, отражающие характерный для полупустыни ход климатических процессов; типично присутствие видов-эндемиков и видов полупустынного экологического облика. Все эти особенности склоняют нас к мнению, что полупустыня – самостоятельная природная зона, а не просто переходный вариант между степью и пустыней.

Здесь выявлены и частично изучены изменения населения млекопитающих во времени, которые состоят в: 1) изменении состава фауны; 2) изменении границ ареалов видов, в основном связанных с изменениями климата и антропогенными воздействиями (сокращение южной границы ареала малого суслика в Волго-Уральских песках, расселение к северо-западу большой и краснохвостой песчанок и др.); 3) возникновение многолетних трендов численности (малый суслик, большая песчанка и др.); 4) сокращение от 1-й половины XX в. к началу XXI в. числа лет со всплесками численности некоторых видов г-стратегов (степная пеструшка, общественная полёвка), сокращение до почти полного исчезновения обилия некоторых видов: из-за колебаний природных условий (полевая мышь) или антропогенных воздействий (байбак).

Установлено, что стимулом к расселению зверьков оказывается появление благоприятных климатических и ландшафтных изменений антропогенного или природного характера, приводящее к росту численности. У сусликов скорость заселения новых земель составляет 4–6, до 10 км /год, у большой песчанки – 5–13, у пеструшек – 15–20, общественной полёвки – 25-30, а у серой крысы – до 70 км /год. С уменьшением благоприятности вновь заселяемых земель скорость продвижения замедляется и вскоре прекращается. Пока стабильны условия, граница ареала может многие годы сохраняться неизменной. С ухудшением условий на данной территории начинается сначала снижение численности, затем вымирание окраинных популяций и – вследствие этого – отступление границы внутрь ареала (у малого суслика – со скоростью 3–4 км /год). Процессы становления новых популяций, а также их гибели у малого суслика и большой песчанки занимают 10–20, до 40 лет, у серой крысы – меньше (5–10 лет).

Степные полёвки могут долгие годы практически отсутствовать, давая вспышки численности раз в 15–40 лет, в результате чего граница ареала может выглядеть «пульсирующей» или «флуктуирующей».

Рассмотрена также роль рек в распространении и формообразовании млекопитающих аридных ландшафтов. Показано, что в условиях района работ долины рек являются естественными резерватами биоразнообразия млекопитающих и экологическими руслами их расселения; в то же время они – барьеры, способствующие изоляции отдельных частей популяций и образованию новых форм. Приведено 16 примеров, когда реки Волга или Урал способствовали изоляции и формированию новых систематических групп млекопитающих подвидового или видового ранга.

11. ЗАКЛЮЧЕНИЕ О СТРУКТУРЕ И ДИНАМИКЕ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В процессе изучения структуры сообществ млекопитающих разных рангов и разного характера для ландшафтов глинистой полупустыни и северной части песчаной пустыни Западного Казахстана нами были уточнены **списки видов и границы распространения** по каждому виду из семи отрядов (насекомоядные, рукокрылые, грызуны, зайцеобразные, парнокопытные, ластоногие, хищные), составлены кадастровые карты распространения на основе всех данных, и, прежде всего, по методике «формальной сетки», когда в течение ряда лет встречи видов на местности фиксируются с точностью до квадрата 10×10 км.

Далее было проанализировано население названных отрядов млекопитающих **по ландшафтными выделам и участкам территории** разного масштаба. Оказалось, что при сравнении участков территории размером около 50×50 км с севера на юг и с запада на восток и в пойме р. Урал с севера на юг около 50 и шириной до 1 км от поймы и припойменных территорий до центральных участков плакоров размещение видов мелких млекопитающих по территории меняется. Эти изменения в глинистой полупустыне по сравнению с поймой состоят в нарастании доли домового мыши в населении зверьков от севера к югу и от поймы р. Урал к приуральным, а далее – к центральным плакорным участкам. Соотношение прочих видов мелких млекопитающих меняется в тех же направлениях в сторону сухо- и теплолюбивых видов, тогда как в песках нарастает доля псаммофилов.

Биотопические предпочтения видов по области в целом на протяжении 60–80 лет остаются одинаковыми, хотя для некоторых видов отмечен «сдвиг стаций» в сторону более влажных местообитаний в более южных и сухих участках области по мере снижения со временем качества и площадей благоприятных биотопов (уменьшение площади хорошо увлажняемых участков, сдвиг состава растительности в сторону сухолюбивых видов, снижение продуктивности кормовых растений и защитных качеств биотопов). Известно, что в дельтах крупных рек (Волга, Урал), где велика территория, занятая околородной растительностью, как и при орошении земель в аридных областях, численность зверьков может возрастать очень сильно при доминировании домового мыши, реже обыкновенной полёвки, полевой мыши и ещё реже – водяной полёвки и серой крысы. На изучаемой территории такие условия складываются крайне редко, однако создание сети оросительных систем в центральной части области способствовало заселению значительных площадей по берегам каналов и лиманов такими видами, как домовая и лесная мыши, тамарисковая песчанка, жёлтый суслик, что в будущем может создать условия для роста их численности.

Получены характеристики каждого вида с точки зрения его происхождения, типа питания, наличия спячки, экологического облика и др. Анализ пространственного размещения видов с разным комплексом характеристик и их численности (в балльных оценках) лёг в основу **фаунистического районирования территории**. В работе представлена схема районирования, дана характеристика выделенных участков разного ранга, создана карта населения грызунов области и прилежащих территорий.

Для разных выделов установлены фоновые, многочисленные, обычные и редкие виды. Показано, что различие фоновых видов характеризует крупные ландшафтные разности – природные зоны и подзоны, тогда как изменения соотношения видов характеризует выделы меньшего ранга. Выявлено также, что для крупных природных регионов характерен единый в целом (с небольшими вариациями) тип динамики численности фоновых видов, сходные тренды многолетней динамики численности со своим специфическим комплексом основных внешних факторов, определяющих динамику численности.

Выявлены и охарактеризованы **климатические аспекты** фауны. По ряду характеристик абиотических факторов выявлено 5 типов лет с разными климатическими особенностями. Установлено, что каждому типу лет свойственен тот или иной набор видов млекопитающих как по составу видов, так и по их численности. Рассмотрены экологические предпочтения отдельных видов и показана их связь с климатическими характеристиками ландшафтов. Показано, что роль видов в ландшафтах определяется именно экологическими предпочтениями и связанными с ними пищевыми адаптациями. При этом редкие виды занимают периферию климатического поля местности, тогда как массовые и особенно фоновые виды – его центр. Значительное смещение климатического поля местности из-за трендов погод может привести вид к тому, что он окажется не в центре климатического поля, а на его периферии, в результате чего перестанет быть массовым, а получает статус обычного или даже редкого.

Далее были рассмотрены основные **динамические процессы в территориальном размещении** животных по изучаемой территории. Это – смещение границ, вариации кружева ареала отдельных видов на протяжении различных отрезков времени, изменение структуры сообществ участков местности и факторы, влияющие на эти процессы. Многолетними наблюдениями в Западном Казахстане и по литературным данным установлено, что граница ареала видов постоянно меняется. При этом возникают как кратковременные (до 10 лет) выселения особей за пределы ареала (например, жёлтая пеструшка в 60-х годах XX века в Зайсанской котловине), так и многолетняя колонизация на десятки лет или даже веков (например, большая и краснохвостая песчанки в Западном Казахстане до XIX века), сменяющаяся затем отступлением ареала. Вид, населявший данный ландшафт много веков подряд (например, малый суслик в Волго-Уральских песках), может, при достаточно сильном изменении климата практически исчезнуть из состава фауны. В то же время, появление новых условий (поселений человека, антропогенных элементов ландшафта, скирд) в течение нескольких десятков лет приводит к отбору видов и форм животных, которые образуют новые устойчивые популяции и сообщества, наилучшим образом адаптированные к изменившимся условиям.

За 60–80 лет наблюдений произошли многочисленные изменения в размещении видов, происходящие практически непрерывно. Это пульсация ареалов (степная пеструшка, общественная полёвка), сокращение ареалов (малый суслик, полевая мышь), расширение ареалов (большая песчанка, малые песчанки, жёлтый суслик, малая лесная мышь), расселение мезофильных и влаголюбивых видов по интразональным биотопам, расселение малочисленных хищников и др. Детально рассмотрены особенности годовых изменений в размещении отдельных видов по территории в пределах ареалов и на их границах, а также факторы, влияющие на смещение границ. Изучены скорости изменения как пятен различной численности (кружева) в пределах ареала, так и смещения границ ареалов отдельных видов. Показано значение больших и малых рек региона в распространении и изоляции групп животных, что приводит и к расширениям ареалов, и к формированию специфических местных особенностей популяций, лежащих в основе эволюционных изменений и образования новых таксономических форм.

ЧАСТЬ II
Функционально-временной аспект

Вторая часть монографии посвящена анализу структуры, временных и функциональных связей в сообществах млекопитающих, таких как популяции, гильдии, а также типа «паразит-хозяин», «хищник – жертва», консорции. Описание местности, методов сбора и обработки материала представлены в части 1. Специальные методы охарактеризованы в соответствующих разделах.

1. ЭКОЛОГИЯ И ДИНАМИКА ОДНОВИДОВЫХ СООБЩЕСТВ – ПОПУЛЯЦИЙ И ГРУПП ПОПУЛЯЦИЙ

1.1. ЖЁЛТЫЙ СУСЛИК

1.1.1. Биотопы и питание

Распространён на песчаных грунтах и супесях. В Волго-Уральских песках в районе Уштагана жёлтый суслик предпочитает присоровые супесчаные и суглинистые солонцовые ашики и равнинные кочковатые мелкобугристые пески, где численность примерно вдвое ниже, чем в ашиках. Такие же неплотные грунты в ашиках вид предпочитает и в районе Урды. В 1957 г. в Урдинском районе отмечена максимальная его численность в ашиках (5.3 экз. га), средняя – в мелко-бугристых песках (3.9) и минимальная – в крупно-бугристых песках (0.9). Селится он также по песчаным и плотным грунтам по обоим берегам рек Урал, Уил. Е. В. Ротшильд с соавт. (1969) для севера Гурьевской области в пойме р. Урал пишут об обитании жёлтого суслика в 1940–1967 гг. только на рыхлых песчаных грунтах – наносах трансгрессий Каспия, однако в Западно-Казахстанской области отмечен и на плотных грунтах. В пойме р. Урал заселяет лесные опушки, сухие луга, встречается даже иногда в пойменном лесу.

На северо-западе Туркмении в желудках этих зверьков преобладают главным образом зелёные корма, но большое место занимают эфемеры 10–11 видов. Главную роль играют осоковые, злаковые, лилейные и крестоцветные. Эфемеры встречаются в 37.6% поедей, эфемероиды – в 48%, а прочие экологические формы растений – не более 13%. В январе-феврале в питании преобладают подземные части растений (луковицы, клубни, корневища), в апреле – мае – зелёные корма (листья, стебли, цветы). Во все периоды активности, кроме весны, в пище довольно большое место занимают грубые корма (ветки, кора), реже, но постоянно встречаются семена, плоды (чаще в апреле – мае), и животные корма (чаще в июне), Ефимов, 2005а.

К причинам флуктуаций численности относят неблагоприятные погодные условия (особенно холодные вёсны и зимы, когда бывает промерзание нор, как в первой половине 80-х годов, реже – эпизоотии).

1.1.2. Активность и размножение

В Западном Казахстане жёлтый суслик пробуждается обычно 5–25 марта, в среднем 15 марта, хотя известны случаи пробуждения в конце февраля (Урда 1957 г., Джангала 1981 г.) и в начале апреля (Джангала, 1943 г.); первые беременные самки обнаруживаются во второй половине марта – начале апреля, в среднем 2 апреля, последние – в конце апреля. Молодые появляются с 3–25 мая (в среднем 11 мая), массовый выход молодых отмечен с середины (7–29, в среднем 16) мая. В конце мая – начале июня взрослые особи залегают в спячку, а молодые начинают залегать в июле. Старые самцы, пойманные зоологом В. Г. Поповым в начале июня, были очень тучны и весили до 445 г. Последние активные молодые зверьки могут встречаться до 25 сентября. Таким образом, период активности взрослых особей жёлтого суслика в Западном Казахстане составляет 2.5–3 месяца, около 75 дней, а на период спячки приходится около 290 дней.

На острове Барса-Кельмес, где до иссыхания Аральского моря жили интродуцированные в 1929 г. жёлтые суслики (Исмагилов, 1952; 1955), в 1941–1946 гг. спячка длилась в среднем 279 дней у взрослых зверьков и 250 – у молодых, однолетних зверьков, т.е. период активности взрослых сусликов составляет здесь 86 дней, а сеголеток – 115 дней. Таким образом, на о-ве Барса-Кельмес спячка длилась меньше, чем на западе Казахстана, а период бодрствования – дольше. Массовое пробуждение отмечалось 22 февраля – 10 апреля, а массовое залегание – 25 мая – 5 июня. Залегание происходило дружнее, когда после благоприятной весны

наблюдалось обилие кормов. Пробуждение длится около 46 дней, дольше – в случае многоснежной зимы и холодной весны. Залегание в спячку на о-ве Барса-Кельмес происходит при температуре воздуха до 45° С и засухе. В Киргизии жёлтые суслики активны с начала февраля, первые беременные самки отмечены с конца февраля, а появление молодых – с середины апреля (Янушевич с соавт., 1972). В урбанизированных ландшафтах Узбекистана (Быкова, Есипов, 1999) отмечена активность жёлтых сусликов со второй половины февраля, в тёплую зиму 1993 г. – с 19 января, т.е. на месяц и более раньше, чем в Западном Казахстане. Появление молодых там происходит на месяц раньше, с середины апреля, а залегание взрослых в спячку наблюдается с середины июня; последние суслики залегают 1 августа. Период бодрствования взрослых сусликов здесь, таким образом, составляет около 120 дней, т.е. 4 месяца. В Туркмении жёлтые суслики просыпаются значительно (на 1–1.5 месяца) раньше, чем на о-ве Барса-Кельмес и тем более, в Западном Казахстане; молодые появляются на 2–4 недели раньше в Туркмении, чем в Западном Казахстане. Взрослые залегают в спячку до начала июня, а сеголетки – до начала июля, т.е. сроки залегания примерно такие же, а период активной жизни за счёт более раннего пробуждения на юге больше. Период бодрствования в Туркмении составляет 3.3–4 месяца, или около 115 дней у взрослых и, также как и в Западном Казахстане, чуть более двух месяцев – у сеголетов в Туркмении составляет 3 (Ефимов, 2005а).

Не исключено, что краткость периода активности жёлтого суслика, обусловленная на севере медленным прогреванием почвы весной и ведущая к недостаточной наживке, является причиной того, что суслики не распространяются на север заметно далее северо-западных границ Казахстана (самая северная точка ареала – пос. Дьяковка Саратовской обл. вблизи от границы республики).

Выживание жёлтого суслика, по небольшим данным двух туров учёта в среднем по изучаемой области составляет 0.714 (n=4), а прирост – 2.3 (n=7).

Среди эмбрионов доля самцов равна 49.3%, среди взрослых – 48–44.5%. В популяции от 91 до 75% составляют особи в возрасте 2 лет и старше (Кадырбаев, 1982). Он же сообщает, что 82–90% сусликов становятся половозрелыми к двум годам, а 8–10% – раньше, к 11–12 месячному возрасту.

Размер выводка жёлтых сусликов в Западном Казахстане был наиболее полно изучен в 1930–40-х гг. (табл. 101).

Из табл. 101 видно, что средний размер выводка составил в среднем по области 8.19 (колебания от 3 до 13) эмбрионов на самку. Самый крупный выводок (среднесезонные данные) наблюдался у жёлтых сусликов с правобережной части поймы р. Урал в Калмыковском и Чапаевском районах (10.6), в период расселения зверька и активного освоения им новой территории. Позже, в 70–80х гг. он сократился в этом участке до 8.83. Несколько меньший, но достаточно большой размер выводка был в наиболее благоприятных для вида участках песков – в Южном песчаном районе и на стационаре Кызыл-Капкан (Северо-Восточный песчаный р-н) – 8.44–8.45. Меньший размер выводка наблюдался в Зауралье (7.92), ещё меньший – на северных окраинах Волго-Уральских песков (стац. Новая Казанка, Урда, Байгазы (7.4–7.7). Ю. М. Ралль с соавт. (1937) в районе Н. Уштагана в 30-х гг. XX столетия выявили размер выводка в 8.69, а в те же годы в Приерусланской песчаной степи – до 8. Для сравнения отметим, что в интродуцированной популяции жёлтого суслика на острове Барса-Кельмес в Аральском море в 1942–1945 гг. среднее число эмбрионов у жёлтого суслика было примерно таким же – 8.4. На юге ареала средний размер выводка был всего 4, на юго-востоке – 7. (Млекопитающие Казахстана, 1969), как и в Киргизии – 7.1 (Янушевич с соавт., 1972). Х. Н. Кадырбаев (1982) для юго-востока Казахстана приводит цифру 6–7, а для севера – 8–9 эмбрионов. В Узбекистане, в урбанизированных ландшафтах плодovitость жёлтого суслика низка – около 5. На Красноводском полуострове в Туркмении размер выводка составил 6.2, а по Заузбойскому р-ну – 7.4, в целом по Туркмении – 6.67. Таким образом, в 40-х гг. XX столетия средний выводок у жёлтого суслика на западе Казахстана был таким же, как и на о. Барса-Кельмес, но больше, чем в большинстве других участков ареала.

Таблица 101. Размер выводка у жёлтого суслика в Западно-Казахстанской области в 1933–1948 гг.

Год, место	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	CV,%	n	M±m
Джангалинский район, 1944–1948			4	2		12	3	2	1		-	21.26	24	7.75±0.34
Урдинский р-н, 1945–1947		1	2	4	4	4	9	4	1		-	22.18	29	7.93±0.33
Н. Уштаган, 1933–35, по Раллю, 1937		1		1	5	4	8	2	3	2	-	21.53	26	8.692±0.37
Н. Уштаган, 1946–1948			3	2	1	3	3	3	2	4	-	27.72	21	8.81±0.53
Сасык-Тау 1948			1			1		1		1	-	34.12	4	8.75±1.49
Калмыково 1940–1948						1	1		1	1	1	19.95	5	10.6±0.93
Джамбейтинский р-н 1948	1	1		4	6							21.39	12	6.08±0.38
В среднем по области	1	3	10	13	16	25	24	12	8	8	1	25.82	121	8.185±0.20

По сравнению с малым сусликом размер выводка у жёлтого суслика Западного Казахстана больше: малый суслик – 6.34, жёлтый – 8.19. и более вариабилен: для малого суслика CV=10.95, а для жёлтого – 25.82%.

Большинство рассмотренных нами рядов распределений по размеру выводка жёлтого суслика относятся к нормальному распределению; однако, в северных частях ареала – в Урдинском и Джамбейтинском районах моды распределений смещены вправо, имеют отрицательную асимметрию, т.е. большие выводки в этих районах встречаются чаще, чем должно быть в соответствии с нормальным распределением. Это свидетельствует, как следует из представлений С.С. Шварца с соавт. (1966), о том, что эти популяции изменяются в сторону наращивания размера выводка. Так, по Урдинскому району $A = -1.189$, $p = 0.003$, а по Джамбейтинскому – $A = -1.142$, $p = 0.0123$. Распределение числа эмбрионов в Урдинском районе имеет также сильный отрицательный эксцесс ($E = -4.472$, $p = 0.0399$), рис. 130а, т.е. это распределение, по сравнению с нормальным, имеет не только моду, сдвинутую вправо, но и более широкий «колокол» – здесь, по С.С. Шварцу с соавт. (1966), популяция имеет тенденцию к увеличению разброса значений размера выводка, возможно, в силу неустойчивости условий для жёлтого суслика. Давление отбора на стабилизацию размера выводка здесь снижено. В Южном песчаном районе, по Ю.М. Раллю с соавт., 1937, выводки у жёлтого суслика имели нормальное распределение; к 1946–1948 гг. размер выводка там несколько увеличился, а распределение как в Новом Уштагане, так и в Сасык-Тау стало близко к равномерному. Аналогичное изменение типа распределения величины выводка выявлено и для поймы р. Урал. В целом по области распределение также нормальное (рис.130б).

Для жёлтого суслика характерна значительная резорбция эмбрионов. Так, на о-ве Барса-Кельмес она колебалась от 2.59 до 39.5% самок, в среднем за 1942–1946 гг. составила 16.6%. Как наблюдал М.И. Исмагилов (1952), в одном роге матки могут наблюдаться эмбрионы разного возраста, причём у корня матки они старше, а в периферической части рога – моложе. Различия могут составлять 5 дней. Родятся все молодые, но недоразвитые детёныши из дальних концов рогов матки, по большей части самцы, чаще гибнут в гнезде.

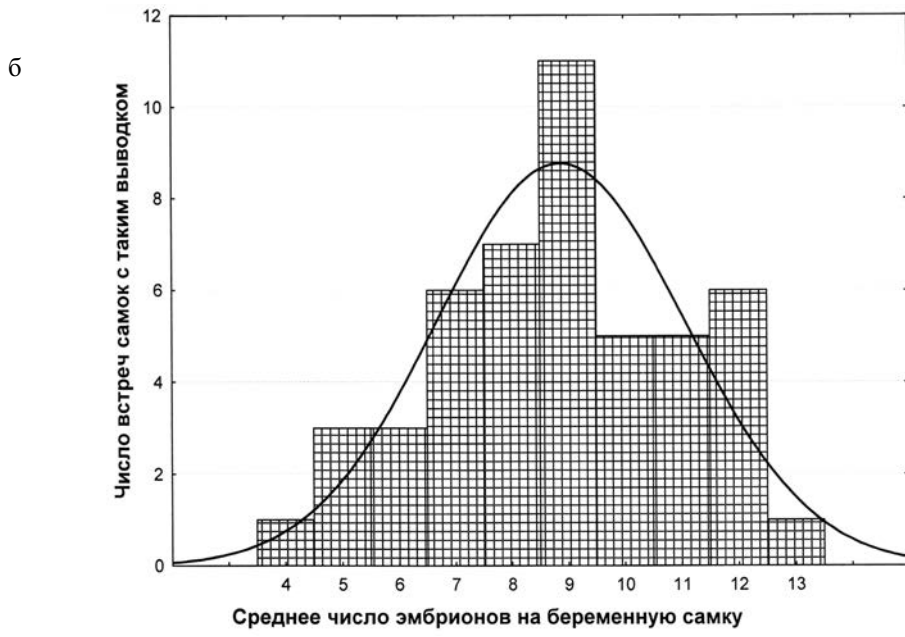
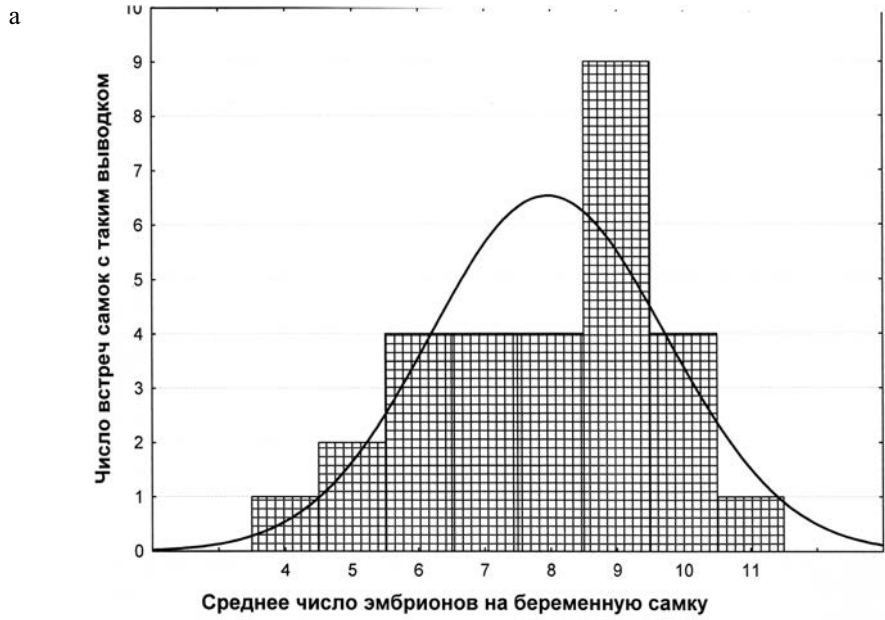


Рис. 130. а – Кривая распределения числа эмбрионов жёлтого суслика. Урдинский р-н; б – Кривая распределения числа эмбрионов жёлтого суслика. Среднеобластные данные

Отход рождённых молодых, по данным того же автора, велик. За это время погибает около 30% от числа тех, что были на эмбриональной стадии. На поверхности наблюдаются выводки в 4.5–6 молодых. Приплод поедают самки, если не могут выкормить всех, а также забирающиеся в норы ушастые ежи и щитомордники, а на поверхности земли по выходе из нор – чайки (на о. Барса-Кельмес). На юго-востоке ареала резорбция составляет, по

Таблица 102. Характеристика размножения жёлтого суслика в Западно-Казахстанской области в месяц максимального размножения (1940–1987 гг.)

Место	п, лет наблюдений	Экз./га	Размер выводка	% размножающихся самок	ПИР
Стац. Урда	6	2.3	7.47±0.49	69.3±16.12	467.8± 65.97
Ст. Новая Казанка	12	2.39±0.26	7.70±0.27	57.2±3.94	476.05±33.29
Южный песчаный ЛЭР	11	4.14±0.83	8.44±0.40	61.75±5.62	528.4±0.45.03
Северо-восточный песчаный ЛЭР (ст. Кзыл-Капкан)	15	1.48±0.78	8,45±0.25	75.86±5.50	630.08±47.29
Правобережная пойма р. Урал	12	3.67±0.99	9.14±0.52	66.54±8.6	553.67±89.31
Ст. Байгазы	4	1.13±0.80	7.40±0.70	78.00±5.18	572.60±52.8
Зауралье	12	1.585±0.53	7.92±0.43	88.3±2.94	711.04±52.93
В среднем по области (расчёт по исходным данным)	54	2.46±0.32	8.09±0.15	69.13±2.50	566.21 ±21.72

наблюдениям в течение 5 лет, 19.1–39.6% самок, а на севере – 11.5–32.2% (Кадырбаев, 1990). В среднем на юго-востоке ареала резорбция наблюдалась у 22.7% самок, на севере – у 26.7%, от числа эмбрионов – 4.54 и 5.81% соответственно. Обычно на одну самку рассасывается 1–2 эмбриона, реже гибнет весь выводок. Резорбция чаще всего наблюдается у более мелких и хуже упитанных самок.

Рассматривая процент размножающихся самок (табл. 102), видим, что он колеблется в среднем по участкам от 57.63 до 88.3% (в исходных данных – от 6.6 до 100%). Он минимален на стац. Новая Казанка, в пойме р. Урал, в Южном песчаном ЛЭР и Урда (57.5–69.3%), средний – на северо-востоке и по северо-восточным окраинам Волго-Уральских песков (стац. Кзыл-Капкан, Байгазы – 75.9–78%), максимален – на севере ареала в Зауралье (88.3%). Вариабельность интенсивности размножения жёлтого суслика в месяц максимального размножения по CV составила 23.07%, тогда как у малого суслика – вдвое выше – 53.14% (табл. 103). Для юго-востока и севера Казахстана Х. Н. Кадырбаев (1982) приводит сходные цифры участия самок в размножении – около 67%, что близко к данным А. И. Янушевича с соавт. (1972) по Киргизии – 63% в месяц максимального размножения.

ПИР составляет 467.8–711, в среднем 566.2 молодых на 100 самок (табл. 102) Минимальный ПИР наблюдается на стац. Новая Казанка и Урда (467.8–476), низко на стац. Айбас, в пойме р. Урал и Байгазы (528–579.6), выше – на стац. Кзыл-Капкан (630.1), максимально – в песках Бийрюк (711). Сравнивая эти показатели с литературными данными, отметим, что интенсивность размножения в изучаемой нами области в среднем несколько выше, чем на острове Барса-Кельмес (60%), а отсюда повышен и ПИР, который составляет здесь 566,2 против 504, что много выше и данных по Туркмении. Так, в Северо-Западной Туркмении при численности, сходной с данными по западу Казахстана, жёлтый суслик размножается значительно менее интенсивно. В среднем за 1970–1986 гг. (взято 6 лет) в месяц максимального размножения там размножалось 53.3–41.8% (среднее 47.5) самок при среднем числе эмбрионов 6.67 (Ефимов, 2005а), т. е. ПИР составляет около 316 молодых на 100 самок, тогда как в Западном Казахстане – значительно больше – 566.2. Вероятно, это связано с меньшей смертностью сусликов в Туркмении, поскольку более длительный период наживровки там позволяет им зимовать с большим успехом.

Таблица 103. Вариабельность (CV) показателей численности и размножения у жёлтого суслика, %

Участок, стационар	численность	СЧЭ	% размн. самок	ПИР
Южный песчаный	44.75	15.57	28.29	25.56
Новая Казанка	36.03	116.4	30.62	28.83
Северо-Восточный песчаный	148.65	103.71	28.6	26.0
Урда	-	16.06	40.30	24.42
Байгазы	122.12	18.85	13.29	18.44
Пойма р. Урал	43.78	20.18	38.77	42.68
Зауралье	66.67	18.63	9.98	22.33
В среднем по области	76.55	17.06	30.48	31.96

Вариабельность репродуктивного усилия у жёлтого суслика, как видно из табл. 103, составляет 31.96%, что меньше, чем у малого суслика (54.33%). Среди показателей размножения и численности наиболее устойчив размер выводка, а наиболее вариабельна численность.

Таким образом, все доступные нам показатели размножения у жёлтого суслика завышены по сравнению с таковыми у малого суслика здесь же.

Это можно объяснить значительно меньшей численностью жёлтого суслика, когда все внутривидовые механизмы направлены на увеличение численности. При этом вариабельность минимальна, т.е. все параметры размножения у жёлтого суслика значительно более устойчивы, чем у малого.

Тренды численности и показателей размножения оказались недостоверными, т.е. за период наблюдений не произошло направленного роста численности или изменения интенсивности размножения.

Расчёт корреляций между показателями численности и размножения не показал зависимости параметров размножения этого вида от численности. Получен достоверный коэффициент корреляции для зависимости ПИР от процента размножающихся самок: $r = 0.85$, $p < 0.05$. Процент размножающихся самок, исходя из расчётов корреляций, определяет РУ примерно на 72%, а размер выводка – на 10%. Если же мы сравним эти результаты с аналогичными данными по малому суслику (см. соотв. раздел книги), то окажется, что у малого суслика ПИР определяется влиянием размера выводка на 0.2%, а процентом размножающихся самок – на 82.8%, т.е. у жёлтого суслика размер выводка в значительно большей степени, чем у малого, определяет исход размножения (ПИР).

Исходя из данных табл. 102, для жёлтого суслика в области оптимален (судя по численности) Южный песчаный район. Ниже оптимума, но достаточно благоприятен район поймы р. Урал, средние условия наблюдаются в окрестностях стац. Новая Казанка, по-видимому, также на стац. Урда. Мало благоприятными, с постоянно сниженной численностью, оказались участки северо-восточной части и северо-восточных окраин Волго-Уральских песков, а также Зауралья. По сравнению со средними данными по региону в оптимальном и благоприятном участках увеличен размер выводка, тогда как процент участвующих в размножении самок и ПИР занижены или близки к средним значениям по области. В pessимальных участках падает размер выводка, но процент размножающихся самок и итоговый показатель размножения ПИР возрастают. Несмотря на интенсивное размножение, в pessимальных участках численность остаётся низкой.

Связывая эти данные с таковыми по вариабельности показателей (табл. 103), отметим, что в Западном Казахстане в оптимальных участках, где численность жёлтого суслика максимальна, она и более устойчива. Средний размер выводка в оптимальном и благоприятном

ятном участках повышен и слабо колеблется, а в пессимальных участках ареала этот показатель отличается минимальной устойчивостью (особенно в Зауралье). Интенсивность размножения устойчиво выше в пессимальных участках. ПИР снижен в пессимальных и повышен – в оптимальных участках. В оптимуме ареала (Туркмения) все показатели размножения ниже, чем в Западном Казахстане.

Из вышесказанного можно заключить, что жёлтый суслик реагирует на ухудшение условий ослаблением устойчивости средних значений численности, а в некоторых случаях – и уменьшением размера выводка. В пессимальных участках возрастает процент размножающихся самок, а отсюда и ПИР. Нормальность распределения для числа выводков на севере ареала и в менее благоприятных условиях (а иногда и в оптимальном участке) может нарушаться при ухудшении условий.

1.2. МАЛЫЙ СУСЛИК

1.2.1. Многолетние изменения численности малого суслика в Западном Казахстане

Особенности размещения и уровни численности зверька в различных частях области, как и история вымирания малого суслика в песчаной части области были рассмотрены нами в 1 части книги. Ниже более детально рассмотрены основные природные факторы, воздействующие на динамику численности малых сусликов в разных по благоприятности участках ареала зверька в пределах изучаемой области и сопредельных территорий.

1.2.2. О ВЛИЯНИИ ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКОГО РОГАТОГО СКОТА НА ЧИСЛЕННОСТЬ МАЛОГО СУСЛИКА

Известно (Формозов, 1959; Абатуров, 1984), что развитие животноводства в степи и полупустыне, приводящее к сбою и разреживанию растительности, в определённой мере способствует процветанию малого суслика. В условиях Западно-Казахстанской области основной вид скота – овцы; с 1972 г. и далее наблюдался постепенный спад численности мелкого рогатого скота (овец), связанный с социальными переменами (см. раздел в ч.1). Численность малого суслика также уменьшалась в этот период. В ч.1 было показано, что наблюдается определённая, хотя и не очень тесная и опосредованная (через восстановление выбитой ранее растительности) связь между численностями овец и малого суслика. Достоверную корреляцию удалось получить только в случае использования непараметрического критерия гамма: $r = 0.393$; $p \leq 0.05$ ($n = 16$). Таким образом, численность мелкого рогатого скота (главным образом овец) в области, наряду с другими факторами, является одним из факторов, влияющих на динамику численности малого суслика.

1.2.3. Многолетние изменения ареала и численности малого суслика в Западном Казахстане

Динамика численности малого суслика в Западно-Казахстанской области Казахстана прослежена по данным Уральской противочумной станции. Учёты проводились на УПЧС с 1938 г. по настоящее время; с 1933 г. использованы данные литературы.

Учёты весенней численности (после полного пробуждения) вели стандартными методами, по норам – веснянкам, гораздо реже – капканно-площадочным методом. Б. Д. Абатуров (1984) и М. – Р. Д. Магомедов (1995) показали тесное соответствие обоих методов. Ежегодно в каждом районе весной обследовали несколько десятков площадок, отлавливали сотни и тысячи сусликов.

Многолетние средние показатели весенней численности малого суслика приведены на рис. 131–133 и в табл. 104. Как видно из этих материалов, наивысшей численностью отличается, если не считать Джаныбекского стационара, где противочумная станция не проводила наблюдений, глинистая полупустыня (стационары Заурального полупустынного – Джамбейты и Центрального полупустынного ЛЭР – Фурманово, а также прилегающая с востока к р. Урал часть Чапаевского района – «Чапаевское Зауралье»), где отмечено 26–29 экз./га. Эти территории мы относим к группе участков А. По-видимому, к этой же группе относится и территория Джаныбекского стационара РАН. Несколько ниже, хотя достаточно высока численность сусликов на севере области, в окрестностях Уральска (23.2). К югу, в Чапаевском Приуралье численность малого суслика снижается; на уровне 11–20 экз./га она поддерживается в окрестностях Урды на западе области, в Приахтубин-

Таблица 104. Многолетние средние (1938–2002 гг.) показатели численности малого суслика в Западно-Казахстанской области и на прилегающих территориях

Группа стационаров	Стационары	Плотность сусликов на 1 га						
		N (лет наблюдений)	M	Min	Max	σ^2	m	CV
Г	Айбас, Н. Уштаган	24	4.19	0.20	14.50	4.55	0.93	108.53
Г	Север Волго-Уральских песков	18	2.98	0.20	9.30	2.39	0.56	80.03
Б	Приахтубинский песчаный	9	16.16	9.30	23.30	5.56	1.85	34.43
Б	Урда	32	18.82	2.70	77.00	17.10	3.02	90.90
Г	Кзыл-Капкан	30	3.69	0.00	12.50	2.91	0.53	78.85
В	Камыш-Самарский	47	9.82	1.10	29.6	5.55	0.81	56.54
А	Фурманово	44	29.91	9.5	43.00	8.79	1.32	30.92
В	Кисык-Камыш	7	8.69	2.20	11.50	3.56	1.35	41.04
Б	Бийрюк-Тайсуган	32	14.00	1.00	56.70	12.50	2.21	89.3
Б	Зелёновский	10	19.71	3.40	40.10	13.46	4.26	68.28
Б	Зауральный полупустынный	19	18.95	6.50	41.30	10.05	2.31	53.05
А	Чапаевское Зауралье	11	29.51	17.40	53.70	11.18	3.37	37.88
В	Зауральный пустынный	28	8.32	2.80	15.20	3.33	0.63	40.08
Б	Байгазы	10	11.72	7.00	20.00	4.26	1.35	36.38
В	Калмыково	51	9.78			4.56	0.64	46.70
А	Джамбейта	70	26.58			11.70	1.40	44.01
Б	Уральск	26	23.16			11.38	2.23	49.16
Б	Чапаево	72	19.50			10.75	1.27	54.99
А	Джаныбек *	20	45.02			27.05	6.048	60.08

*данные Г. В. Линдемана с соавт., 2005

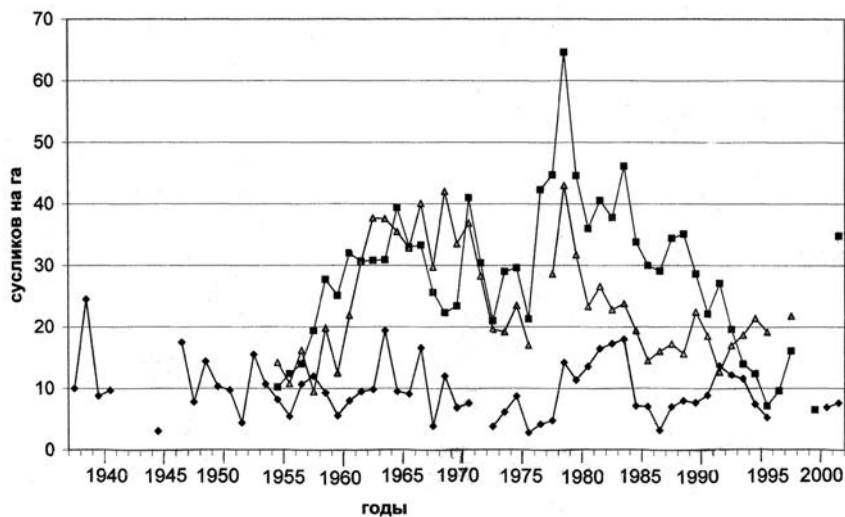


Рис. 131. Изменение численности малого суслика по годам на севере и в центре области. Квадраты – стационар Джембейты; ромбы – Чапаево; треугольники – Фурманово

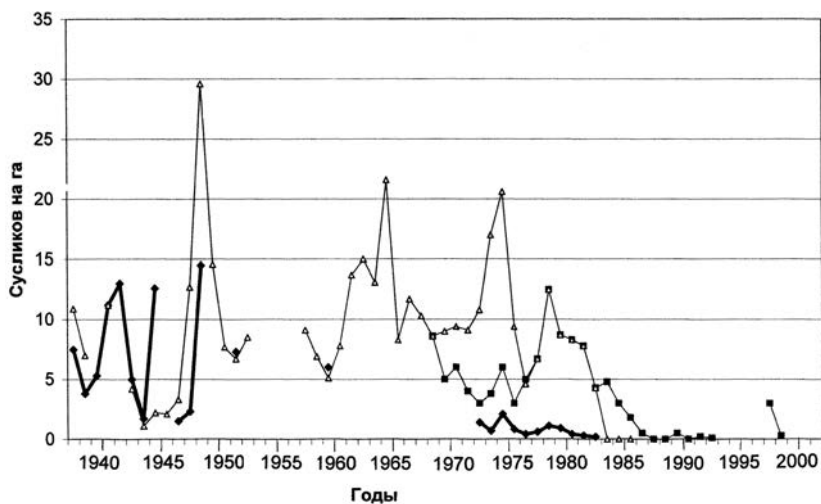


Рис. 132. Изменение численности малого суслика по годам на юге области. Квадраты – Кзыл-Капкан; треугольники – Новая Казанка; ромбы – Южный песчаный район

ском песчаном районе (прилежащий к изучаемой области с юго-запада участок Астраханской области), а также на севере области (Зелёновский р-н), на значительной части Зауралья (пески Бийрюк-Тайсуган, Зауральный полупустынный ЛЭР, стационар Байгазы на северо-восточной окраине Волго-Уральских песков) – группа стационаров Б. Ещё более низкая численность (6–10 экз./га) поддерживается в глинистой пустыне на юге области вдоль р. Урал (стац. Калмыково), а также на территории, прилежащей с севера к Волго-Уральским пескам (стац. Кысык-Камыш), а также на территории Камыш-Самарского ЛЭР и в Зауральном пустынном ЛЭР на юго-востоке области (группа стационаров В). Самая низкая численность, особенно в последние десятилетия – менее 5 экз./га – наблюдается в песчаной части области – на стационарах Новый Уштаган, Айбас, Кзыл-Капкан, а также на территории временных стационаров на севере, северо-западе и северо-востоке Волго-Уральских песков (группа стационаров Г).

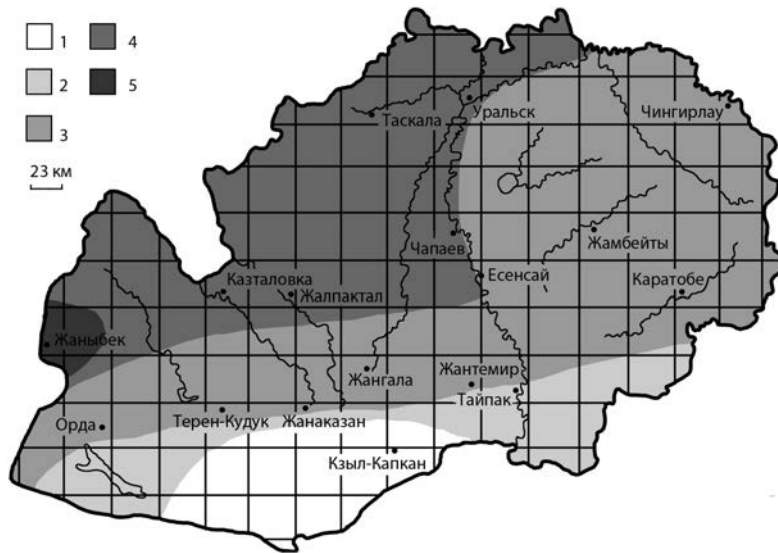


Рис. 133. Картограмма численности малого суслика. Обобщённые показатели численности малого суслика в Западно-Казахстанской области. Численность, экз./га: 1 – до10; 2 – 11 – 20; 3 – 21 – 30; 4 – 31 – 40 – более 40

Из этой таблицы также видно, что коэффициент вариации, характеризующий устойчивость показателя численности сусликов, максимален там, где численность низка (т.е. численность здесь наименее устойчива) и составляет 78–108.5%, средний – в условиях среднего уровня численности и минимален (30.9–49.2) там, где численность выше всего. Изображение участков области с различным уровнем численности малого суслика, составленное по многолетним средним материалам 19 территорий учёта приводится на рис. 133. Из него видно, что область максимальной численности занимает западную часть области, высокая численность наблюдается частично на севере, а больше – в средней части области. Области сходной численности вытянуты в широтном направлении. К югу численность снижается. Кроме того, мы провели кластерный анализ сходства показателей многолетних учётов численности зверьков. Результаты приведены на рис. 134, показывающем, что западные территории (станции Урда, Джаныбек), как и некоторые восточные (Зауральский полупустынный ЛЭР. Чапаевское Зауралье), отличаются своеобразием изменений численности, а остальные пункты чётко разделяются на две группы. К первой относятся участки с повышенной численностью, где выявляются две ветви: а) северо-запад и центр области (Фурманово, Чапаево, Зелёновский стац.) и б) Зауралье (Джамбейта, пески Бийрюк–Тайсуган) и окрестности Уральска. Вторая группа объединяет в основном территории с низкой численностью, прилежащие или относящиеся к песчаным ландшафтам. При этом стационары, относящиеся непосредственно к пескам (Айбас, Новый Уштаган, Кзыл-Капкан, аул Советы, Зауральский пустынный), составляют ядро этой группы, а стационары окраин песков и прилежащие к пескам, примыкают к этому ядру.

Анализ кривых многолетней динамики численности в отдельных частях области (рис. 131–132) позволяет заключить следующее. Для большей части территории характерно наличие двух периодов подъёма численности: 1) 1962–1974 и 2) 1978–1982, до 1992 гг. Пики численности чётко выражены и достигают высоких значений на севере области (в степной и полупустынной частях), а в пустынных ландшафтах пики выражены слабее как в Приуралье, так и за Уралом: подъёмы случаются в те же периоды, но невысоки и менее продолжительны. На самом юге, в песчаной части, картина кривой изменения

численности ещё менее регулярна. Так, в Южном песчаном ЛЭР (стац. Айбас, Новый Уштаган) наблюдается картина постепенного спада численности зверьков, вплоть до их полного исчезновения или единичных поимок. Этот период спада длится около 40 лет. В Северо-восточном песчаном ЛЭР спад начался позже, после 1979 г. и длился 12–14 лет также до почти полного исчезновения зверьков с территории стационара. На более северном, Камыш-Самарском стационаре в окрестностях Новой Казанки полного спада не наблюдается: численность сильно, хотя и не катастрофически снижается, и только в редкие годы превышает 20 экз./га. В области можно выделить два участка с разными вариантами многолетней динамики численности: западный и восточный. К западному относятся Урда и Приахтубинский пустынный ЛЭР, по А. А. Лисицыну, 1964 (возможно, сюда входит и Джаныбекский стационар РАН), где подъём численности был в 1971–1973 гг., а потом до 1981 г. наблюдалась депрессия численности. В Джамбейтинском, Казталовском, Фурмановском, в луго-степных ландшафтах севера области подъёмы численности имели место в 1960–1976 и в 1978–1996 гг. Первый пик совпадает почти для всех мест наблюдений, сюда же вписываются стационары Чапаевского района. С 1978 г. отмечен подъём до 1980 г., а потом везде, кроме Джамбейтинского района, наступает спад численности до 1996–1998 гг. с новым последующим подъёмом в 2002 г. На Джамбейтинском стационаре падение численности тоже наблюдалось, но не столь глубокое. Пик численности в 1963–1964 гг. лучше выражен в луго-степных ландшафтах на севере области в Зауралье. Там же возник подъём численности 1969–1971 гг., который наблюдался и на стационарах субоптимального Чапаевского района. На Джамбейтинском стационаре подъёмы в течение второго пика выражены лучше всего. В южном Зауралье хорошо выражен подъём численности в 1961–1971 гг., а затем начинается спад, который идёт до 90-х гг. Если проследить отрезок времени за 1966–1990 гг. в Волго-Уральских песках, то можно видеть, что в последние 20–30 лет спад численности начался во всех районах области, но раньше всего спад численности начался в Южном песчаном районе (ранее 1962 г.), и к 1983 г. суслики там практически исчезли (рис. 132). На Северо-Восточном песчаном стационаре (Кзыл-Капкан) спад начался после пика 1979 г., а исчезновение сусликов относится к 1993–1994 гг. На Камыш-Самарском стационаре спад численности идёт с более высокого уровня (18,8 экз./га в 1981 г.) до 1986–1987 гг., когда численность снизилась до 4–5 экз./га и, после небольшого всплеска опустилась до 3 экз./га, но к 2002 г. здесь наблюдается новый подъём до 15,3 экз./га. На стационаре Калмыково спад наступил после 1984 г. и к 1996 г. численность упала до 5–7 экз./га: на этом уровне она сохранялась до 2002 г. Севернее, где суслик находит для себя более благоприятные условия, также отмечается спад численности с 80-х гг. до начала XXI в., но везде с 1998–2002 гг. начинается новый многолетний подъём численности, охватывающий участки глинистой полупустыни и переходные к пескам территории (стационары Урда, Байгазы, Новая Казанка). В песках Южного и Северо-Восточного песчаных стационаров заметного роста численности малого суслика пока не отмечено. В южной Зауральной части области также наблюдался первый большой подъём численности, отмеченный в Приуралье (1969–1974 гг.), но он был лучше выражен на севере. В песках Бийрюк-Тайсуган и на стационаре Райгородок этот пик не проявлялся. Небольшой подъём численности отмечен в период второго пика, (1974–1981 гг.), но он был краток, и уже с 1981 г. начался спад численности, продолжающийся до конца периода наблюдений (2002 г.).

По-видимому, можно считать, что ход многолетней динамики численности зверьков в целом по области в основном единый, но в различных её частях на фоне разного уровня благоприятности ландшафтов для малого суслика картина преобразуется, в благоприятных участках пики длятся дольше, поднимаются выше, а в других, менее благоприятных – депрессии более обширны, занимают больше времени и достигают минимальных значений численности.

Отсюда мы можем отнести к оптимальным участки с наиболее высокой и устойчивой численностью более 25 экз./га (группа А), к субоптимальным в 11–25 экз./га (группа Б), к субпессимальным при 6–10 экз./га (группа стационаров В), и к пессимальным – терри-

тории с минимальной и наименее устойчивой численностью до 5 экз./га (группа стационаров Г).

1.2.3.1. Благоприятные участки ареала

Для участков ареала малого суслика, отнесённых нами к группе А (оптимум ареала) мы располагаем многолетними рядами численности, ассоциированными с метеоданными, за 1950–1989 гг. (участок 1 – Фурмановский стационар, Центральный полупустынный ЛЭР и участок 2 – Джамбейтинское отделение, Зауральный степной ЛЭР).

Стационары с оптимальной численностью зверьков характеризуются полупустынным ландшафтом с засушливым климатом. Глинистые полупустыни характеризуются злаково-полынными, бело- и чернополынными, типчаково-полынными растительными комплексами (Левина, 1964; Гордеева, 1959). Здесь в течение изучаемого периода имел место различный уровень выпаса домашнего скота, но перевыпас на значительных территориях не наблюдался. Распашка больших массивов земель также не проводилась. В целом оба участка следует отнести к средне засушливым для области территориям – около половины лет за 1950–1989 гг. имели годовую сумму осадков ниже 250 мм.

Анализ трендов численности (рис. 134) показал, что направленность изменений численности сусликов в течение периода наблюдений достоверно существует при $R=0.58$ на участке 1 и $R=0.68$ на участке 2; тренд имеет форму параболы 5-го порядка для обоих участков, но в первом случае форма связи свидетельствует о постепенном снижении численности вида, тогда как во втором кривая волнообразна – с подъёмом в начале и середине периода, а между ними и после них – периоды спада обилия зверьков. В самом конце периода наблюдений (1998 г.) на втором участке численность вновь стала подниматься.

Анализ направленных изменений показателей погоды за 1951–1989 гг. (табл. 105) позволил заключить, что их годовые средние значения на участке 1 за этот период не изменились. В то же время, в Центральном полупустынном ЛЭР (участок 1) есть достоверная тенденция к росту осадков за ноябрь-февраль, а также к потеплению марта, апреля и июля. Таким образом, от 1950 к 1989 г. произошло постепенное увлажнение конца осени и зимы, потепление весны и части лета за счёт противоположных изменений в другие части года.

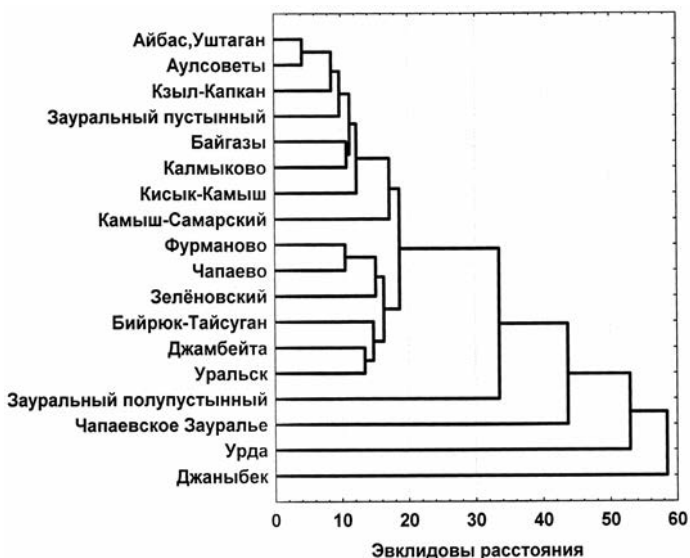


Рис. 134. Сходство стационаров и районов области с разной численностью малого суслика

Таблица 105. Основные климатические показатели изучаемых районов Западно-Казахстанской области

Период	показатель	Центральный полу-пустынный ЛЭР	Зауральный ЛЭР
1881 – 1960	Среднегодовая температура	5.9	5
	годовая сумма осадков	233	239
	ГТК	39.4	47.8
1961– 1989	среднегодовая температура	6.64	6.32
	годовая сумма осадков	252.8	263.4
	ГТК	37.9	43.8
Рост от 1-го периода ко 2-му, %	Среднегодовая температура	12.6	43.0
	годовая сумма осадков	8.5	10.2
	ГТК	-3.8	-10.04

Таблица 106. Результаты спектрального анализа кривых динамики численности малого суслика в оптимальных для вида ЛЭР

показатель	№ гармоники	Центральный полупустынный ЛЭР	Зауральный ЛЭР
Длина цикла, лет	1	44	44
	2	14.7	14.7
	3	22	22
	4	8.8	6.3
	5	2.6	4.4
частота	1	0.027	0.027
	2	0.0682	0.0682
	3	0.0455	0.0455
	4	0.1136	0.1591
	5	0.1591	0.1136
периодограмма	1	992.52	3559.0
	2	891.0	894.3
	3	299.17	761.8
	4	240.07	208.9
	5	37.71	96.31
спектральная плотность	1	571.05	1969.71
	2	520.69	656.95
	3	620.46	1494.09
	4	124.05	119.84
	5	31.87	72.37

В Зауралье (участок 2) произошло небольшое, но значимое возрастание среднегодовых температур ($R = 0.127$) и слабое, но также значимое увеличение количества осадков за год ($R = 0.214$); вторая половина зимы также стала к концу периода наблюдений более снежной, увлажнились май и август за счёт иссушения марта-апреля, июня и ноября. Зимы стали теплее за счёт похолоданий главным образом осенних месяцев. За 1951–1989 гг. на участке 2 стали выше температуры февраля и октября – ноября, тогда как в марте и августе похолодало.

Численность малых сусликов достигает областного максимума (за исключением Джаныбекского стационара), составляя 24.82 ± 1.74 особей на га на уч. 1 (1950–1996 гг.) и 28.60 ± 1.74 в Зауралье (уч. 2, 1951–1996 гг.). Оба ряда динамики численности (на участках 1 и 2) имеют нормальное распределение.

Спектральный анализ рядов численности показал, что для обоих участков характерна сложная циклическая природа процесса и сходная периодичность трёх долгопериодных наиболее мощных циклов – в 44, 14.7 и 22 года. Более высокочастотные циклы различаются: на участке 1 это циклы длиной 8.8 и 2.6 лет, а в Зауралье – 6.3 и 4.4 года (табл. 106).

1.2.3.2. Факторы динамики численности на оптимальных участках ареала

Простейший анализ экологических предпочтений сусликов при наличии многолетних рядов можно сделать, разместив в «климатическом поле» данные по численности сусликов. На рис. 135 мы сопоставили данные из разных ЛЭР с условиями различных лет. Взято 6 ЛЭР области – два оптимальных и ещё 4 разной степени благоприятности: Приуральный луго-степной (окрестности г. Уральска), Приуральный полупустынный (окр. пос. Чапаево), Приуральный пустынный (окр. пос. Калмыково) и северо-восточный песчаный (окрестности пос. Новая Казанка). Описание ландшафтных условий этих ЛЭР даны А. А. Лисицыным с соавт. (1964а). Данные по последним двум ЛЭР приведены только на рис. 135Г, т.к. значения численности в 40 и более экз./га там нами не наблюдались. Пики численности сусликов в Центральном и Приуральном полупустынных районах приходились на менее жаркие годы со средним и повышенным увлажнением, а в Зауральном ЛЭР пики численности приходились на средние для этой территории условия. На рис. 135Г данные по всей

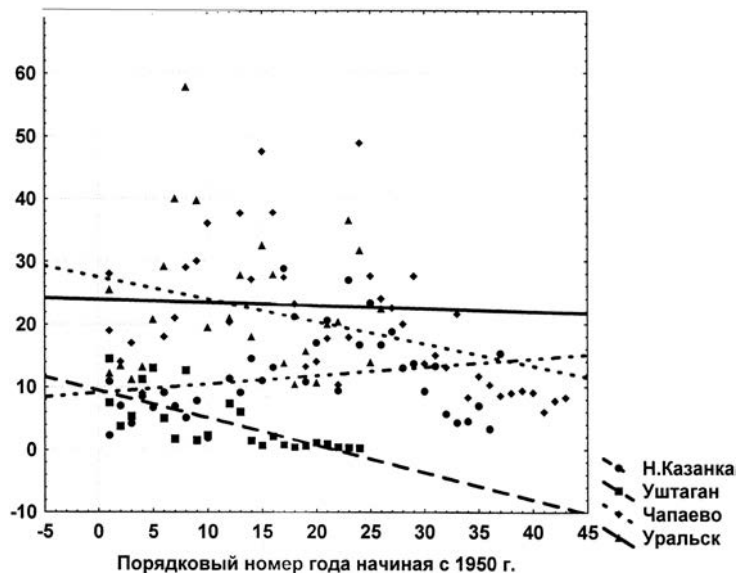


Рис. 135. Тренды численности малого суслика по стационарам

области объединены. Из него можно видеть, что наибольшее число лет случаев с высокой численностью сусликов приходится на относительно прохладные и сухие годы из имеющегося набора условий, наблюдавшегося за период работы в названных ЛЭР. Пики численности в 40 и более экз./га весной случаются в годы со среднегодовой температурой от 4 до 7.4 °С и с годовым количеством осадков от 196 до 334 мм, хотя в различных частях области отмечены колебания годовой температуры от 4 до 8.2 °С и годовой суммы осадков – от 128 до 398 мм.

Благоприятность типичных для региона условий характерна для центральных частей ареала вида. Это заметно по области в целом, а особенно – в Зауральном ЛЭР. На севере, в луго-степном ЛЭР заметен некоторый дефицит тепла и избыток увлажнения; в полупустынных ЛЭР – избыток тепла и некоторый недостаток влаги. Южные ЛЭР малоблагоприятны для сусликов, там никогда за последние 40–60 лет их численность не достигала высоких значений.

Более подробно связи численности сусликов с внешними условиями рассмотрены ниже для двух оптимальных для суслика участков с помощью статистических методов.

1.2.3.2.1. Центральный полупустынный ландшафтно-экологический район, стационар Фурманово (участок 1)

В табл. 107 представлены факторы, достоверно воздействующие на динамику численности суслика в данном ЛЭР. В год учёта на сусликов значимо благоприятно действуют высокие температуры марта (месяц массового пробуждения сусликов). Из факторов предшествующего года сильнее других действует уровень численности вида ($R = 0.76$): чем больше было сусликов в предыдущем году, тем их будет больше в последующем. Существенно влияют температуры ноября и декабря предшествующего года (зимовка сусликов): чем теплее ноябрь, тем больше будет сусликов на следующий год ($R = 0.418$); благоприятен для сусликов довольно холодный декабрь (-13 – -11 °С при диапазоне -1.8 – -14.8 °С). Сусликов бывает больше и после лет с заметными отклонениями уровня гравитации от средних значений, с высокой солнечной активностью ($R = 0.351$), но низкой ГМА. Воздействие колебаний уровня Каспия в год учёта и за год до него для этого участка незначимо.

В целом на этом участке сусликов бывает больше после лет с высокой численностью зверьков, со средними температурами ноября – декабря, минимальными – июня и средними – марта, с максимальным количеством осадков и уровнем солнечной активности (эти два последних фактора взаимосвязаны), при минимальном значении ГМА (показатели СА и ГМА связаны обратной зависимостью); после лет с холодной зимой и тёплой весной, прохладным и влажным летом, тёплой осенью. Понятно, что тёплая весна, прохладное и влажное лето, тёплая осень в предшествующем году создают благоприятные условия для развития растительности, размножения, наживки и зимовки сусликов. Тёплая весна в год учёта создаёт условия дружного пробуждения, и в результате создаётся высокая численность. По мере роста показателя СЗВЗ (т.е., в конечном итоге при росте замедления вращения Земли) численность малых сусликов нарастает.

Из достаточно сильно действующих погодных факторов чёткие тренды имеют температуры марта, июня, ноября, а также СА и ГМА. Напомним, что в циклике многолетней численности суслика в число наиболее значимых гармоник входят 44 и 22 года, что кратно 11-летнему циклу СА и ГМА. Из числа имеющих тренды факторов в благоприятном для сусликов направлении влияет лишь тренд температур марта, тогда как остальные воздействуют негативно. Рост температур марта до середины 70-х гг. примерно совпадал с ростом численности сусликов, но затем резкое снижение температур ноября, неблагоприятное для зверьков, в сочетании с неблагоприятными тенденциями в динамике космических факторов привели к постепенному снижению численности вида вплоть до 1989 г.

Анализ воздействия факторов за предшествующие годы показал, что автокорреляционные связи отсутствуют, тогда как кросс-корреляций выявлено достаточно много. Всего при имеющемся объёме материала выявлено 45 достоверных связей уровня численности

Таблица 107. Факторы динамики численности малого суслика в Центральном полупустынном ЛЭР (1950–1989 гг.)

Фактор	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Воздействие значений факторов предыдущего года					
Численность сусликов	$y^1 = -34.93 + 17.99x - 2.137x^2 + 0.1106x^3 - 0.002523x^4 + 0.00002099x^5$		0.763	17.33	0
Температура марта	$y^1 = 5.98 + 1.575x - 1.364x^2 - 0.2917x^3 - 0.01525x^4$		0.29	2.76	0.0475
То же июня	$y^1 = 1306/x - 34.73$		0.313	13.65	0
То же ноября	$y^1 = \exp(3.332 + 0.05461x - 0.0164x^2)$		0.418	10.79	0.0045
То же декабря	$y^1 = 60.39 + 32.46x + 11.55x^2 + 2.01x^3 + 0.1641x^4$		0.388	3.42	0.0159
То же зимы	$y^1 = 15.87 - 0.3325x$		0.086	2.72	0.011
То же весны	$y^1 = e^{2.605x - 0.1909}$		0.137	4.93	0.0001
То же лета	$y^1 = 24170 - 1036x + 14.81x^2 - 0.07044x^3$		0.326	4.68	0.0088
То же осени	$y^1 = 1/(0.01909 + 0.5201/x)$		0.136	4.74	0.0001
Осадки лета	$y^1 = 1/(0.02593 + 0.1497x)$		0.133	4.76	0.0001
Среднегодовая сумма осадков	$y^1 = 1/(0.01736 + 6.832/x)$		0,181	6,65	0
СА (x=log W)	$y^1 = 1208 - 3091x + 3062x^2 - 1452x^3 + 332.2x^4 - 29.46x^5$		0.351	3.02	0.026
ГМА	$y^1 = 36.69 - 0.8003x$		0.114	3.87	0.0008
Гр (без знака)	$y^1 = 16.54 + 0.1009x$		0.277	5.74	0.0001
Воздействие значений фактора данного года					
тренд численности малого суслика	$y^1 = 67.55 - 23.14x + 3.207x^2 - 0.1771x^3 + 0.004289x^4 - 0.00003815x^5$		0.585	7.62	0.0002
температура марта	$y^1 = 1/(0.03777 - 0.001747x)$		0.094	3.02	0.0054

сусликов с факторами, воздействовавшими 2–28 лет назад, среди наиболее сильных – осадки сентября 22 года назад ($r=0.838$), осадки мая 24 года назад ($r=-0.837$), температура февраля 22 года назад ($r=-0.800$) и уровень Каспия 23 года назад ($r=-0.707$). Таким образом, сильно воздействующих (при $r>0.7$) ретро-воздействий в этом участке выявлено 4.

В итоге было составлено уравнение множественной регрессии, описывающее воздействие наиболее существенных факторов на динамику численности сусликов на данном участке и пригодное для прогноза численности на следующий год. В нём использовано три фактора: x_1 – численность сусликов весной предыдущего года, экз./га; x_2 – среднемесячная температура июня предыдущего года, °С; x_3 – сумма осадков в сентябре 22 года назад, y_1 – численность сусликов, экз./га. Уравнение имеет вид:

$$y_1 = 287.3727 + 0.71236x_1 - 0.59925x_2 - 16.7933x_3 + 0.360449x_3^2 - 0.00317x_3^3 + 0.00001x_3^4 \{1\}$$

Уравнение имеет $r=0.994$ и объясняет 98.8% дисперсии. Остаточная дисперсия равна 3.554. $F=83.33$ при $N=12$ $p=0$. Все коэффициенты уравнения достоверны при $p < 0.026$. Степень совпадения реальных и расчётных данных показана на рис. 138. Уравнение выполняется в следующем диапазоне значений факторов: x_1 – от 14.5 до 31.7 экз./га; x_2 – от 18.1 до 25.4 °С; x_3 – от 34 до 97 мм.

Чтобы вычислить, какая должна быть численность, подготовим необходимые значения x , вставим их в уравнение и произведём расчёты. Например, для 1989 г.: $x_1=17.2$ (численность сулика в 1988 г.), $x_2=25.4$ °С (температура в июне 1988 г.), $x_3=61$ (сумма осадков в мм за осень 1967 г.). Подставив цифры в уравнение, получим:

$y_1 = 287.3727 + 0.71236 \times 17.2 - 0.59925 \times 25.4 - 16.53 \times 61 + 0.360449 \times 61^2 - 0.00317 \times 61^3 + 0.00001 \times 61^4$. В результате расчётов получаем прогнозируемое значение 16.22. Реальное значение составило 15.6 экз./га.

1.2.3.2.2. Зауральный полупустынный ландшафтно-экологический район, стационар Джамбейта (участок 2)

Основные факторные воздействия на динамику численности сусликов в этом ЛЭР представлены в табл. 108. Из неё можно видеть, что в год учёта внешние факторы действуют на уровень численности значительно слабее, чем факторы предыдущего года.

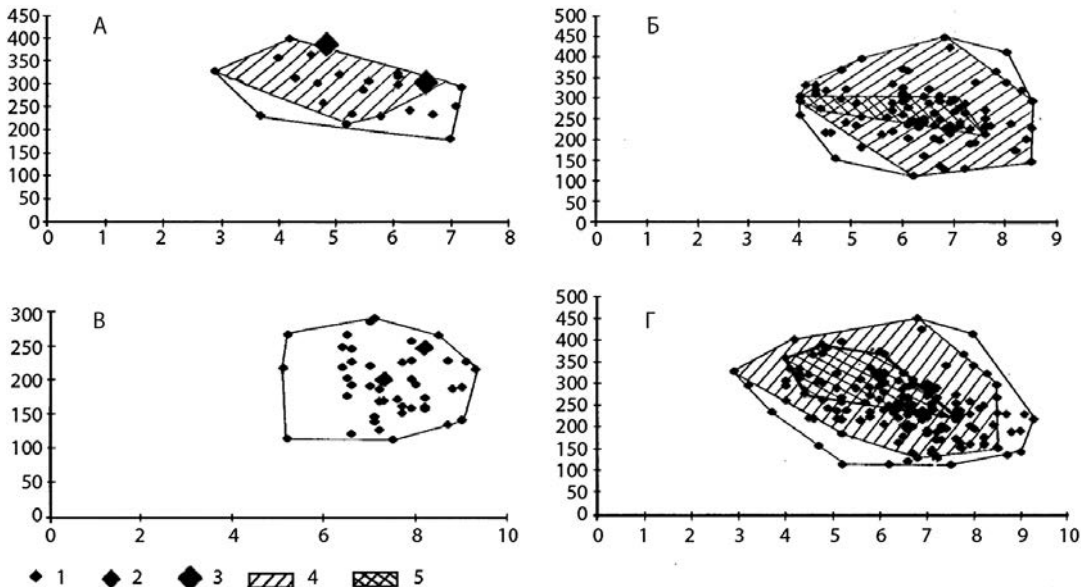

















Рис. 136. Климатическое поле малого сулика. Территории: А – лугостепной ЛЭР, Б – полупустыни; В – пустыни; Г – по области в целом. Обозначения: годы с численностью малого сулика, в экз./га: 1 – до 20; 2 – 21–40; 3 – 41 и более. 4 – область климатического субоптимума; 5 – область климатического оптимума

Таблица 108. Факторы динамики численности малого суслика в Зауральном ЛЭР (1971–1989 гг.); x' – $\sin x$; x'' – \sqrt{x}

Фактор	Уравнение	Форма связана	R	F	P
воздействие значений фактора предыдущего года					
численность сусликов	$y_2=19.74+0.4627x$		0.211	3.76	0.0023
температура марта	$y_2=1/(0.03659+0.00126x)$		0.209	3.71	0.0026
температура декабря	$y_2=26.03-63.51/x$		0.195	3.4	0.0044
осадки января	$y_2=1/(0.02433+0.0641/x)$		0.397	9.21	0
Осадки апреля ($x - \sin x$)	$y_2=1/(0.02806-0.0001149x')$		0.255	4.8	0.0004
осадки июля	$y_2=1/(0.0248+0.0001825x)$		0.169	2.85	0.012
осадки августа	$y_2=1/(0.02133+0.002101x')$		0.251	4.69	0,0005
осадки октября	$y_2=22.16+3.492x-0.1659x^2+0.002035x^3$		0.483	4.04	0.0307
осадки ноября	$y_2=26.74+0.3592x$		0.207	3.16	0.028
осадки декабря	$y_2=31.66-0.1259x+0.07056x^2-0.003333x^3+0.00004051x^4$		0.543	3.57	0.0383
УК	$y_2=\exp(-568.9+41.35x-0.7463x^2)$		0.605	7.647	0.01
Гр (без знака)	$y_2=1/(0.01486+0.0007639x)$		0.223	4.03	0.0015
воздействие значений фактора данного года					
осадки января	$y_2=1/(0.02421+0.0002583x)$		0.149	2.81	0.0121
УК	$y_2=1/(0.00865x-0.2136)$		0.171	2.27	0.0427
Гр (со знаком)	$y_2=35.21+0.01724x-0.002574x^2+0.00006046x^3+0.0000003375x^4$		0.606	4.99	0.0117

Среди факторов года учёта сильнее всего влияет уровень гравитации (со знаком), $R=0.606$ (численность значительно выше в годы с высоким уровнем гравитации). Среди факторов предыдущего года сильнее всего влияют колебания уровня Каспия ($R=0.605$) – численность выше после лет с низким уровнем Каспия, а также осадки декабря ($R=0.540$), октября ($R=0.483$) и января ($R=0.397$) предыдущего года. Сусликов бывает больше после многоснежных и тёплых зим, после лет высокой численности сусликов, после года со средним увлажнением в апреле, сухого лета и сырой осени. Такие особенности можно объяснить тем, что после сырой осени и многоснежной зимы обычно хорошо развиваются кормовые растения сусликов, а, кроме того, наблюдается поздний сход снега и суслики просыпаются позже, но более дружно, что снижает их весеннюю гибель. В то же время, в более тёплые зимы, но не сопровождающиеся быстрым таянием снега, суслики теряют меньше жировых запасов и, проснувшись, активно приступают к размножению.

Среди трендов погоды, существенно влияющих на численность сусликов, в течение периода наблюдений достоверно возрастает температура зимы (что благоприятно для сусликов), а также осадки января (также благоприятно) и августа (неблагоприятно), уменьшается сумма осадков в апреле и ноябре (в целом для сусликов неблагоприятно). Таким

образом, тенденции изменений погоды разнообразны в смысле их благоприятности для зверьков, и возможны любые исходы этих воздействий. В то же время, уровень Каспия начал постепенно повышаться, что неблагоприятно для сусликов, а поскольку этот фактор в данном ЛЭР коррелирует с численностью сусликов достаточно сильно, можно предполагать, что в годы, следующие за изучаемым периодом, численность сусликов в Зауральном ЛЭР будет снижаться. Исследование ретроспективных воздействий выявило, как и на участке 3, отсутствие достоверной авторегрессии, а также достаточно много (20) достоверных кросскорреляций факторов среды с численностью сусликов. Из этих корреляций 7 имеют коэффициент корреляции $r > 0.7$. Среди наиболее сильных связей – годовая сумма осадков ($r=0.906$) и сумма осадков в июне ($r=0.884$) 6 лет назад, сумма осадков в марте ($r=0.87$) и среднегодовая температура ($r=0.807$) 9 лет назад, среднемесячная температура марта 7 лет назад ($r=0.738$). Интересно, что если среди непосредственно воздействующих воздействий преобладают осадки (8 из 16), то среди значимых ретро факторов преобладают температурные (11 из 20).

На основе полученных данных было составлено уравнение множественной регрессии, включающее 4 фактора: x_4 – сумма осадков за январь предыдущего года; x_5 – то же за сентябрь; x_6 – то же за ноябрь; x_7 – годовая сумма осадков 6 лет тому назад. Уравнение имеет вид:

$$y_3 = 47.3795 - 3.8488x_4 + 0.09167x_4^2 - 0.51605x_5 + 0.010197x_5^2 + 9.4457x_6 - 0.4656x_6^2 + 0.00643x_6^3 + 0.36477x_7 - 0.00038x_7^2 \{2\}$$

Коэффициент корреляции уравнения равен 0.9996, а процент описываемой дисперсии составляет 99.92%. Остаточная дисперсия равна 0.794, $F=1250$, при $N=12$ $p=0$. Все коэффициенты уравнения достоверны при $p < 0.021$.

Уравнение выполняется в следующем диапазоне значений факторов: x_4 – от 4 до 41 мм; x_5 – от 10 до 61 мм; x_6 – от 3 до 46 мм; x_7 – от 167 до 342 мм. Степень совпадения реальных и расчётных данных показана на рис. 136.

Пример расчёта для 1989 г. x_4 (сумма осадков в январе 1988 г.) = 22 мм, x_5 (сумма осадков в сентябре 1988 г.) = 61 мм, x_6 (сумма осадков за ноябрь 1988 г.) = 33, x_7 (сумма осадков за 1983 г.) = 342 мм. Подставив данные в уравнение и произведя расчёты, получим: $y = 35.2$. Реальное значение составляет 35.1 экз./га.

1.2.3.2.3. Сравнение факторных воздействий на двух участках оптимума ареала

Участок 2 рассматривается нами как наиболее оптимальный за 1950–1989 гг. (там наблюдается максимальный многолетний средний уровень численности), а участок 1 – как несколько менее благоприятный, но также оптимальный (там средняя численность ниже, хотя также достаточно высока). Солнечная и геомагнитная активности, также как и предшествующая численность, оказываются наиболее сильно действующими факторами на участке 1, а глобальные и региональные (гравитация и колебания уровня Каспия) факторы сильнее влияют на численность сусликов на участке 2. На Центральном полупустынном стационаре в год учёта и перед ним на колебания численности сусликов значимо влияли 10 факторов (из них 5 температурных, 1 – осадки, 3 – гелиокосмических и 1 – популяционный). В Зауральном ЛЭР (самый благоприятный участок) к 13 значимо воздействовавшим факторам отнесено 2 температурных, 8 – связанных с осадками, 1 – популяционный, 2 – глобально-региональных. На обоих участках численность зверьков в предыдущем году оказывает значимое регулирующее воздействие (в Центральном ЛЭР более сильное). В Центральном ЛЭР (несколько менее благоприятный из оптимальных участков ареала) из внешних факторов влияют в основном температуры весны, начала лета, конца осени и декабря, а также сумма осадков за год; заметное воздействие оказывают связанные с погодными условиями СА и ГМА. На Центральном полупустынном стационаре, где сильнее сказываются гелиофизические воздействия, больше нарастание суммы осадков за последние 30 лет и больше дефицит температуры, чем на участке 2. Среди ретро-воздей-

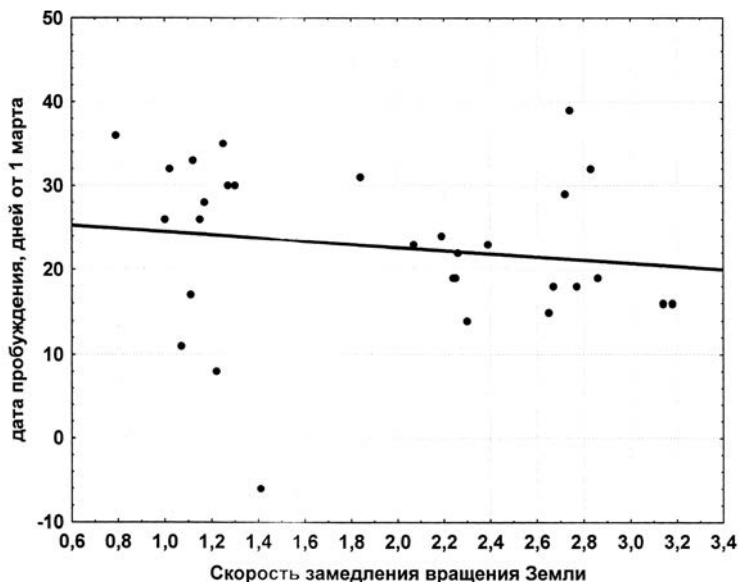


Рис. 137. Влияние скорости замедления вращения Земли на даты пробуждения малого суслика.

ствий преобладают осадки. Из 44 достоверных воздействий такого рода 15 температурных, 27 связаны с осадками, 1 – гелиофизический и 1 – глобально-региональный.

В Зауральном ЛЭР (оптимальный участок ареала) на численности сусликов сильнее сказываются колебания уровня Каспия, отсюда – выше связанные с этими колебаниями среднегодовые температуры, дефицит тепла мал, но сильнее дефицит влаги. В Зауральном ЛЭР важнее дефицит осадков как в год учёта, так и в год, ему предшествующий (весной, летом, в начале осени и зимой). Среди ретро-факторов преобладают температурные воздействия (из 20 ретро-факторов 11 температурных, 7 связано с осадками, 1 – глобально-региональный).

В целом, в наиболее оптимальном участке ареала суслика (Зауральный полупустынный ЛЭР, стационар Джамбейта, уч. 2) суммарно на динамику численности сусликов влияет 34 фактора, из них 37.1% составляют температурные, 42.9% – связанные с осадками, тогда как в менее оптимальном участке (Центральный полупустынный ЛЭР, стационар Фурманово, уч. 1) значимо влияет большее число факторов – 54, из них температурные составляют 37%, а связанные с осадками – 51.9%. На оптимальном участке преобладают современные факторы воздействия (42.9%), тогда как в несколько менее благоприятном их более чем вдвое меньше (18.5%).

Таким образом, на рассмотренных участках ареала малого суслика в Западном Казахстане пока не отмечено катастрофического падения численности зверька, хотя в течение последних 20 лет XX века наблюдается общий тренд снижения численности. Существующие колебания численности хорошо описываются комплексным воздействием внешних и внутривопуляционных факторов, без воздействия человека.

Выявлено значимое воздействие колебаний уровня гравитации на обоих участках, а также – солнечной и геомагнитной активности на участке 1 (в Приуралье) и колебаний уровня Каспия – на участке 2 (в Зауралье). Воздействие этих факторов проявляется везде, однако заметный, значимый уровень приобретают разные воздействия на разных участках. Необходимо дальнейшее изучение этих воздействий. Оба участка ареала характеризуются сходством во временной структуре процесса динамики популяций: 1) в последнюю четверть XX в. наблюдается снижение численности; 2) в структуре кривых многолетней динамики численности на обоих участках преобладают сходные низкоча-

стотные гармоники с протяжённостью циклов в 44, 22 и 14.7 лет; более высокочастотные гармонические составляющие различны. На обоих участках уровень численности зависит от уровня предшествующего года, но нет зависимости от уровней численности 2 и более лет тому назад.

Наиболее оптимальный участок ареала с максимальной численностью по сравнению с менее благоприятным, но также оптимальным участком характеризуется: 1) более слабым воздействием предшествующего уровня численности (в предыдущем году); 2) несколько меньшим разнообразием и теснотой связей; 3) роль факторов данного и предшествующего года значительней, чем роль ретро-факторов (на участке 1 наоборот); 4) роль факторов увлажнения и связанного с ними фактора колебаний уровня Каспия значительнее; дефицит влаги здесь больше, чем дефицит температуры (на участке 1 роль температурных факторов значительнее, чем факторов влажности).

1.2.3.3. Численность в неблагоприятных участках ареала

В качестве модельных стационаров для анализа численности малого суслика в неблагоприятных участках ареала были взяты Калмыковский (Тайпакский) стационар в Приуральном пустынном ЛЭР; материалы по анализу динамики численности малого суслика в Волго-Уральских песках (стабионар Кзыл-Капкан) были рассмотрены в части 1.

1.2.3.3.1. Приуральный пустынный ландшафтно-экологический район, стационар Калмыково

Ряд динамики численности малых сусликов за 1949–1995 гг. имеет нормальное распределение, поэтому для анализа факторов, воздействующих на численность, мы использовали регрессионный анализ (табл. 109). Из таблицы видно, что весенний уровень численности в этом ЛЭР не контролируется уровнем предшествующей (весной предыдущего года) численности, а в основном определяется погодно-климатическими и регионально-глобальными факторами. Так, выявлено 17 факторов предшествующего года, значимо влияющих на численность. Из них наиболее важны: температура июня (оптимальна средняя), осадки марта и июня (оптимальны обильные), уровень Каспия (оптимальна средняя, ближе к невысокому). В целом сусликов бывает больше после года с тёплым и многоснежным январём, тёплым февралём, влажным периодом от января до августа, прохладной весной, средними температурными условиями в июне, прохладными – в конце лета, с тёплым октябрём, малоснежным декабрём. Ноябрь благоприятен, если он очень тёплый или очень холодный, средние условия наименее благоприятны. В целом после сырого года сусликов бывает больше. В год учёта для сусликов благоприятно малоснежье в январе и обильные осадки в марте, если они не сопровождаются сильным похолоданием.

Тёплые условия и многоснежность в январе – феврале предыдущего года позволяют популяции без значительных потерь выйти из зимней спячки. Прохладные и влажные условия весны и лета в год учёта способствуют хорошему развитию травостоя и благоприятствуют усиленному выкармливанию молодняка, хорошей наживке как взрослых, так и молодых сусликов. Условия октября, ноября, а также января отражаются, по-видимому, несмотря на относительную стабильность условий в норах, на потерях энергии зверьками в период спячки и отсюда – на их выживании.

Тренда численности сусликов за период наблюдений не выявлено.

Численность сусликов во втором туре учётов (июнь, перед залеганием в спячку), по небольшому числу данных за 1949–1960 гг. зависит от условной продуктивности популяции УПП – x_1 (подробнее об этом см. ниже) и от процента молодых в популяции x_2 :

$$y = 4.407 + 0.1356 x_1, R = 0.27, F = 2.96, p = 0.0176;$$

$$y = 0.1445 x_2 - 1.894, R = 0.273, F = 2.63, p = 0.033$$

Таблица 109. Факторы динамики численности малого суслика весной (у) в Приуральном пустынном районе (1950–1989 гг.)

Фактор	Уравнение	Форма связи	R	F	p
Факторы предыдущего года					
Температура января	$y = 13.005 + 0.3143x$		0.089	2.84	0.008
февраля	$y = 6.751 - 22.8/x$		0.153	5.41	0
апреля	$y = 1/(0.03319 + 0.011x)$		0.185	6.81	0
мая	$y = 1/(0.1114x - 0.06254)$		0.070	2.21	0.029
июня	$y = e^{0.9082 + 0.2301x - 0.007586x^2}$		0.335	7.55	0.0025
августа	$y = 1/(0.4139 - 6.365/x)$		0.066	2.11	0.0406
октября	$y = e^{\frac{1.398}{x} - 0.3923}$		0.100	3.21	0.034
Осадки	января $y = 7.223 + 0.1529x$		0.0788	2.82	0.0079
марта	$y = e^{1.717 + 0.05372x - 0.001081x^2}$		0.268	6.05	0.006
апреля	$y = 1/(0.1265 - 0.00000008862/x)$		0.140	5.37	0
июня	$y = 6.336 + 0.5394x - 0.02496x^2 + 0.0004316x^3 - 0.000002264x^4$		0.313	3.54	0.0171
июля	$y = 1/(0.1326 - 0.00000001306/x)$		0.083	2.98	0.0054
августа	$y = 1/(0.1563 - 0.001092x)$		0.085	3.07	0.0045
ноября	$y = e^{2.568 - 0.05867x - 0.001229x^2}$		0.177	3.55	0.039
декабря	$y = 8.739 + 7.098/x$		0.064	2.24	0.03
Годовая сумма осадков	$y = 2.473 + 0.03595x$		0.189	7.45	0
Уровень Каспия	$y = e^{-1311 + 94.4x - 1.696x^2}$		0.273	5.64	0.0083
Факторы года учёта					
Осадки января	$y = 1/(0.09636 + 0.002797x)$		0.097	3.64	0.0012
марта	$y = e^{1.786x^{0.1516}}$		0.106	4.04	0.0005

В обоих случаях чем выше x , тем выше и численность. От других показателей размножения численность перед залеганием в спячку не зависит, также как и от уровня весенней численности.

Если в Приуральном пустынном очаге (стационар Калмыково) тренда численности не обнаружено, то в Северо-Восточном песчаном районе и далее вглубь Волго-Уральских песков, на территориях Кзыл-Капканского и Южного песчаного стационаров за последние 25–30 лет (с 1968 по 90-е гг.) наблюдается постепенное снижение численности, а затем и почти полное исчезновение малых сусликов (см. ч. I).

1.2.3.3.2. Спектральный анализ многолетних кривых численности

Результаты спектрального анализа Фурье многолетних рядов численности малого суслика в Приуральном пустынном (п. Калмыково) и Северо-Восточном песчаном районах для пяти наиболее значимых циклов показаны в табл. 110. Все показатели периодограммы и спектральной плотности статистически достоверны.

Сравнивая данные спектрального анализа в этих и в более благоприятных участках ареала (табл. 110), отметим, что первые 5 гармоник в неблагоприятных участках отличаются преобладанием более коротких, чем в оптимуме ареала, циклов – в 16–28 лет.

Таблица 110. Результаты спектрального анализа рядов многолетних изменений численности малого суслика в неблагоприятных участках ареала

Показатель	№ гармоники	Приуральный полупустынный ЛЭР	Северо-Восточный песчаный ЛЭР
Длина цикла, лет	1	16.00	28.00
	2	9.60	14.00
	3	12.00	4.67
	4	4.36	4.00
	5	24.00	7.00
Частота	1	0.063	0.0357
	2	0.104	0.0714
	3	0.083	0.2143
	4	0.229	0.2500
	5	0.0417	0.1429
Периодограмма	1	183.612	81.4698
	2	88.183	60.2350
	3	77.924	11.7370
	4	77.152	8.9490
	5	52.219	8.1560
Спектральная плотность	1	116.937	54.0250
	2	72.638	48.3330
	3	103.321	7.7835
	4	46.575	7.1330
	5	73.356	7.7950

Средняя по первым пяти гармоникам длина цикла составляет для Заурального степного и Центрального полупустынного ЛЭР 18.3–18.4 года, в Приуральном пустынном – 13.2, а в Северо-Восточном песчаном – 11.5 лет.

Расчёт коэффициентов цикличности по Henttonen et al. (1985) показал, что по индексу S популяции в оптимальных участках нецикличны ($S = 0.174–0.214$), а в пессимальных – цикличны: для Приурального пустынного ЛЭР при $n = 28$ $S=0.819$, а для Северо-Восточного песчаного – даже 1.267.

1.2.4. Фенология

Фенологические явления в жизни малого суслика строго детерминированы состоянием популяции и условиями среды. Они тесно связаны с исходной численностью, возрастным составом животных, условиями роста молодых, наживровки в предыдущем году, условиями спячки, а также особенностями весны в год пробуждения. Все эти условия подробно изучались зоологами, начиная с 1936 г. (Калабухов, Раевский, 1936; Варшавский, Крылова, 1939 и др.); к настоящему времени накоплены очень обширные материалы.

1.2.4.1. Общая характеристика фенологических периодов в жизни малого суслика

Известно, что сроки пробуждения сусликов связаны с переходом температур воздуха через $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ и зависят от характера зимы, погоды весной и доли одногодков в популяции зимующих зверьков (Варшавский, 1938; Лавровский, Шатас, 1948; Калабухов, Раевский, 1936; Добронравов, 1967; Денисов с соавт., 1977 и др.). В Дагестане (окрестности г. Кизляра. Добронравов, 1967) малые суслики пробуждаются раньше всего, обычно в январе,

реже в феврале. Пробуждение здесь растянутое, заканчивается обычно в марте. Несколько позже суслики пробуждаются в Калмыкии – в среднем 19 февраля (Куницын с соавт., 1961). В Волгоградской области пробуждение сусликов зарегистрировано в среднем 3 марта (Лавровский, Шатас, 1948, по данным за 1933–1946 гг.). В Северном Приаралье (Гарбузов, Варшавский, 1970) пробуждение отмечено в начале марта, в Западно-Казахстанской области – в конце марта (20–22-го) (Траут, 1948; Магомедов, 1981; наши данные, табл. 111), позже всего – в Джамбейте – 27 марта (Демяшев, 1977). Около 24 марта пробуждаются малые суслики в Оренбургской области (Шевлюк и др., 1999). На юге Актюбинской области также отмечено пробуждение чаще всего в конце марта (в среднем 25 марта, окрестности п. Челкар (Гарбузов, Варшавский, 1970)). Все дальнейшие явления в жизни суслика тесно связаны со сроками пробуждения.

1.2.4.2. Факторы, определяющие сроки пробуждения

Сроки фенологических явлений в различных ЛЭР области, как уже отмечалось, довольно сходны. На севере они могут отставать от южных популяций на 10–15 дней. Кривые изменения сроков активности по годам в целом синхронны для разных частей области (рис. 139). Более подробный анализ фенологии проделан нами по данным Приурального пустынного ЛЭР (окрестности пос. Калмыково), реже использовали данные по Зауральному степному ЛЭР (окрестности пос. Джамбейта). Из табл. 111 видно, что суслики про-

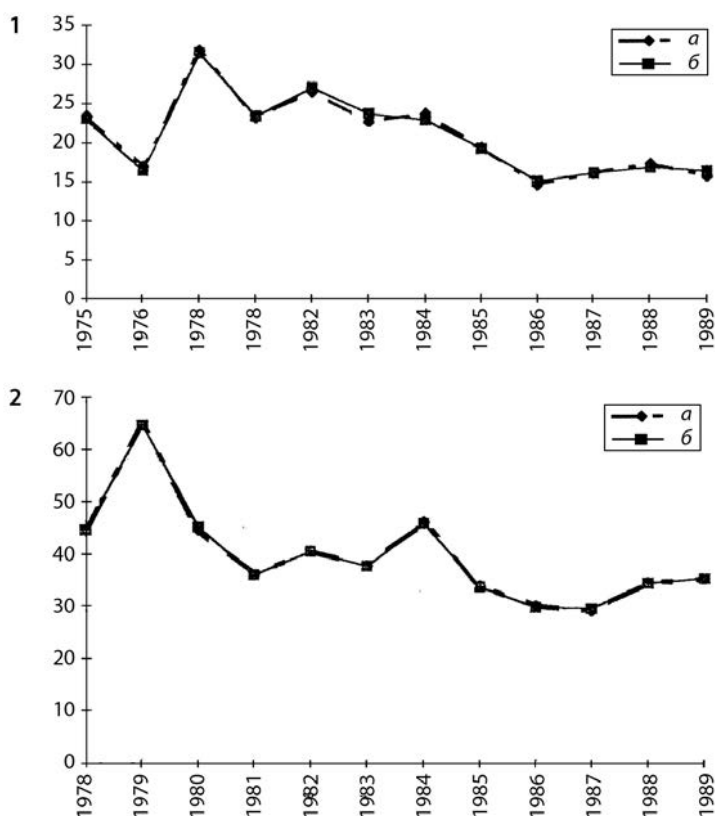


Рис. 138. Совпадение реальных и расчётных показателей при прогнозе по уравнению 1 – стационар Фурманово; 2 – стац. Джамбейты; а – реальные, б – расчётные данные

буждаются в среднем за 35 лет наблюдений 22 марта, первая беременная самка отмечается 2 апреля, последняя – 24-го; первая рожавшая самка отмечается в среднем 24 марта, первый выход молодых приходится на 14 мая, а начало их расселения – на 26 мая. Около 12 июня старые зверьки начинают залегать в спячку. Яловые зимовавшие самки залегают несколько позже – в середине июня, молодые – в начале июля (1–8 июля). К концу июля обычно все суслики уже находятся в спячке. Период пробуждения здесь длится около трёх

Таблица 111. Средние сроки и продолжительность основных явлений жизненного цикла малого суслика в Западно-Казахстанской обл. 1938–2002 гг. В скобках – число лет наблюдений и календарная дата

Явление	Южн. песч. ЛЭР, Кзыл-Капкан	Н. Казахна	Урда	Всего пески	Калмыково
Дата начала пробуждения от 1 марта	22.25 ± 3.71 (4/22.03)	20.23 ± 2.32 (22/20.03)	21.67 ± 3.18 (3/22.03)	20.66 ± 1.84 (29/21.03)	21.83 ± 1.26 (48/22.03)
Длина периода пробуждения, дней	-	17.43 ± 2.85 (14)	8 (1)	16.80 ± 2.73 (15)	21.83 ± 1.26 (36)
1-я берем. самка, от 1 марта	31 ± 2,8 (10/31.03)	34.78 ± 2.30 (23/4.04)	33 ± 1.4 (7/2.04)	33.53 ± 1.51 (40/3.04)	32.5 ± 2.2 (30/2.04)
Последняя берем. самка, от 1 апреля	15.4 ± 4.78 (5/15.04)	28.57 ± 2.39 (21/29.04)	23.57 ± 2.73 (7/24.04)	25.51 ± 1.92 (33/26.04)	25.39 ± 2.68 (23/25.04)
Период встреч беременных самок, дней	15	25	22	23 ± (3)	23
1я кормящая самка, дней от 1 апреля	10.36 ± 2.66 (11/10.04)	18.56 ± 1.67 (18/19.04)	17.2 ± 3.25 (5/17.04)	18.36 ± 1.33 (33/18.04)	21.29 ± 2.23 (34/21.04)
Выход 1-го молодого, дней от 1 мая	10.36 ± 2.66 (11/7.05)	14.04 ± 2.39 (23/14.05)	9.44 ± 4.38 (9/9.05)	12.85 ± 1.36 (43/12.05)	15.26 ± 1.78 (38/15.05)
Длина периода от 1-й берем. самки до выхода 1-го молодого, дн.	46.29 ± 5.71	40	41	40	47
Начало расселения молодых, дней от 10 мая	26.75 ± 2.49 (4/6.06)	14.46 ± 3.01 (13/25.05)	12.5 ± 7.5 (2/23.05)	16.84 ± 2.91 (18/27.05)	21.94 ± 2.96 (31/1.06)
Начало залегания взрослых, дней от 1 мая	33.67 ± 6.33 (3/3.06)	35.19 ± 3.75 (16/4.06)	-	34.96 ± 3.25 (19/4.06)	41 ± 7.29 (8/10.06)
Начало залегания сеголеток, дней от 1 июня	-	32.3 ± 5.53 (10/2.07)	-	32.3 ± 5.53 (10/2.07)	9.5 ± 9.5 (2/10.07)
Длина сезона активности	165 (1)	179.45 (11)	-	178.25 ± 13.15 (12)	196 (1)

Таблица 111. Продолжение

Явление	Фурманово	Чапасво	Джамбейга	Зелёновский	Всего глинистые ландшафты
Дата начала пробуждения от 1 марта	22.45 ± 1.93 (20/22.03)	21.44± 2.21 (25/21.03)	26.69± 1.17 (55/27.03)	(1)	22.89 ± 0.87 (149)
Длина периода пробуждения, дней	16.88± 1.69 (17)	19.43 ± 3.11 (14)	19.15 ± 0.87 (55)	(1)	19.85 ± 0.69 (112)
1-я берем. самка, от 1 марта	25.5 ± 5.5 (2/26.03)	44 (2/13.04)	36.75 ± 2.87 (4/6.04)	(1)	33.35 ± 1.82 (39/6.04)
Последняя берем. самка, от 1 апреля	26 (1/26.04)	29.5 ± 1.5 (2/30.04)	52.25 ± 3.28 (4/22.05)	-	29.27 ± 2.68 (30/29.04)
Период встреч беременных самок, дней	31	17	47	-	27± (4)
1я кормящая самка, дней от 1 апреля	23.09 ± 2.29 (11/23.04)	9.94 ± 3.09 (16/10.04)	27.75 ± 1.65 (16/28.04)	(1)	20.53 ± 1.4 (78/21.04)
Выход 1-го молодого, дней от 1 мая	15.61 ± 1.74 (23/16.05)	17.56 ± 1.39 (25/18.05)	16.65 ± 1.39 (23/17.05)	(2)	16.23 ± 0.82 (111/16.05)
Длина периода от 1-й берем. самки до выхода 1-го молодого, дн.	50	45	52	-	49
Начало расселения молодых, дней от 10 мая	15.13 ± 1.97 (16/25.05)	35.29 ± 3.25 (7/14. 06)	-	*	33.2 ± 4.3 (54/12. 06)
Начало залегания взрослых, дней от 1 мая	23.17 ± 3.6 (18/23.05)	23.57 ± 3.6 (18/24.05)	48.33 ± 3.33 (3/17.06)	-	42.6 ± 4.10 (47/2.06)
Начало залегания сеголеток, дней от 1 июня	-	-	42 ± 17.24 (3/12.07)	-	29 ± 12.7 (5/11.07)
Длина сезона активности	172 (1)	-	227 ± 2 (2)	-	205.5 ± 13.37 (4)

недель (в среднем 21.3 дня), а период размножения – от даты обнаружения первой беременной самки до даты поимки первого молодого зверька – в среднем 41.2 дня. Годовой цикл жизни малого суслика показан на рис. 138. Из него видно, что спячка у малого суслика в районе работ занимает около половины года, в песках она длиннее, а период активности соответственно короче. При этом период пробуждения и размножения в песках часто приходится на более поздние сроки, чем в глинистых ландшафтах. Анализ коэффициентов вариации рядов показывает, что максимально колеблются даты выхода первых молодых

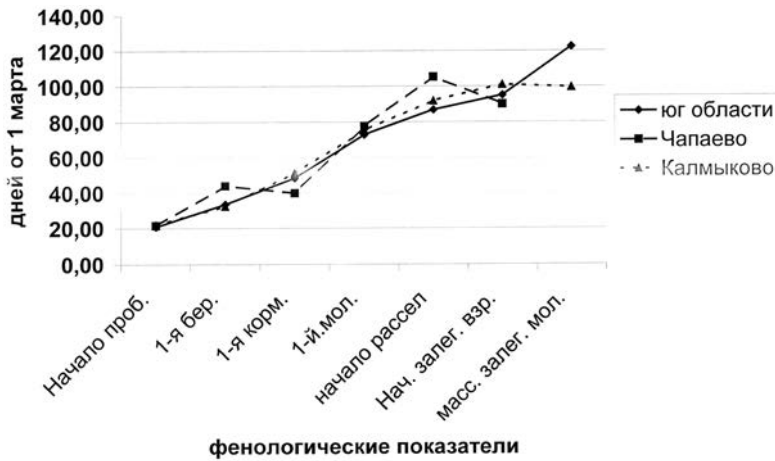


Рис. 139. Кривые фенологических явлений в жизни малого суслика в Западно-Казакстанской области

и начала их расселения. Длины же периодов пробуждения и особенно размножения остаются относительно стабильными, с минимальными коэффициентами вариации (табл. 112).

Зверьки в зимовочной норе в зависимости от температуры среды проводят больше или меньше времени. Длительная спячка истощает организм суслика, снижает половую потенцию, особенно у молодых зверьков. Холодная погода весной задерживает рост кормовых растений, а зверьки ещё больше худеют. Если пробуждение раннее, то оно обычно длится долго, если позднее, то чаще протекает в краткие сроки (Траут, 1948; Гарбузов, Варшавский, 1970; наши данные). Примером неблагоприятных условий весны может быть 1958 г. в Западно-Казакстанской области, когда в феврале произошло потепление до +6.1 °С (Приуральный пустынный ЛЭР, окрестности пос. Калмыково) с последующим похолоданием в конце февраля и марте. Суслики пробудились, а затем повторно ушли в спячку, пробуждение затянулось на месяц. На поверхности почвы находили погибших сусликов. Потепление наблюдалось по всей области, в Северо-Восточном песчаном ЛЭР (стацио-

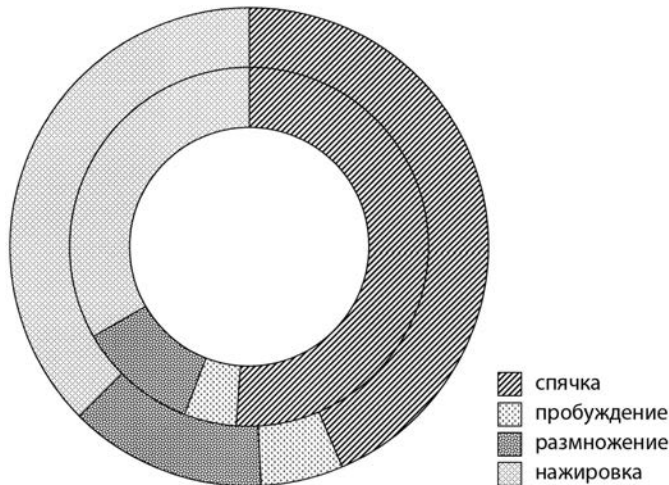


Рис. 140. Годовой цикл жизни малого суслика. Внешнее кольцо – глинистая полупустыня, внутреннее кольцо – песчаная пустыня.

Таблица 112. Фенологические явления в жизни малого суслика в Приуральном пустынном ЛЭР (окрестности пос. Калмыково, 1939–1943, 1950–1996 гг.)

Фенологическая фаза	Разброс сроков в отдельные годы	Среднее	CV, %
Начало пробуждения	22.02–8.04	22.03	41.3
Первая беременная самка	6.03–19.04	2.04	36.7
Последняя беременная самка	12.04–5.05	24.04	52.8
Первая ощенившаяся самка	1.04–12.05	24.04	53.3
Выход первых молодых	13.04–28.05	14.05	78.1
Начало расселения молодых	20.04–17.06	26.05	68.0
Начало залегания взрослых	25.05–22.07	12.06	48.8
Период пробуждения, дней	7–39	21.3±1.5	31.7
Период размножения, дней	30–59	41.2±1.9	19.6

нар Кзыл-Капкан) зверьки выходили на поверхность, грызли верхушки кустиков полыни и снова уходили в норы, забывая их земляными пробками. В Центральном и Приуральном полупустынных ЛЭР суслики также выходили на снег, а затем при повторном похолодании уходили, забывая входы в норы земляными пробками. Перерыв в пробуждении в этих ЛЭР длился 12–17 дней (Федосенко, Ерёмченко, 1964). В 1965 г. (Шевченко, 1967) похолодание в западной части Западно-Казахстанской области в начале апреля достигало – 8.7 °С, что вызвало падёж, истощение выживших зверьков, а затем – резкое снижение интенсивности размножения от 90–92.7% беременных самок в благополучные годы до 32–67% и снижение величины выводка от 6.8 до 6.15. Резорбция эмбрионов, практически не имевшая места в благоприятные годы, в 1965 г. составила от 0.9 до 4.6%. В итоге доля молодых в популяции в дальнейшем периоде года оказалась резко сниженной – от 68% в благополучные годы до 31% в 1965 г., а в Западном полупустынном ЛЭР (район Урды) молодых почти не было. Ранее пробуждение и повторное залегание сусликов при потеплении и возврате холодов отмечали С. Н. Варшавский, К. Т. Крылова (1938) и А. А. Лисицын, А. М. Карпушев (1957).

При дружном пробуждении зверьки обычно менее истощены и дружно приступают к размножению, процент беременных самок выше, чем в случае растянутого пробуждения (Варшавский, 1938; Кубанцев, 1961; Денисов с соавт., 1977). Чем выше процент одногодков в пробуждающейся популяции, тем ниже процент размножающихся самок (Лавровский, Шатас, 1948). Плохое весеннее питание может вызвать резорбцию эмбрионов у беременных самок. Позже, после рождения молодых, сильные дожди и холода могут вызвать их переохлаждение и гибель. Летняя засуха приводит к раннему залеганию сусликов в спячку, тогда как во влажные годы зверьки всех возрастных групп залегают позже. На следующий год после кормного влажного года суслики приступают к размножению раньше, чем после засушливого года (Орлова, 1955). Подробный обзор факторов, влияющих на интенсивность размножения сусликов, сделан М. – Р. Д. Магомедовым (1981).

Тем не менее, несмотря на обилие данных, в целом создающих представление о факторах, влияющих на фенологию сусликов, их соотношение и относительная роль в этих процессах, равно как и количественные характеристики, фактически в литературе отсутствуют. В модели популяции суслика, созданной В. Н. Лопатыным и М. – Р. Д. Магомедовым (1982) по материалам Джаныбекского стационара, отмечены основные факторы, определяющие гибель сусликов. Однако эта модель была посвящена не столько фенологии, сколько обороту популяции, поэтому там нет ответов на интересующие нас вопросы о ведущих факторах и их соотношении.

1.2.4.3. Тренды фенологических явлений и абиотические факторы, воздействующие на даты жизненного цикла сусликов

Анализ трендов фенологических явлений жизненного цикла малого суслика в Приуральном пустынном ЛЭР (табл. 113) позволил установить, что пробуждение сусликов происходит постепенно всё раньше; соответственно, всё раньше наступают все последующие процессы. В итоге такие важные показатели популяции как длины периодов пробуждения и размножения остаются неизменными – трендов для них не обнаружено. Аналогичные закономерности наблюдаются и в других ЛЭР.

Абиотические факторы, достоверно влияющие на *пробуждение* малых сусликов, показаны в табл. 114. Выявлено 25 факторов предыдущего и 4 – года учётов, достоверно влияющих на сроки пробуждения. В табл. 114 представлены таковые с $R \geq 0.5$. Большинство абиотических факторов связано со сроками жизненного цикла суслика различного рода экспоненциальными связями. Это прежде всего погодные факторы как предыдущего года, так и года учёта. Из температурных факторов сильнее всего влияют температуры мая – сентября *предыдущего года* ($R = 0.5-0.72$). Обычно чем выше эти температуры, тем раньше пробуждаются суслики на следующий год. Более высокие температуры января и ноября предыдущего года также способствуют более раннему пробуждению зверьков. Из табл. 113 видно также, что раннее пробуждение сусликов наблюдается после лет с низкой среднегодовой температурой при сниженной годовой сумме осадков, что подтверждает наблюдения А. Ф. Орловой (1955). Среди осадков предыдущего года важнее всего (т.е. имеют максимальный коэффициент детерминации) выпадающие в октябре-декабре. Суслики просыпаются раньше после лет с сырым концом осени и многоснежным началом зимы. Аналогичным образом влияют на сроки пробуждения осадки почти за все периоды предыдущего года (кроме января). Зверьки пробуждаются также тем позже, чем выше уровень ГМА и чем выше отрицательные значения уровня Каспия, что и было показано ранее, при анализе трендов этого фенологического показателя.

Все температурные условия *года учёта* очень важны для определения сроков пробуждения сусликов. Пример см. рис. 141 (влияние температуры марта в год учёта на пробуждение и последующие процессы жизненного цикла). В противоположность условиям предыдущего года все они отрицательно связаны со сроками пробуждения: чем теплее

Таблица 113. Тренды некоторых фенологических явлений жизни малого суслика (Приуральный пустынный ЛЭР, окр. пос. Калмыково)






Фенологическая фаза	Уравнение тренда	Форма связи	R	F	p
Начало пробуждения	$y = e^{2.478x - 0.2099}$		0.095	3.05	0.005
Первая беременная самка	$y = e^{3.266 + 0.07003x - 0.003319x^3}$		0.295	4.82	0.0175
Последняя беременная самка	$y = 22.96 + 2.045x - 0.1346x^2$		0.32	4.00	0.0369
1-ая ошенившаяся самка	$y = 32.33 - 0.8999x$		0.144	2.51	0.0226
Выход первых молодых	$y = 23.27 + 0.7796x$		0.237	6.21	0

Таблица 114. Погодные факторы, влияющие на сроки пробуждения малого суслика (у) в Приуральном пустынном ЛЭР (Калмыково, 1940; 1949–1989 гг.), $R \geq 0.5$.

Фактор, x	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Факторы года учёта					
Температура января	$y = e^{0.7915 - 0.3633x - 0.01242x^2}$		0.563	14.84	0.0001
февраля	$y = e^{0.8535 - 0.3608x - 0.01325x^2}$		0.555	14.98	0.0001
марта	$y = 14.23 - 1.795x$		0.537	26.68	0
апреля	$y = e^{0.7045 - 0.6032x - 0.03434x^2}$		0.631	20.49	0
Факторы предыдущего года					
Температуры апреля	$y = e^{0.7595 - 0.4875x - 0.02314x^2}$		0.521	12.51	0.0003
мая	$y = e^{0.0378 - 0.369x - 0.01098x^2}$		0.703	27.17	0
июня	$y = e^{0.8026 x^{0.7368}}$		0.577	31.35	0
июля	$y = e^{0.02592 x^{0.9489}}$		0.706	55.09	0
августа	$y = e^{0.009963 x^{0.9788}}$		0.717	58.17	0
сентября	$y = e^{0.08407 - 0.383x - 0.01203x^2}$		0.684	24.89	0
Среднегодовая температура	$y = e^{0.3742 - 0.8257x - 0.05534x^2}$		0.740	28.46	0
Годовая сумма осадков	$y = e^{0.6263 x^{0.4337}}$		0.524	26.45	0
ГМА			0.579	21.98	0
Уровень Каспия	$y = e^{-0.000241 x^{0.9263}}$		0.705	64.59	0

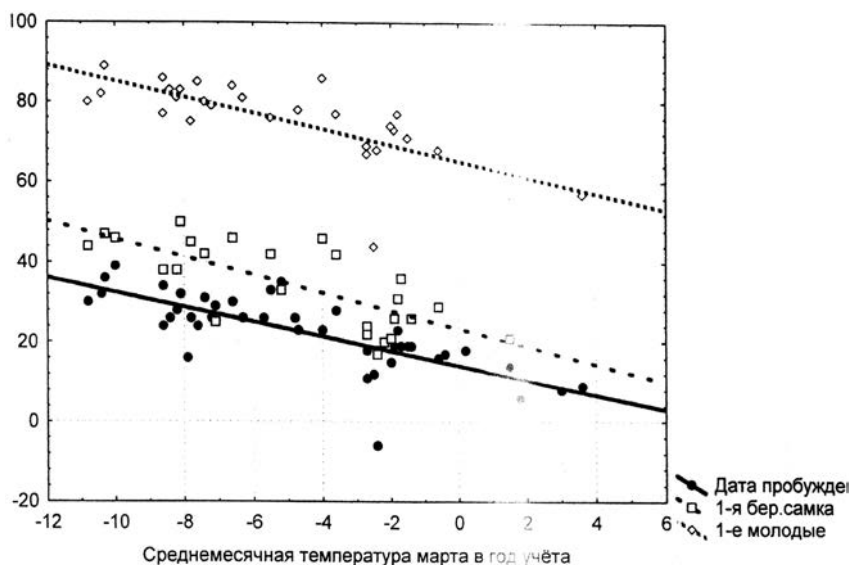


Рис. 141. Зависимость фенологии малого суслика у (сроки наступления явления в днях от 1 марта) от среднемесячной температуры марта в год учёта (x).

конец зимы и весна, тем раньше просыпаются суслики. Различие в характере воздействия факторов предыдущего и года учёта состоит в их функциональной роли: факторы предыдущего года обеспечивают выживание зверьков в предыдущем году вследствие хорошего развития кормовых растений и их успешную наживровку, поэтому благоприятны высокие температуры при большом количестве осадков.

Суслики пробуждаются раньше после прохладного и сухого года (быстрое расходование ресурсов после плохой наживровки), а факторы года учёта влияют непосредственно на сроки пробуждения через даты схода снега и переход температур воздуха через 0°C , поэтому суслики пробуждаются тем раньше, чем теплее весна. Поскольку температуры воздуха тесно связаны с о скоростью замедления вращения Земли, отмечается также, что чем сильнее замедляется вращение Земли, тем раньше пробуждаются суслики (рис. 137). Это согласуется с последней тенденцией ко всё более раннему пробуждению зверьков в начале XXI века.

1.2.4.4. Факторы, влияющие на сроки появления первых молодых сусликов

Факторы, достоверно влияющие на сроки появления первых молодых сусликов, приведены в табл. 115 (показаны только те факторы, где $R \geq 0.5$). Из таблицы видно, что имеется огромное количество таких факторов: мы обнаружили 30 факторов предыдущего и 6 – года учёта. Большинство из них также носит экспоненциальный характер и достаточно однообразно связано с датой выхода первых молодых. Большею частью чем выше были температуры и чем больше было осадков во все периоды, предшествующие учёту, тем раньше появляются молодые зверьки. Это чётко проявляется и в среднегодовых показателях. Гелиокосмические факторы в год, предшествующий учёту, – ГМА, СА, как и колебания уровня Каспия, действуют аналогично – чем выше их значения, тем раньше появятся первые молодые в силу связи этих показателей с условиями погоды.

В год учёта относительно температуры и осадков наблюдается тот же характер воздействий, кроме температур марта, где отмечен перелом зависимости при переходе температур через 0°C – более позднее появление молодых отмечено в целом в более холодных условиях, хотя при температуре, близкой к 0°C возможны различные сроки появления молодых в зависимости от других факторов.

1.2.4.5. Зависимость фенологии сусликов от других фенологических дат и внутрипопуляционных факторов





















Упитанность и размножение сусликов рассматриваются в последующих разделах, здесь лишь показана взаимосвязь сроков активации и физиологического состояния зверьков (табл. 116).

Из табл. 116 и из рис. 139 видно, что фенологические даты тесно связаны друг с другом. Во всех случаях, чем раньше наступает какое-либо фенологическое явление, тем раньше наступят и последующие. Чем упитаннее были суслики перед спячкой и чем выше была весенняя численность зверьков (т.е. чем удачнее прошла зимовка), тем раньше наступает пробуждение.

1.2.5. Возраст

Суслики живут в природе до 6 лет. По данным А. А. Лавровского и Я. Ф. Шатаса (1948) для территории Волгоградской области можно рассчитать, что средний возраст сусликов составлял 1.58 лет, в заволжской части той же области – 1.94 года (по А. Н. Солдатовой, 1955). Соотношение возрастных групп здесь близко к таковым по оптимальным участкам Западно-Казахстанской области. Сходные данные приводит Н. А. Никитина (1960) для Приаралья (1.5 года). В Сальских степях (Наумов, цит. по Никитиной, 1960) – 1.2 года. Доля однолеток после зимовки составляет здесь 30–68.7% в популяции.

Таблица 115. Абиотические факторы, влияющие на сроки появления первых молодых у малых сусликов в Приуральном пустынном ЛЭР (1940, 1949–1989 гг.)






Фактор	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Факторы предыдущего года					
Температура января	$y = e^{0.4237-0.4414x-0.01738x^2}$		0.697	28.74	0
февраля	$y = e^{0.7663-0.3927x-0.01661x^2}$		0.562	16.7	0
марта	$y = e^{0.228-0.08337x}$		0.099	2.64	0.0136
апреля	$y = e^{0.3216+0.5718x-0.0318x^2}$		0.685	28.2	0
мая	$y = e^{0.04235 x^{0.9724}}$		0.781	92.71	0
июня	$y = e^{-0.01476 x^{0.9085}}$		0.813	113.2	0
июля	$y = e^{-0.003713 x^{0.8764}}$		0.803	106.1	0
августа	$y = e^{0.008216 x^{0.8998}}$		0.800	103.7	0
сентября	$y = e^{0.04090 x^{1.012}}$		0.787	92.32	0
ноября	$y = e^{2.471-0.108x}$		0.076	2.13	0.0403
декабря	$y = e^{0.381-0.6823x-0.0428x^2}$		0.725	33.02	0
Среднегодовая температура	$y = e^{0.0137+0.8152x-0.03791x^2}$		0.793	42.14	0
ГМА	$y = e^{0.2548 x^{0.9178}}$		0.629	37.28	0
Уровень Каспия	$y = e^{-0.0002407 x^{0.9265}}$		0.712	46.97	0
Факторы года учёта					
Температура января	$y = e^{0.1782-0.486x-0.02016x^2}$		0.739	32.51	0
февраля	$y = e^{0.9792-0.312x-0.0126x^2}$		0.414	8.129	0.0024
марта	$y = 19.58 + 14.76/x$		0.184	4.96	0.0004
Осадки января	$y = e^{1.174 x^{0.5996}}$		0.418	16.54	0
февраля	$y = e^{2.093 x^{0.2676}}$		0.1669	4.77	0.0001
марта	$y = e^{2.059 x^{0.2927}}$		0.185	5.67	0

Возраст малых сусликов определяли по методу Н. П. Наумова (1935). Материалы представлены в табл. 117.

Обычно для определения возраста брали по 50–100 сусликов, только что вышедших из спячки. Из табл. 117 видно, что средний возраст суслика в области составляет весной 1.81 года; более 75% зверьков имеет возраст 1–2 года. Наиболее долговечны зверьки в оптимальных для сусликов районах. Заметно сниженный средний возраст сусликов на стационаре Чапаево объясняется, скорее всего тем, что в 70-х гг. там проводили интенсивные истребительные мероприятия. В. А. Лобков (1999) для крапчатого суслика на целинных участках Северо-Западного Причерноморья приводит данные, согласно которым в среднем за 4 года по 5 участкам весной особи в возрасте 1 года составляли 40.8%, двухлетки – 30.1%, трёхлетки – 15.2%, особи 4–5 лет – 8%. Средний для популяции возраст суслика там составляет 2.07 лет.

По-видимому, в естественных условиях Западно-Казахстанской области отдельные суслики доживают до 6–7 лет. При этом молодые зверьки в возрасте 1 года составляют в популяции, вышедшей из спячки, 10–50%, а старые, в возрасте 4 лет и старше – до 10–20%. Снижение процента однолеток, слабо или вообще не участвующих в размножении, наблю-

Таблица 116. Взаимосвязи численности, упитанности, дат пробуждения и показателей размножения малых сусликов (по области в целом)

Фактор, x	Функция, y	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Упитанность перед спячкой	Дата пробуждения на следующий год	$y = 14.38 + 9.096x$		0.541	4.72	0.0104
Численность весной	Дата пробуждения в тот же год	$y = e^{1.393x} x^{0.69}$		0.346	11.64	0
Дата пробуждения	Дата появления первой беременной самки	$y = 1 / (0.05402 - 0.0009232x)$		0.636	36.74	0
То же	Дата выхода первых молодых	$y = e^{-0.06154x} x^{0.9116}$		0.892	214.1	0
Дата появления первой беременной самки	Дата выхода первых молодых	$y = e^{-0.114x} x^{0.8239}$		0.882	104.6	0

дается после засух, например, после летней засухи 1975 г. весной 1976 г. процент пробудившихся однолеток в популяции сусликов был в 2–3 раза ниже обычного. Истребительные работы резко снижают долю старших особей, она падает до 2–5%, а доля одногодок возрастает до 48–54%. Истребительные мероприятия, по данным М. Н. Мейер (1956, цит. по: Млекопитающие Казахстана, 1969), резко повышают относительное обилие годовалых зверьков за счёт старших. Снижение численности впоследствии восполнялось за счёт более активного их размножения. Так, процент беременных самок в Западном Казахстане 30–40-е гг. составил 64.25 (n=9), в 50е – 66.7% (n=10), в 60-х гг. – 58.4% (n=30), а в 70-е гг., после активного истребления сусликов – 81.4% (n=6).

Возрастной состав, как можно видеть из табл. 118, несколько разный у самцов и самок. Различие состоит в том, что у самок в некоторых местах (Джамбейта) средний возраст меньше, а в других – больше. Условия, когда самцы более долговечны, можно считать благоприятными.

Таким образом, в Западно-Казахстанской области, особенно в оптимальных участках ареала, малые суслики живут дольше, чем в других, менее благоприятных.

1.2.6. Упитанность

Упитанность сусликов как отношение веса тела в г к его длине в мм определяли дважды в год: в апреле, по выходе зверьков из спячки и в июне, в период наживки перед спячкой. Обычно каждый раз взвешивали 45–100 зверьков. Данные по упитанности сусликов приведены в табл. 119.

Весенняя упитанность малого суслика значимо выше в южном Зауралье, чем в Волго-Уральском междуречье и Джамбейтинском районе (t= 2.93), а в пессимальных участках (Джангалинский, Тайпакский районы) – значимо ниже, чем в глинистых полупустынях междуречья и Джамбейтинского района (t= 2.65). Весной, по выходе из спячки, суслики южного Зауралья, Фурмановского и Чапаевского районов упитанны лучше всего (табл. 119), а минимальная упитанность отмечается в Тайпакском районе (стац. Калмыково). Летом, перед залеганием в спячку, зверьки наиболее упитаны в Фурмановском и Джамбейтинском районах, а также в песках Бийрюк – Тайсуган и Чапаевском

Таблица 117. Возраст малых сусликов весной в Западно-Казахстанской области весной

Место сбора материала, стационар	Год сбора	Процент в популяции сусликов в возрасте лет						Средний возраст, лет
		1	2	3	4	5	6 и более	
Стац. Джамбейта	1964	25	35.4	25	11.4	3.1	-	2.32
	1965	32	30	20	10	2	-	2.07
	1967	38.3	27.3	19.1	8.1	4.1	-	2.03
	1969	19.6	37.4	24.4	8.8	5.4	-	2.4
	1999	24	44	30	2	-	-	2.1
	2000	10	43	40	1	-	-	2.2
	2001	35	13	40	12	-	-	2.29
	2002	4	42	34	20	-	-	2.70
	В среднем	23.5	34	29.1	9.8	8.3	-	2.60
Стац. Калмыково, Приуралье	1957	-	68.6		20.6		10.8	3.29
	1958	17.3	52.8		25.9		3.8	2.98
	1959	12	49		30		9	3.24
	1960	7.3	74	18.7	-	-	-	3.52
	1962	-	26	47	19	8	-	2.21
	1979	63.7	27.4	6.2	2.7	-	-	1.48
	1980	50.4	39.3	7.5	2.8	0.4	-	1.65
	1981	32	46	18	4	-	-	1.94
	2000	47	26	11	10	6	-	2.02
	2001	35	49	12	4	-	-	1.85
	2002	32	46	15	7	-	-	1.97
	В среднем	37.1	37.	16.7	7.1	2	-	2.0
Стац. Чапаево, полупустынные участки	1975	36	42	14	8			2.02
	1976	16	48	30	6			2.32
	1977	62	25	10	3			1.57
	1978	49	40	8	2			1.68
	1979	55	38	5	2			1.56
	1980	63	29	6	1.9			1.49
	1981	47.6	42.7	7.8	1			1.66
	1982	64	30	5				1.44
	1983	41.9	53.3	4.8	-	-	-	1.63
	2001	82	15	3	-	-	-	1.21
	2002	67	31	2	4	-	-	1.55
	В среднем	52.1	35.6	8.7	3,6			1.67

Место сбора материала, стационар	Год сбора	Процент в популяции сусликов в возрасте лет						Средний возраст, лет
		1	2	3	4	5	6 и более	
То же, степные участки	2001	55	35	9	1	1	-	1.61
	2002	58	28	13	1	-	-	1.57
	В среднем	56.5	31.5	11	1	0.5		1.59
Стац. Фурманово	1969	45	31	19	5			1.89
	1981	32	48	11	9			2.06
	В среднем	38.5	39.5	15	7			1.98
Стац. Новая Казанка	1961	63.8	28.4	8.4				1.58
	1963	53	39	9	4	4	-	1.94
	2002	35.4	28.1	19.1	17.4			2.36
	В среднем	50.7	31.8	14.1	3.4			1.88
Южное Зауралье	1974	45.5	14.2	31.2	9	-	-	2.04
	1975	48	36	12	4	-	-	1.72
	1976	22	36	32	10	-	-	2.3
	2001	54.1	31.2	14.7	-	-	-	1.61
	В среднем	42.4	29.4	22.48	5.7	-	-	1.91
По области в целом		42.97	34.13	12.87	6.23			1.81

районе, тогда как на юге Зауралья, в Тайпакском районе они нажировываются хуже, а в Джангалинском районе – хуже всего. По данным табл. 119 видно, что в пессимальных участках упитанность сусликов ниже на 9.3% перед залеганием и на 8% после пробуждения, чем в оптимальных участках ареала. В среднем по области при упитанности 1.17 перед спячкой они просыпаются, потеряв почти четверть запаса жира. Характерно, что в пессимальных участках ареала они теряют во время спячки меньшую долю жира (9.6–22.04%), чем в оптимуме ареала (30–35%). Весной в Волго-Уральском междуречье зимовавшие самки (кроме однолеток) в пессимальных районах упитаны даже лучше, чем в оптимальных: 0.91 (n= 4) против 0.81 (n= 5), а в южном Зауралье – лучше всего (0.96, n= 5), хотя материал и невелик.

Таким образом, в пессимуме ареала зверьки имеют худшую упитанность в оба сезона года, но за зиму теряют меньшую долю жира. Не исключено, что это достигается за счёт более раннего пробуждения, т.к. песчаные районы находятся южнее и там раньше наступает весна, чем в области оптимума. Это даёт им возможность сохранить энергию для размножения.

Плохая упитанность сусликов в песках в оба сезона года – одна из причин их менее интенсивного размножения (как будет показано далее) и, в конечном итоге, более низкой численности, постепенного вымирания на юге области к настоящему времени. По наблюдениям зоологов станции в 30–40-х гг., молодые суслики из Южного песчаного стационара, чтобы нажироваться, долго не залегали в спячку. Так, массовое залегание наблюдалось в 1937 г. 23 августа, в 1939 г. – 29 августа, единичные особи встречались и в более поздние сроки. В конце лета суслики концентрировались на бугристых песках, т.к. там травы высыхают медленнее. В конце 40-х гг., по наблюдениям В.Г. Попова в Новом Уштагане, залегание сусликов в спячку датировалось 8–11 августа в ашиках, а на суглинистых солонцеватых ашиках – 30 августа – 3 сентября. Этот зоолог не исключает случаев, когда сус-

Таблица 118. Соотношение возрастов малых сусликов разного пола весной в Западном Казахстане.

Место	год	Самцы, %% в возрасте, лет						Самки, %% в возрасте					
		1	2	3	4 и более	Средний возраст	n	1	2	3	4 и более	Средний возраст	n
Джамбейта	1964	50	22	30	32	16	2.8	46	28.2	41.3	17.4	14.1	2.34
	1965	63	26.9	30.1	25.3	17.7	2.82	32	46.8	34.4	12.5	6.3	1.85
	1967	44	31.6	29.5	25	13.9	2.35	30	46.7	23.3	10	20	2.23
	1969	21	–	42.8	23.9	33.3	3.24	25	36	32	24	8	2.48
Чапаево, Центральный полупуст. ЛЭР	2002	50	70	30	–	–	1.3	54	59.2	29.6	3.7	7.5	1.67
Калмыково, Приуральный пустынный ЛЭР	1962	54	–	20.4	61.2	18.4	3.16	46		32.6	30.4	3	1.71
Джангала	1963	51	49	37.2	9.8	4	1.73	39	48.7	25.6	10.4	15	2.06
В среднем по области	1962–1969, 2002	333	30.6	30.6	25.9	12.9	2.34	272	37.5	31.5	15.1	15	2.21

Таблица 119. Упитанность малых сусликов в различных частях Западно-Казахстанской области

Место, участки ареала	После спячки		Перед спячкой	
	n (лет наблюдений)	M± m	n (лет наблюдений)	M± m
Джамбейтинский р-н	20	0.83± 0.03	6	1.29± 0.03
Фурмановский р-н	17	0.94± 0.06	7	1.35± 0.05
Чапаевский р-н	27	0.93± 0.03	15	1.22± 0.04
Итого по оптимальным участкам	64	0.90± 0.03	28	1.29± 0.02
Райгородский стационар	17	1.01± 0.05	16	1.11± 0.03
Бийрюк-Тайсуганский	4	0.99± 0.03	4	1.22± 0.05
Итого по субоптимальным	21	1.01± 0.04	20	1.133± 0.01
Тайпакский р-н	15	0.82± 0.02	14	1.07± 0.06
Джангалинский р-н	13	0.84± 0.04	4	0.93± 0.13
Итого по пессимальным участкам	28	0.83± 0.02	18	1.03± 0.06
В среднем по области	113	0.90± 0.02	66	1.17± 0.02

лики, слабо нажировавшиеся летом, выходили из спячки осенью и питались отросшими зелёными частями растений. Это он подтверждает находением свежих лисьих экскрементов с остатками малых сусликов 18 сентября, 27 октября и 3 ноября, а также случай поимки активного молодого суслика 23 декабря.

Лучшая упитанность сусликов в оптимальных участках ареала перед спячкой по-видимому, обеспечивает и лучшее выживание сусликов там во время спячки.

За зиму зверьки из оптимальных участков теряют 32% жира, а в пессимуме – всего 15%, т.е. более чем вдвое меньше. По-видимому, ниже весеннего индекса 0.6–0.65 нормальная жизнь суслика уже невозможна, поэтому те зверьки, которые сжигают большую долю жира, гибнут. Особенно остро этот предел ощущается в песках, где весенний индекс жира минимален. В. А. Лобков (1999) для крапчатого суслика приводит тот же средний индекс упитанности залегающих в спячку сусликов, что и в наших условиях – 1.1–1.2. По его данным, гибель крапчатых сусликов от истощения в лабораторных условиях происходит при упитанности 0.45–0.50. При среднем значении весенней упитанности малых сусликов в песках 0.83, безусловно, немалая часть зимующей популяции имеет упитанность 0.5 и ниже, т.е. обречена на гибель.

Анализ возможного воздействия зимних температур на уровень весенней упитанности был проведён по наблюдениям в области в 1962–1982 гг. по данным за 69 точек-лет. Уровень весенней упитанности по двум крупным частям ареала – оптимальные и пессимальные участки ареала – сравнивали со среднемесячной температурой ноября предыдущего года и с суммой среднемесячных температур за зимние месяцы (декабрь – февраль) периода спячки. Обычные методы анализа корреляции не дали достоверных результатов, поэтому был использован метод кусочно-линейной регрессии (табл. 120).

Как видно из этой таблицы, нелинейная связь имеет место, в целом она положительная. Чем теплее предыдущие холодные периоды, тем бóльшую упитанность сохраняют суслики к весне (рис. 142). Связи в различных условиях описывают более половины дисперсии. После очень холодных зим падение упитанности идёт менее резко, чем в случае относительно мягких зим. Условия зимовки сильнее влияют на упитанность в пессимуме ареала (для зимы $r = 0.87$ против 0.78 в оптимуме, а для ноября предыдущего года 0.87 против 0.73 соответственно). В целом по области показатель весенней упитанности малых сусликов (y) со временем плавно возрастает; тренд этого показателя описывается уравнением параболы: $y = 0.6381 + 0.02832x - 0.0005993x^2$; $R = 0.585$, $F = 18.34$, $p = 0$, где x – порядковый номер года (рис. 143).

Перед спячкой суслики бывают лучше упитанны в годы с повышенной СЗВЗ ($r = 0.57$, $p = 0.000294$, $v = 34$), что не связано с количеством осадков в марте-апреле. Упитанность сеголеток обычно выше в те годы, когда повышена упитанность зимовавших зверьков.

Упитанность разных половозрастных групп перед уходом в спячку различна. Так, известно, что наилучшим образом обычно упитанны зимовавшие самцы (табл. 121), а зимовавшие самки, особенно те, которые были заняты выводением потомства, упитанны меньше. Сеголетки, имеющие обычно минимальное время и опыт нажировки, оказываются наименее упитанными. Джамбейтинский стационар отстаёт от Чапаевского в отношении упитанности взрослых зверьков, но там лучше упитанны сеголетки. Фурмановский стационар оптимален по обоим показателям. Яловые самки жиреют быстрее и больше, чем рожавшие. Так, на стац. Джамбейта в 1971–1972 гг. средняя упитанность перед спячкой яловых самок составила 1.265, а рожавших – 1.13. Пробуждающиеся весной суслики всех поло-возрастных групп менее упитанны в пессимальных частях ареала, чем в оптимуме. Так, в пессимуме ареала упитанность однолеток, выходящих из спячки, составляет 0,7, а в других участках – 0.8–0.9. Соответственно, самки-сеголетки в пессимуме ареала менее активно участвуют в размножении, чем в оптимальных участках. В табл. 121 показано, что в пессимуме ареала (Джангалинский, Тайпакский районы) все поло-возрастные группы сусликов упитанны хуже, чем в остальной его части.

Очень молодые и очень старые зверьки по выходе из спячки упитаны хуже, чем зверьки среднего возраста (пример см. табл. 122)

Таблица 120. Зависимость уровня весенней упитанности малых сусликов (у) от температурных условий предшествующего периода (ноябрь и зима), x в °С

Фактор, x	Часть ареала	n	Уравнение 1	Уравнение 2	r	Точка перелома
Сумма среднемесячных температур зимы	оптимум	23	$y = 0,96287 + 0,00412x$	$y = 1,52851 + 0,01319x$	0.794	0.93
	пессимум	24	$y = 0,66976 - 0,00224x$	$y = 1,01427 + 0,00345x$	0.867	0.825
	По всей территории работ	69	$y = 0,807 + 0,0007x$	$y = 1,0687 + 0,003054x$	0.723	0.887
среднемесячная температура в ноябре предыдущего года	оптимум	23	$y = 0,819367 + 0,00292x$	$y = 1,143377 + 0,00182x$	0.727	0.926
	пессимум	24	$y = 0,74372 + 0,00412x$	$y = 0,93665 + 0,01001x$	0.866	0.825
	По всей территории работ	70	$y = 0,778652 - 0,002365x$	$y = 1,01951 - 0,009514x$	0.717	0.887

Упитанность сеголеток (главным образом по оптимальным и субоптимальным участкам ареала, т.к. по пессимальным участкам данных мало) влияет на долю однолеток в весенней популяции на следующий год: чем упитаннее были сеголетки, тем выше будет доля однолеток в популяции весной следующего года: $r_{sp} = 0.41$, $R = 0.169$; $F = 3.04$; $p = 0.0081$ ($v = 17$). Весенняя упитанность малых сусликов, по среднеобластным данным, показывает наличие параболического тренда во времени, сходного по форме и срокам с таковым для численности малого суслика в оптимуме ареала (рис. 143). В то же время, средняя упитанность сусликов перед спячкой постепенно, от 1970 к 1986 г. снижается ($r_{sp} = -0.403$, $R = 0.162$; $p = 0.0487$; $v = 18$).

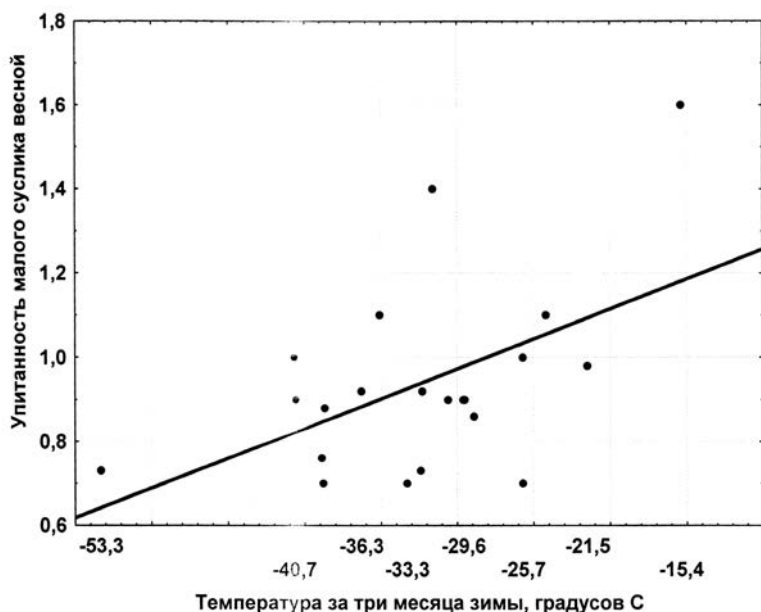


Рис. 142. Зависимость весенней упитанности малого суслика от температуры зимы.

Таблица 121. Упитанность малых сусликов разных поло-возрастных групп перед спячкой (многолетний средний показатель)

Район работ	Зимовавшие суслики		сеголетки	n
	самцы	самки		
Джангалинский	1,15	0,99	0,69	4
Тайпакский	1,34	1,14	0,76	4
Джамбейтинский	1,47	1,16	1,0	5
Чапаевский	1,53	1,23	0,98	12
Фурмановский	1,6	1,2	1,02	1
Южное Зауралье	1,38	1,21	0,94	6
Пески Бийрюк-Тай-суган	-	-	0,98	3

Таблица 122. Упитанность сусликов разного возраста и пола весной (стац. Джамбейта, 1965г.)

Возраст, лет	1	2	3	4	5–6	среднее
Самцы	0.7	0.8	0.8	0.8	0.7	0.76
Самки	0.6	0,7	0.8	0.8	0.7	0.70
Всего	0.65	0,75	0.8	0.8	0.7	0.73

Мы уже отмечали, что продолжительность сезона наживровки влияет на выживание сусликов к следующей весне. В табл. 123 мы сопоставили её значения в разных частях области.

Длина периода наживровки молодых сусликов, согласно табл. 123, хотя и недостоверно, но больше на песчаных грунтах (100 дней), чем на плотных (83.33 дня). Полученные данные можно подвергнуть сомнению из-за недостаточно точного определения дат залегания молодых сусликов, но они дают возможность хотя бы приблизительно сравнить различные участки области. В целом мнение В. Г. Попова о длительной наживровке сусли-

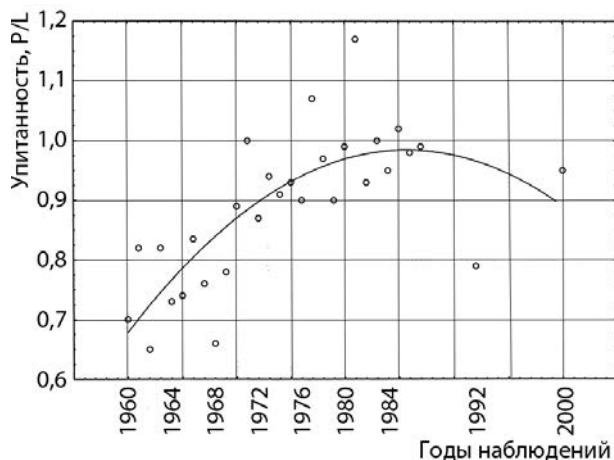


Рис. 143. Параболический тренд упитанности малого суслика в области.

Таблица 123. Продолжительность сезона наживровки молодых сусликов в различных частях области

Стационар	Год	Даты активности молодых сусликов		Длина периода активности, дней
		начало	конец	
Песчаные ландшафты				
Джангалинский р-н	1946	10 апреля	10 августа	91
	1961	5 мая	20 августа	105
	1965	3 мая	Конец августа	119
	1981	11 мая	То же	111
	1982	21 мая	29 августа	86
	1989	11 мая	3-я декада июля	80
	1990	3 мая	29 июля	89
	1990*	4 мая	2-я декада июля	71
	1991	12 мая	1-я декада июля	59
Урда	1944	26 апреля	3-я декада августа	156
	1946	19 апреля	2-я декада июля	67
Байгазы	1947	16 апреля	конец августа	166
Всего в песках	12 лет	3 мая	29 августа	100± 9.70
Глинистые ландшафты				
Чапаево	1946	6 мая	25 июля	80
	1947	9 мая	3 августа	86
	1980	24 мая	24 сентября	123
	1981	17 мая	Конец августа	105
	1982	24 мая	3-я декада сентября	128
	1983	12 мая	20 сентября	130
	1998	1 июня	2-я половина июля	45
Джамбейта	1982	24 мая	19 августа	78
	1997	12 мая	1-я декада июля	59
Зелёновский	1947	25 апреля	6 августа	47
Фурмановский	1998	14 мая	3-я декада июля	77
Джангалинский**	1987	27 мая	3 декада августа	95
	1988	25 мая	19 августа	77
	1989	11 мая	3-я декада июля	80
Кара-Тюбинский	1977	6 мая	15 июня	40
Всего на плотных грунтах	15 лет	6 мая	24 сентября	83.33±7.48
По всей области	27 лет	3 мая	24 сентября	90.74±6.09

*на разных стационарах.

** степные участки.

ков в песках подтверждается и последующими наблюдениями. Частично это может быть связано с более ранним началом размножения на юге области, но в большей мере – с необходимостью увеличения продолжительности наживовки в неблагоприятных кормовых условиях.

1.2.7. Размножение малого суслика

1.2.7.1. Общая характеристика

Размножение малых сусликов – довольно хорошо изученный процесс. Согласно сводке «Млекопитающие Казахстана» (1969) беременность у сусликов длится 22–26 дней, число эмбрионов достигает 15 (по Н. П. Миронову, 1946–16), а в среднем за год в популяции составляет между Волгой и Уралом в глинистой пустыне 7.6, в песках – 5.8 (по Ю. М. Раллю, 1933). На Северном Кавказе на 1 самку приходится в среднем 6.13 эмбрионов (Калабухов, Раевский, 1936), на границе Казахстана и б. Сталинградской области – 6.3 (Лавровский, Шатас, 1948; Солдатова, 1955). Сходные данные были получены для Северо-Западного Прикаспия (Миронов, 1946) – в среднем 6.4 эмбрионов на 1 самку, а в Северном Приаралье – 7.3 (Никитина, 1960). Размножение происходит один раз в году. В размножении ежегодно участвует от 5 до 98%, чаще 50–90% самок (Лавровский, Шатас, 1948) Те же авторы указывают, что процент размножающихся самок минимален у однолеток (30%) и максимален – у трёхлеток (47%), у более старых самок уменьшается.

Для характеристики размножения мы пользовались следующими показателями: 1) интенсивность размножения – процент беременных самок в месяц максимального размножения; 2) средний размер выводка (среднее число эмбрионов, СЧЭ) – число эмбрионов на 1 беременную самку; 3) оценка репродуктивного усилия – ПИР – произведение процента беременных самок на размер выводка; 4) условный показатель продуктивности популяции – УПП – произведение репродуктивного усилия на численность (зверьков на га весной). В табл. 124 приведены данные по размножению сусликов в сопоставлении с весенней численностью в разных частях области.

Из табл. 124 видно, что в оптимальных для суслика участках при более высокой численности по сравнению с пессимальной частью (пески), интенсивность размножения значительно снижена, а средний размер выводка остаётся прежним. Это не совпадает с данными Ю. М. Ралля (1933), приведёнными выше. По-видимому, этот автор приводит данные из центральной части Волго-Уральских песков, где в те времена сусликов было достаточно много. Наши же данные касаются в основном кромки песков на севере и северо-востоке песков, где условия, возможно, благоприятнее и снижение размножения ещё не затронуло такой показатель как размер выводка. Пессимальный участок достоверно отличается от оптимального по уровню численности ($t=5.79$) и по интенсивности размножения ($t=2.64$). Однако, несмотря на различие отдельных показателей размножения, итоговый показатель ПИР значительно не отличается в разных частях ареала.

Репродуктивное усилие на 100 самок (ПИР) возрастает, а итоговый (связанный с численностью) УПП резко падает от оптимума к пессимуму.

Приуральный полупустынный ЛЭР (стационар Чапаево) является как бы переходным по характеру размножения от оптимума к пессимуму ареала. Здесь процент беременных самок увеличен, как и в песках. Таким образом, в течение 11 лет, которыми мы располагаем, вид в этом ЛЭР поддерживал высокую численность за счёт ПИР, близкого по своему значению к самому благоприятному участку в песках (Южный песчаный в центре Волго-Уральских песков). При высокой численности исходного поголовья это давало большое количество молодых, но поддерживалось не все годы. В обобщённом виде на более обширном материале в табл. 124 показаны ландшафтные особенности размножения малого суслика в районе работ.

Таблица 124. Характеристика размножения малого суслика в Западном Казахстане

ЛЭР	п, число лет наблюдений	Весенняя численность, экз./га	Интенсивность размножения, %	Среднее число эмбрионов	ПИР	УПП
Зауральный степной и полупустынный	22	30.2 ±5.33	45.66 ±10.26	6.33 ±0.37	310.4 ±89.39	9374,08
Центральный полупустынный	4	38.15±5.07	34.45 ±11.23	6.28	295.3	11265,70
Приуральный полупустынный	11	33.49 ±6.59	68.38 ±9.13	6.28 ± 0.24	486.9 ±68.89	16306.28
Всего по оптимальной части ареала	37	32.04±3.77	51.20±6.79	6.31±0.23	361.29±53.50	11639,50
Южное Зауралье, полупустыня Средний по оптимальности участок	15	19.70 ±7.73	62.36 ±8.69	6.49 ±0.21	434.43 ±31.79	8341.27
Приуральный пустынный	32	10.72 ±0.815	68.72 ±3.996	6.13 ± 0.115	410.3 ±24.95	4398,42
Северо-Восточный песчаный	18	10.58 ±3.26	70.11 ±5.49	6.31 ±0.14	434.6 ±35.65	4598,10
Камыш-Самарский	18	12.59±1.58	75.78±4.99	6.40±0.16	464.31±37.01	5845.66
Южный песчаный	15	2.67 ±1,009	67.61 ±7,16	7.19 ± 0,35	482.2 ± 58,76	1425,66
Всего по пессимальной части области	83	9.64± 0.87	70.35±2.58	6.42±0.09	446.7±18.15	4066.96
Итого по области	135	16.90±1.45	64.21±2.63	6.40±0.09	421.93±18.76	8015.91

Из таблиц 124 и 125 видно, что при втрое более высокой численности сусликов в глинистых ландшафтах репродуктивное усилие они прилагают там значительно меньшее (примерно на 17%), а итог – условный показатель продуктивности на 1 га – оказывается вдвое более высоким, чем в песках. Как численность, так и все показатели размножения (кроме резорбции эмбрионов) в песках достоверно отличаются от таковых в глинистой полупустыне.

Показатели резорбции в песках недостоверно выше, чем на глинистых грунтах. Колебания по годам интенсивности размножения составляют 10–100%, величины выводка – 5–8.9 эмбрионов, ПИР – 780–800, а УПП – до 5000–6000. Сходные показатели имели место и в Теректинском и Зелёновском районах в 1953–1956 гг., судя по расчётам на основе данных И. А. Полякова с соавт. (1958), они наблюдались при несколько более низкой численности (около 15 экз./га) из-за включения полевых биотопов: на их основе нами были получены более высокие показатели интенсивности размножения (в среднем 71.5%), величины выводка (6.9) и ПИР (493.4) при почти том же УПП (737). Таким образом, пока-

Таблица 125. Ландшафтные различия многолетних средних показателей численности и размножения малого суслика в Западно-Казахстанской области.

Показатель	Всего		Глинистая полупустыня		Пески		t- критерий
	n	M±m	n	M±m	n	M±m	
Численность, экз./га	165	14.74± 1.07	91	20.71±1.53	74	7.41±0.92	7.45
Интенсивность размножения, %	148	65.84± 2.43	84	59.87±3.70	64	73.68±2.83	2.96
Среднее число эмбрионов	135	6.40± 0.09	84	6.27±0.12	53	6.60±0.13	1.87
ПИР	147	427.20± 17.54	84	393.02±26.04	63	472.77± 21.67	2.36
УПП	135	6041.44	84	8126.40	63	3956.47	
Процент самок с резорбцией эмбрионов	91	6.3 ± 2.55	56	5.84 ± 3.19	35	8.83 ± 4.87	0.51
% гибели эмбрионов	91	3.36 ± 1.90	56	2.68 ± 2.188	35	2.91 ± 2.84	0.06

зано, что размножение ежегодно наблюдается у примерно двух третей самок в оптимуме ареала и у трёх четвертей – в пессимальных участках; размер выводка в среднем близок к таковому в Северо-Западном Прикаспии.

1.2.7.2. Внутрипопуляционные факторы, влияющие на интенсивность размножения

Показатели размножения могут меняться под воздействием как внутрипопуляционных, так и внешних факторов. Можно полагать, что среди первых на размножение влияют: исходная численность родительского поколения, процент годовалых зверьков в популяции (т.к. годовики менее интенсивно размножаются) и весенняя упитанность пробудившихся от спячки сусликов. Не участвуют в размножении в основном плохо упитанные самки-однолетки (Давыдов, 1974). М.– Р.Д. Магомедов (1981) также отмечает важную роль упитанности и плотности населения сусликов в регуляции интенсивности размножения. Неблагоприятные погодные условия весны усиливают истощение самок и снижают процент беременных. Размер выводка также уменьшается в холодные вёсны и в условиях высокой плотности зверьков.

Зависимость показателей размножения от исходной плотности и друг от друга была рассчитана: 1) по трем грациям плотности для области в целом (табл. 126) и 2) по отдельным участкам области с разной исходной плотностью

В целом по области отрицательное регулирующее воздействие плотности выявляется при плотности выше 5 экз./га для интенсивности размножения, величины выводка и (иногда) репродуктивного усилия, тогда как УПП всегда тем выше, чем выше исходная плотность, что естественно проистекает из характера расчётов. На интенсивность размножения плотность отрицательно влияет только в случае, если она очень высока, более 20 экз./га, а величина выводка уменьшается в условиях средней плотности. В итоге по всем данным и интенсивность размножения, и репродуктивное усилие тем меньше, чем выше плотность сусликов, тогда как УПП возрастает с ростом плотности. Из той же таблицы

Таблица 126. Зависимость показателей размножения малого суслика от исходной плотности

Экз/га	n	Зависимость от плотности				Зависимость от интенсивности размножения			Зависимость от величины выводка	
		ИР	СЧЭ	ПИР	УПП*	СЧЭ	ПИР	УПП	ПИР	УПП
До 5	26	н	н	н	0.782	н	0.850	0.519	н	н
5.1–20	64	н	-0.281	-0.267	0.673	0.235	0.931	0.527	0.484	н
21 и более	38	-0.427	н	н	н	0.396	0.974	0.768	0.492	н
Все плотности	147	-0.229	н	-0.200	0.783	н	0.921	0.269	0.419	н

* ИР – процент размножающихся самок; СЧЭ – величина выводка; ПИР – репродуктивное усилие; УПП – условный показатель продуктивности; н – результат недоверен.

можно видеть, что вклад величины выводка в ПИР всегда меньше ($r^2 = R = 0.235-0.242$), чем интенсивности размножения ($0.866-0.948$).

Рассмотрение тех же зависимостей по отдельным точкам (табл. 127) показало, что здесь связи могут быть различны. Так, в благоприятных частях ареала (стац. Фурманово) плотность значимо влияет на интенсивность размножения, на стац. Джамбейты – на размер выводка; в субпессимальном участке (стац. Калмыково) – также, как в Джамбейты, – на размер выводка и УПП. В песках Бийрюк – Тайсуган (субоптимальный участок) плотность заметно угнетает интенсивность размножения ИР, а через него – и УПП. В остальных участках с низкой плотностью не прослеживается достоверного влияния плотности на большинство показателей размножения. Исключение составляет показатель УПП, который почти всегда зависит от плотности, причём эта зависимость сильнее в местах особенно низкой плотности. Из нижних строк той же таблицы видно, что воздействует именно плотность, а не тип ландшафта, т.к. усреднённые по ландшафтам данные показывают сходную зависимость УПП от плотности.

В целях выяснения реакции популяции на стагнацию (неуклонное многолетнее снижение) численности, мы провели наблюдения за размножением малого суслика в трёх южных стационарах. Рассмотрим плотно-зависимые механизмы регуляции численности вида в условиях постепенной гибели популяции. Было установлено, что параметры размножения малого суслика в Волго-Уральских песках зависят от исходной (весенней) плотности. Так, при плотности 4 экз./га и выше СЧЭ (y_1) не превышало 7, а при снижении плотности (x) возрастало в обратно-пропорциональном порядке по модели гиперболы: $y_1 = 6.42799 + 1/(2.681621x)$. Уравнение достоверно при $t > 2.76$, $p < 0.0109$, $r = 0.491$, рис. 143. В то же время, интенсивность размножения ИР (y_2) возрастала при плотности (x) от 0 до 3–4 экз./га, а затем начинала снижаться. Методом кусочно-линейной регрессии (Боровиковы, 1997) удалось описать 76.63% дисперсии при $r = 0.875$ при критерии сходимости 0.000099. Уравнения имеют вид: 1) $y_2' = 39.10437 + 0.724295x$ и 2) $y_2'' = 84.9019 + 0.439634x$, рис. 144. Таким образом, кривую зависимости ИР от исходной плотности можно описать с помощью двух линейных уравнений – сначала изменение идёт по первому (с большим воздействием плотности), а затем – по второму уравнению, более плавно. Точка разрыва имеет место при ИР = 71.55517. Аналогичную форму имеет и зависимость ПИР (y_3) от исходной плотности (рис. 145–146). До плотности 0.4 экз./га ПИР невелик и составляет, при значительных колебаниях, около 430 эмбрионов на каждые 100 самок в популяции при плотности 0.5–4 экз./га ПИР выше – около 530, достигая максимальных цифр в 800, а при более высокой плотности начинает снижаться. Зависимость может быть описана методом кусочно-линейной регрессии при общем $r = 0.852$, удастся описать 72.634% дисперсии при критерии сходимости 0.000099. Точка разрыва наблюдается при ПИР = 504.087. Уравнения

Таблица 127. Зависимость показателей размножения малого суслика от исходной плотности по отдельным стационарам

Стационар	n	Зависимость от плотности				Зависимость от интенсивности размножения			Зависимость от величины выводка	
		ИР	СЧЭ	ПИР	УПП*	СЧЭ	ПИР	УПП	ПИР	УПП
Фурманово	15	0.577*	н	н	н	н	0.900	н	н	н
Джамбейта	14	н	-0.538	н	н	0.551	н	н	0.640	н
Калмыково	35	н	-0.406	н	0.747	н	0.956	0.495	н	н
Южный песчаный	12	н	н	н	0.906	н	0.900	н	0.599	н
Кзыл-Кап-кан	16	н	н	н	0.939	0.544	0.679	н	н	н
Бий-рюк-Тайсуган		-0.731	н	-0.724	н	н	0.975	0.682	0.621	н
Аулсоветы	6	н	н	н	0.972			н	н	н
Новая Казанка	10	н	н	н	0.970	н	0.993	0.981	н	н
Всего пески	52	н	н	н	0.729	н	0.891	0.312	0.416	н
Всего глинистые	63	Н	н	н	0.783	н	0.962	0.365	0.374	н

*приведены коэффициенты с $p \leq 0.95$; н – результаты недостоверны.

имеют вид: 1) $y_3' = 286.0182 + 6.223984x$ и 2) $y_3'' = 651.8903 - 7.10130x$. Таким образом, при плотности в 0.5–4 экз./га мы наблюдали интенсификацию размножения, которую назвали «форс-мажорным» размножением, призванным заметно увеличить плотность популяции, находящейся в критическом состоянии (на грани вымирания). Если в этом случае внешние условия благоприятствуют выживанию молодых, численность возрастает, популяция сохраняется, если нет – она попадает на грань исчезновения, когда размножение становится менее интенсивным, численность и доля молодых в популяции падают, а более старые особи вымирают. Падение размножения при возрастании плотности – известный феномен авторегуляции размножения, имеющий место в оптимальных участках или в оптимальные годы. У малого суслика в песках авторегуляция начинает наблюдаться при плотности зверьков весной выше 5, а более чётко – при 10 и более экз./га. Спад размножения при катастрофическом снижении плотности объясняется, скорее всего, ухудшением условий жизни зверьков, а при дальнейшем снижении численности и сложностью встреч половых партнёров, индивидуальные участки обитания которых начинают разделяться всё большими пространствами незаселённых территорий. Так, картирование поселений суслика показало, что при плотности 2–3 экз./га начинается инсультация популяции и растёт изоляция отдельных поселений.

Связь исходной численности и ПИР по трём южным стационарам напоминает параболу с повышенной интенсивностью размножения при уровне плотности 10–16 экз./га, однако в области низких численностей – до 1 экз./га – имеются заметные отклонения. Из 8 точек со стационара Айбас шесть выпадают из общей закономерности. Сопоставив ход изменений численности и ПИР сусликов последовательно, по годам на двух южных

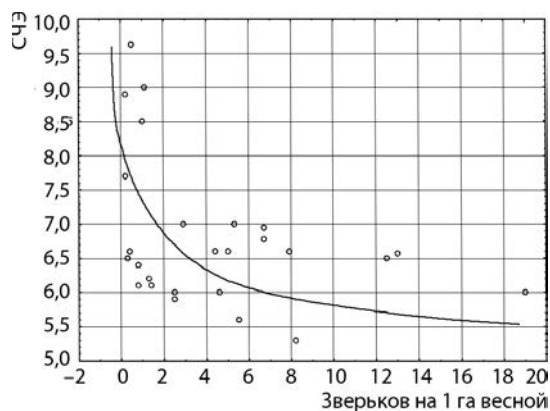


Рис. 144. Связь плотности населения и размера вывоза (СЧЭ) у малого суслика в Волго-Уральских песках

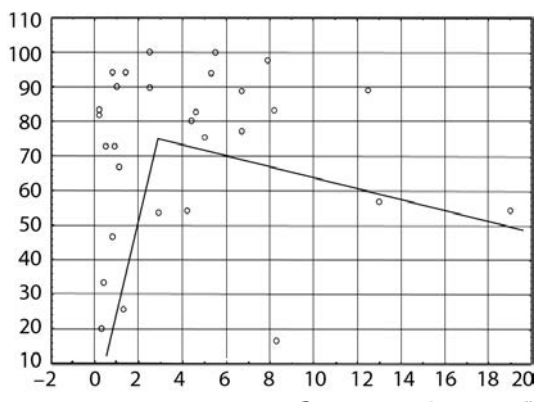


Рис. 145. Кусочно-линейная регрессия: связь интенсивности размножения (ИР) с плотностью малого суслика в экз./га в Волго-Уральских песках

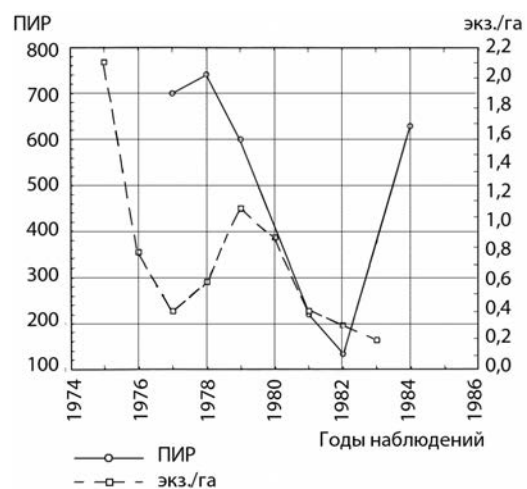
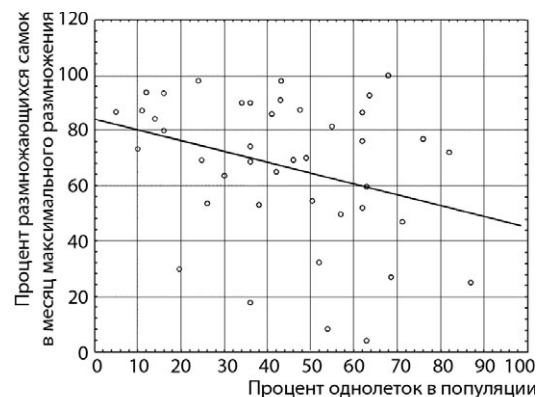


Рис. 146. Изменение численности и ПИР малого суслика на стац. Кзыл-Капкан в зависимости от уровня численности. Левая шкала – ПИР; правая шкала – численность (экз./га)



Рис. 147. То же для стац. Айбас

Рис. 148. Связь процента размножающихся самок с долей однолеток малого суслика (по области в целом)



стационарах (рис. 145 и 146), видим, что численность сусликов менялась в Кызыл-Капкане и Айбасе синхронно, но на разных уровнях: происходил неуклонный постепенный спад (стагнация) численности. При этом, когда численность составила 4 экз./га в Кызыл-Капкане и около 0.4 – на стац. Айбас (на этом стационаре, возможно, и раньше, при более высокой плотности, но данных нет), возникала вспышка размножения, резко увеличилось как число эмбрионов, так и участие самок в размножении, что привело к резкому увеличению ПИР от 400–450 эмбрионов на 100 самок до 600–800. Такое интенсивное размножение в условиях низкой численности мы назвали «форс-мажорным» размножением. Однако, после 2–3 лет (1977–1978 гг. в Айбасе и 1984–1986 гг. в Кызыл-Капкане) такого подъёма размножение вновь падало до критического уровня. Так, на стац. Айбас размножение упало до уровня в 200–300 эмбр./100самок, после чего численность так упала, что уже нельзя было отловить более 1–2 самок для оценки размножения. Безусловно, форс-мажорное размножение происходит только при благоприятных внешних условиях (как то было в 1978–1979 гг. и в 1984–1986 гг.), и приводило к интенсификации размножения на ряде стационаров (в т. ч. и в Новой Казанке). Условия 1980 г. были неблагоприятны для размножения: по данным ГМС Новая Казанка и Уштаган температуры марта были на 6° ниже обычного. На стационаре Новая Казанка в этом году до трети самок имело резорбцию эмбрионов. На стац. Кызыл-Капкан резорбция была обнаружена у 2.8% самок (по Айбасу данных нет). По-видимому, именно неблагоприятные условия беременности не позволили в 1980 г. зверькам размножиться так, чтобы численность их на следующий год возросла. Предварительное, в течение 2–3 лет, интенсивное размножение истощило популяцию, низкий прирост не позволил ей существенно пополниться, что и привело к критическому спаду численности, когда в 1980–1982 гг. зверьки уже не могли компенсировать размножением потери популяции. На стац. Кызыл-Капкан, как мы отметили выше, имело место резкое форс-мажорное увеличение ПИР, но в дальнейшем, после неблагоприятного 1980 г. начался резкий критический спад численности к 1988 г. В 1985 и 1986 гг. здесь наблюдалась значительная эмбриональная смертность сусликов (2.1–6.2%). В 1988 г. был пойман только 1 зверёк (самец), а в дальнейшем – также только единичные особи.

На стац. Новая Казанка численность не падала ниже 5–6 экз./га более чем на год (стагнации численности не наблюдалось), форс-мажорных условий для вспышки размножения при низкой численности не было, как и на других стационарах, где вели длительные наблюдения.

Большое воздействие на интенсивность размножения, как мы уже отмечали, оказывает возрастной состав популяции. Интенсивность размножения максимальна в годы, когда высок процент в популяции наиболее продуктивных возрастных групп (3–4 летки) и низок в годы преобладания однолеток. По данным Т.С. Гладкиной и М.Н. Мейер (1958) из Западного Казахстана после лет интенсивного размножения процент однолеток в весенней популяции повышен; в такие годы интенсивность размножения самок снижается, так как однолетки принимают заметно меньшее участие в размножении. По данным этих авторов мы построили график (рис. 148) для зависимости процента размножающихся самок от доли однолеток. Из него видно, что при низкой доле однолеток в популяции (до 50%) все самки размножаются интенсивно, а в годы, когда доля однолеток велика, бывают значительные спады в размножении. Использование имеющегося в нашем распоряжении более обширного материала также показало отрицательную, хотя и не столь чёткую связь. Для области в целом за ряд лет (1962–2002 гг., $n=41$) при доле однолеток до 20% размножается более 70% самок, а при большей доле однолеток зависимость размывается. В целом $r = -0.315$, $F=4.283$, $p=0.045$, т.е. воздействие доли однолеток на размножение составляет около 10% ($R=r^2$).

Существенное воздействие на интенсивность размножения оказывает также физиологическое состояние самок, которое в большой мере определяется упитанностью и другими параметрами состояния популяции, а также погодными условиями весны. Упитанность, сопоставленная на материале за 27 точко-лет с процентом размножающихся самок, не показала достоверной связи. В то же время установлено, что процент размножающихся

самок значимо изменяется в зависимости от продолжительности репродуктивного периода. При активном участии самок в размножении сам период размножения также удлиняется. Связь имеет вид:

$y = e^{-3.006+0.3631x-0.004409x^2}$; $R=0.456$, $F= 5,02$, $p=0.0255$. Соответственно, ПИР также зависит от длины периода размножения: $y = e^{-8.526+0.6196x-0.007568x^2}$; $R=0.491$, $F= 5,31$, $p=0.0239$.

Влияние внутрипопуляционных факторов на размножение сусликов показано в табл. 128.

Показатель УПП показал достаточно тесную зависимость от весенней численности: чем она выше, тем больше и условная продуктивность популяции.

1.2.7.3. Влияние внешних факторов на размножение малого суслика

Существенное значение в регуляции размножения играют и внешние факторы. Более полувека назад А. Ф. Орлова (1955) установила, что, чем лучше питается суслик, тем активнее он размножается. Для популяции сусликов на стационаре Джаныбек уровень численности сусликов на 92% определяется урожаем зелёной массы растений (Абатуров

Таблица 128. Зависимость размножения сусликов от внутрипопуляционных показателей в различных частях Западно-Казахстанской области

ЛЭР	Фактор воздействия, x	Результурующий показатель, y	Уравнение	Форма связи	R	F	p
Приуральный пустынный	Весенняя численность	Средняя величина выводка	$y = 1/(0.1475 + 0.001589x)$		0.201	6.30	0
	То же	УПП	$y = 25.49 - 0.6548x + 0.196x^2$		0.495	12.25	0.0003
	Выживание	Весенняя численность	$y = 1/(0.009999 + 0.08841/x)$		0.320	3.30	0.013
	Максимальный за месяц процент молодых в популяции	Численность во 2-м туре	$y = 0.1445x - 1.894$		0.273	2.63	0.033
	УПП	То же	$y = 4.407 + 0.1356x$		0.270	2.96	0.0176
Северо-Восточный песчаный	Весенняя численность	Процент беременных самок	$y = 83.39 - 32.78/x$		0.325	3.86	0.005
		Средняя величина выводка	$y = 6.085 + 0.02894x$		0.305	3.07	0.0175
		ПИР	$y = 522.4 - 200.6/x$		0.316	3.23	0.0142
То же	То же	УПП	$y = -1.646 + 6.148x - 0.171x^2 + 0.00427x^3$		0.985	134.3	0.0001
Оптимальные участки	То же	Процент беременных самок	$y = 1580/x - 14.5$		0.734	11.06	0.0011
		ПИР	$y = 823.3 - 16.46x$		0.933	13.82	0.0449

и Магомедов, 1982). Исходными в данном случае являются, как правило, абиотические факторы, которые определяют и урожаи кормов, и непосредственно воздействуют на самих сусликов.

Выше было показано, что даты пробуждения сусликов тесно связаны с предшествующей численностью и упитанностью зверьков в период их ухода в спячку в предыдущем году. Однако сопоставление показателей размножения сусликов с погодными условиями не дало большого числа достоверных связей (табл. 129).

Оценку воздействий абиотических факторов мы вели путём статистического сопоставления показателей размножения с ежемесячными и среднегодовыми показателями температуры и влажности, среднегодовыми показателями СА, ГМА и уровня Каспия. Использовали факторы предыдущего года и года учёта (в последнем случае – за январь–март). Анализ связи показателей размножения с внешними факторами мы проводили в основном на материале Приурального пустынного района, привлекая материалы по другим ЛЭР, где материал менее обширен. Трендов показателей размножения в Приуральном пустынном ЛЭР не выявлено.

Отметим, что осадки января, декабря предыдущего года для процента беременных самок, осадки июля и ноября для величины выводка благоприятны также для численности зверьков в год учёта, т. е. эти факторы значимо благоприятно влияют не только на выживание, но и на дальнейшее размножение.

Согласно данным табл. 129, процент беременных самок и величина выводка мало зависят от внешних условий. Так, выявлено всего три фактора (осадки разных месяцев предыдущего года), значимо влияющих на процент беременных самок; погодные факторы года

Таблица 129. Зависимость показателей размножения малых сусликов от внешних факторов (Приуральный пустынный ЛЭР)

Показатель, у	Фактор, х	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Процент беременных самок	Факторы предыдущего года					
	Осадки января	$y = 1/(-0.00106 - 0.001726x)$		0.144	3.21	0.0047
	осадки сентября	$y = 1/(0.8472/x - 0.03601)$		0.183	4.71	0.0002
	декабря	$y = 57.48 + 140.3/x$		0.092	2.41	0.0227
Средняя величина выводка	Факторы предыдущего года					
	Температура августа	$y = 3.51 + 0.1169X$		0.150	3.35	0.0035
	сентября	$y = 1/(0.1211 + 0.002639x)$		0.114	2.44	0.0234 0
	ноября	$y = e^{1.8} x^{0.1652}$		0.487	18.02	
	Осадки января	$y = 6.538 - 0.02829x$		0.152	3.58	0.0021
	июля	$y = e^{1.889} x^{0.03089}$		0.185	4.98	0.0001
	ноября	$y = 1/(0.1601 + 0.01801/x)$		0.126	3.18	0.0045
	декабря	$y = 6.033 + 1.4463/x$		0,173	4.60	0,0002
	ГМА	$y = 1/(0.1854 - 0.001419x)$		0.151	3.91	0.001
	Факторы года учёта					
Температура февраля	$y = 1/(0.1523 - 0.08112/x)$		0.108	2.29	0.0318	

учёта вообще не влияют на этот показатель. Все достоверно воздействующие факторы влияют слабо, не более чем на 20% определяют общую дисперсию интенсивности размножения.

Факторов, влияющих на колебания размера выводка, несколько больше. Так, из факторов предыдущего года их выявлено 7. Выводки бывают крупнее после лет с малоснежным январём, тёплым августом и ноябрём, прохладным сентябрём, малоснежными январём и декабрём, но повышенным количеством осадков в июле и ноябре, а также с холодным январём в год учёта. Сила воздействия абиотических факторов на величину выводка, как и в предыдущем случае, большей частью невелика и не превышает 20%, за исключением температур ноября предыдущего года, которые почти наполовину определяют дисперсию величины выводка.

Расчётные индексы (табл. 130), отражающие итоги размножения, показали значительно большую связь с абиотическими факторами. При этом для ПИР установлена связь с 13 внешними факторами, для УПП – с 16.

Анализируя табл. 130, можно прийти к выводу, что, если отдельные показатели размножения довольно слабо зависят от абиотических факторов, то их суммарные значения обна-

Таблица 130. Зависимость расчётных индексов размножения малого суслика (y) от внешних факторов (Приуральный пустынный ЛЭР)

Индекс	Фактор, x	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Факторы предыдущего года						
ПИР	Температура января	$y = e^{3.913-0.3984x-0.01789x^2}$		0.540	10.58	0.0011
	августа	$y=1/(0.000529x-0.009302)$		0.124	2.69	0.0137 7
	октября	$y= 273.3 + 914.5/x$		0.187	4.14	0.000 8
	Осадки февраля	$y=1/(0.00258+0.0000000007516/x)$		0.429	16.53	0
	мая	$y=1/(0.002573+0.0000000007611/x)$		0.440	17.28	0
	июня	$y=1/(0.002567+0.0000000005124/x)$		0.287	8.84	0
	июля	$y=1/(0.002569+0.0000000007664/x)$		0.446	17.71	0
	декабря	$y=1/(0.002614+0.0000000004718/x)$		0.243	7.06	0
	Годовая сумма осадков	$y=1/(0.001113+0.366/x)$		0.107	2.40	0.024 8
	ГМА	$y = 227.5 + 12.02x$		0.123	3.08	0.005 6
Факторы года учёта						
	Температура января	$y=e^{6.421+0.04494x}$		0.114	2.33	0.0302
	марта	$y=360.8-1291x$		0.134	2.80	0.0115

Индекс	Фактор, x	Уравнение	Форма связи	R	F	P
УПП	Факторы предыдущего года					
	Температура января	$y=e^{-1.161-0.9002x-0.03724x^2}$		0.119	2.29	0.033
	мая	$y=14.61 + 1066/x$		0.105	2.11	0.0465
	июня	$y=637.7-43,84x + 0.7822x^2$		0.390	5.76	0.0115
	августа	$y=e^{14.23x-3.37}$		0.121	2.47	0.0224
	ноября	$y=49.72 + 3,384x$		0.147	3.10	0.0061
	Осадки февраля	$y=1/(0.02783+0.00000004268/x)$		0.471	18.71	0
	мая	$y=1/(0.02795+0.00000004252/x)$		0.468	18.45	0
	июня	$y=27.44+1.25x-0.008985x^2$		0.345	5.52	0.0117
	июля	$y=1/(0.02776+0.00000004276/x)$		0.473	18.85	0
	августа	$y=1/(0.02829+0.00000004029/x)$		0.458	17.78	0
	сентября	$y=e^{3.023x-23.77}$		0.094	2.17	0.0394
	ноября	$y = 33.01+0.5402x$		0.141	3.44	0.0027
	Годовая сумма осадков	$y = 1/(24.57/x -0.07705)$		0.165	3.75	0.0016
	Факторы года учёта					
Температура марта	$y = 1/(0.0373 -0.0807/x)$		0.119	2.29	0.033	
Осадки января	$y=e^{4.096-0.04503x}$		0.121	2.61	0.0162	
февраля	$y = 36.5 + 0.5139x$		0.178	4.53	0.0003	

руживают значительно бóльшую связь. Это говорит о том, что внешние воздействия определяют не столько механизм, сколько общий итог размножения. Так, ПИР бывает больше после лет с прохладным августом и октябрём, но относительно тёплым январём. Сильно и положительно влияют осадки за целый ряд месяцев (особенно за май-август) и за год, предшествующий учёту, в целом. Интересно, что оптимальная форма связи с осадками и ПИР или УПП сходная – в виде гиперболы. Осадки предыдущего года оказывают сильное воздействие на оба индекса, часто на 40–50% определяя их дисперсию. Осадки относятся не только к периоду размножения и наживки, но и к периоду спячки, что говорит о значительной роли расхода энергии и в процессе спячки и в процессе размножения. После влажных лет суслики размножаются более активно.

Показатель УПП (общая продукция популяции) бывает выше после прохладного и влажного года (кроме ноября, когда благоприятны высокие температуры). УПП выше в годы с малоснежным январём, но богатым осадками февралём и прохладным мартом.

1.2.8. Выживание и прирост в популяциях малого суслика

А. Н. Солдатова (1955), изучая вид в Заволжье (б. Сталинградская обл., возле ст. Сайхин), сопоставила число плацентарных пятен у меченых самок с количеством вышедших из нор молодых и выяснила, что в год её работы (1951) смертность молодых составила 6.52%, а выживаемость, соответственно, 93.48%. Показатель выживания сусят по этим данным много выше, чем у нас (см. далее), но следует иметь в виду, что в первом случае выживание рассчитано на момент выхода молодых, т.е. фактически отражает гнездовую смертность/выживание, а в нашем случае включает и подвижный период молодых (используется численность в среднем за второй тур учёта). К тому же, один год наблюдений, показанный в работе А. Н. Солдатовой, может быть недостаточно типичным. Гибель молодых, впервые вышедших на поверхность из нор в первые периоды активности, надо полагать, максимальна в силу недостаточного опыта зверьков.

Выживание сусликов исследовали А. А. Лисицын, А. М. Карпушев (1957) в Северо-Западном Прикаспии. Они показали, что на участке наблюдений из 89 залегших в спячку сусликов за период спячки было съедено степными хорями 12.4%, от других причин погибли за время спячки 52.8%, проснулось 34.8%. Из взрослых сусликов выжило 36.8%, а среди сеголеток – 28.6%. Хори съели 11 сусликов, из них взрослых было 10 штук, а молодой – всего 1. Видимо, хори не могут проникать в зимовочные гнёзда однолетних сусликов из-за их меньшего диаметра. За период активности (от пробуждения до появления молодых) смертность составляет от 5.3 до 28.6% на разных участках. (в среднем 15.5%). С появлением молодых численность сусликов начинает возрастать до 12–57% (в среднем на 34.6%).

Выживание и прирост малого суслика, рассчитанные по нашим данным, показаны в табл. 131. Расчёты сделаны по соотношению численностей за 1 и 2-й туры учётов в период 1940–1960 гг., когда проводились учёты не только весной (1-й тур), но и во втором туре, т.е. во второй половине июня, когда активны и молодые зверьки, и часть взрослых. Это позволило (хотя и с допущением, что число зимовавших сусликов во 2-м туре минимально), вычислить ряд дополнительных показателей: выживание за гнездовый период (отношение числа молодых на га к УПП), прирост популяции и выживание за осенне-зимний период (отношение численности зверьков в марте к численности таковых в июне предыдущего года).

Из табл. 131 видно, что в глинистой полупустыне выживание за оба периода заметно лучше, чем в песках, а прирост ниже. Трендов выживания и прироста за период наблюдений не выявлено. Разнородность результатов, полученных разными авторами, говорит не только о различиях в годовых показателях выживания и прироста, но и о том, что проблема выживания требует дальнейшей методической и фактической разработки и уточнения результатов, хотя и можно считать сравнимыми данные, полученные одинаковым способом.

Оценка зависимости уровня летнего выживания от уровня исходной численности с помощью однофакторного дисперсионного анализа показала, что связь достаточно тесная: $\eta^2 = 0.667$ при $F=20.05$ и $v=1,10$ $p<0.05$. Чем выше численность, тем хуже выживают молодые суслики.

Численность сусликов во втором туре учётов тем выше, чем выше в данном году УПП и чем выше доля молодых зверьков в популяции. Численность сусликов перед залеганием в спячку (y), по небольшому числу данных за 1949–1960 гг. зависит от условной продуктивности популяции УПП – x_1 (подробнее об этом см. ниже) и от процента молодых в популяции x_2 .

$$y = 4.407 + 0.1356 x_1, R = 0.27, F = 2.96, p = 0.0176;$$

$$y = 0.1445 x_2 - 1.894, R = 0.273, F = 2.63, p = 0.033;$$

В обоих случаях чем выше x , тем выше и численность.

Таблица 131. Выживание сусликов в различных частях Западно-Казахстанской области

Административный район (по прежнему делению)	Годы учёта	n	Выживание по учётам	Выживание по УПП	Прирост как УПП/числ.
Зелёновский	1945–1950	3	0.913	1.106	1.163
Фурмановский	1945–1950	3	0.45	0.25	1.548
Казталовский	1945	–	–	0.403	2.363
Чапаевский	1945–1950	7	0.96	0.136	2.386
Тайпакский	1945–1960	18	0.759	0.10	2.055
Джамбейтинский	1944–1958	3	0.848	0.463	1.812
Всего по глинистой полу- пустыне		34	0.783	0.410	1.888
Окр. Новой Казанки	1941–1950	8	0.829	0.203	2.318
Урда	1939–1950	4	0.709	0.288	2.142
Тайпакский (Байгазы)	1946–1960	2	0.632	0.10	2.892
Северо-Восточный песчаный ЛЭР (восток Джангалинского района)	1943–1960	3	0.597	0,248	2.438
Южный песчаный ЛЭР (Джан- галинский и север Гурьевской обл.)	1939–1953	8	0.829	1.043	2.42
Всего по песчаной пустыне	1939–1953	29	0.744	0.343	2.353
Итого по области	1939–1960	63	0.766	0.362	2.197

1.2.9. Эмбриональная смертность

Эмбриональная смертность, по данным сводки «Млекопитающие Казахстана» (1969), достигает 11%, в Северо-Западном Прикаспии наблюдались колебания от 0.7 до 6% (Лисицын, Карпушев, 1957). Весеннее голодание, по А. А. Лавровскому и Я. Ф. Шатасу (1948), вызывает резорбцию эмбрионов, особенно в сочетании с холодной весной.

В табл. 132 показано, что уровень эмбриональной смертности у сусликов Западно-го Казахстана составляет в среднем 3.4 из 100 эмбрионов от момента имплантации до рождения, а из 100 беременных самок у 6.3 отмечается резорбция эмбрионов. В отдельных случаях резорбция достигает 26% (Южный песчаный район, 1952 г., Новый Уштаган и Сасык-Тау). Такая высокая резорбция обычно связана с неблагоприятными погодными условиями периода беременности и нарушенным вследствие этого питанием. Так, в 1952 г. на Южном песчаном стационаре была очень холодная весна с дождями: в марте было холодно – среднемесячная температура составила – 6.3°C, что было всего два раза за 19 лет наблюдений, а также дождливо – единственный раз за 19 лет наблюдений выпало 46 мм осадков (средние показатели составляют – 1.8 °C и 13.4 мм осадков). Проверка ещё 5 случаев, когда резорбция составляла более 15%, показала следующее. На стац. Кзыл-Капкан в 1976 г. также наблюдались экстремально холодные условия в марте: среднемесячная температура составила – 8.4 °C (среднее – 3.4 °C). На стационаре Новая Казанка в 1975 и 1986 гг. наблюдались жара и засуха в апреле, которые, по-видимому, способствовали голоданию беременных самок. Среднемесячные температуры при этом составили 14.7 и 12.9° C при средней в 9.6° C, а месячные суммы осадков – 2 и 4 мм против средней в 15.7 мм. На стационаре Чапаево резорбция эмбрионов выше 15% наблюдалась дважды,

Таблица 132. Эмбриональная смертность малого суслика в Западном Казахстане (1956–1970 гг.)

Стационар, ЛЭР	число самок с резорбцией	Средний процент самок с резорбцией	число погибших эмбрионов	Эмбриональная смертность, %
Джамбейта	9	3.71	3	4.0
Бийрюк-Тайсуган	15	5.9	5	3.4
Зауральный полупустынный	8	7.96	5	2.96
Зауральный пустынный	21	8.5	6	3.35
Приуральный полупустынный	8	8.4	3	3.0
Приуральный пустынный	5	2.04	1	0.9
Урда	1	5	1	0.3
Кисык-Камыш	3	4.4	1	1.9
Новая Казанка	12	2.57	6	5.59
Кзыл-Капкан	7	4.4	2	3.1
Южный песчаный	2	26.3	4	2.16
В среднем	91	6.3	37	3.36

в 1978 и в 1980 г. Как мы отмечали ранее, результаты 1980 г. были обусловлены очень холодной, но сухой весной (март). Высокую резорбцию эмбрионов в 1978 г. на стационарах Чапаево, Калмыково мы объяснить затрудняемся, т.к. условия весны и упитанность самок были нормальными.

Таким образом, максимальная доля самок с резорбцией эмбрионов наблюдается в Южном песчаном районе, минимальная – в Приуральном пустынном ЛЭР (стац. Калмыково) и окрестностях пос. Новая Казанка (переход от песков к глинистой полупустыне), тогда как максимальный процент погибших эмбрионов отмечен на стац. Новая Казанка и Джамбейта. При этом больше всего эмбрионов в выводке погибает у самок из Южного песчаного района.

1.2.10. Взаимосвязи различных процессов в жизни малых сусликов

Чтобы проверить предположение о роли разной упитанности зверьков в глинистой полупустыне и песках в приросте и выживании сусликов, мы сравнили ряд популяционных показателей зверьков в разных ландшафтах (табл. 133). Для увеличения исходного массива данных, к двум оптимальным участкам в данном случае присоединен и субоптимальный участок (стационар Чапаево); из табл. 133 видно, что в оптимальных частях ареала (глинистая полупустыня) период наживки сусликов сеголеток в среднем короче, чем в песках, но упитанность в оба периода её измерения выше (летом – как у взрослых, так и у сеголеток). При этом, хотя различия и недостоверны, зимнее выживание на глинистых грунтах лучше, чем в песках, а прирост снижен, т.е. популяция живёт в энергетически более выгодных условиях

Критический уровень упитанности, позволяющий крапчатому суслику успешно перезимовать, составляет 0.6–0.7 (по данным В. А. Лобкова, 1999). По-видимому, этот же уро-

Таблица 133. Состояние популяций малых сусликов в ландшафтах с преобладанием различных типов грунта (в скобках – число данных)

Грунты	Продолжительность периода наживки сеголеток, дней	упитанность				Прирост	Выживание
		После спячки	Перед спячкой				
			зимовавшие	сеголетки	всего		
Глинистые	83.33 ± 7.48 (15)	0.89± 0.02 (75)	1.314± 0.02 (49)	0.882± 0,022 (29)	1.153± 0.015 (78)	1,39± 0,10 n= 56	0,97± 0,04 n= 41
Песчаные	100 ± 9.70 (12)	0.849± 0.021 (32)	1.117± 0.059 (13)	0.800± 0,123 (5)	1.029± 0.055 (18)	1,42± 0.16 n= 44	0.72± 0.06 n= 21
t-критерий различия	1.36	1.41	3,18	0.66	2.18	0,16	3.06

вень характерен и для малого суслика. Средний уровень упитанности в 0.81, отмеченный нами в районе пессимума для малых сусликов изучаемого региона, говорит о том, что большая доля сусликов имеет (или должна была бы иметь в случае выживания) весеннюю упитанность ниже 0.7–0.6. Ясно, что гораздо бо́льшая доля сусликов в песках, по сравнению с глинистой полупустыней, гибнет от недостаточной упитанности. К тому же тренд упитанности зверьков в целом по области перед спячкой отрицательный, т. е. условия наживки со временем ухудшаются.

Таким образом, по-видимому, недостаток питания в песчаных ландшафтах приводит к некоторому удлинению сроков наживки сусликов – сеголеток. Зверьки, обитающие в песках, переживают зиму хуже, просыпаются заметно более истощёнными, чем те, которые живут на плотных грунтах.

Анализ дат основных фенологических явлений в жизни сусликов показал, что зверьки пробуждаются тем раньше, чем меньше их упитанность; годы раннего пробуждения отличаются низкой численностью зверьков. От дат пробуждения значимо зависят даты появления первой беременной самки и сроки появления первых молодых (табл. 116, рис.139). Кроме того, во всех частях ареала суслика отмечена значимая связь даты пробуждения сусликов с температурой воздуха в период пробуждения, а также с условиями температуры и осадков в предыдущем году ($R=0,5-0,7$). Оказалось, что суслики пробуждаются позже в холодные вёсны и раньше – в тёплые; однако столь же значимо влияют условия температуры и влажности предшествующего года, но действие противоположно таковому в год учёта – после тёплых и влажных лет суслики пробуждаются позже. При том, что в глинистых ландшафтах имеет место тренд среднегодовых температур воздуха в сторону потепления и осадков – в сторону увлажнения, суслики стали пробуждаться всё раньше; это говорит, видимо, о бо́льшем значении в пробуждении условий года учёта, чем предшествующего года.

В оптимуме ареала зверьки живут дольше, чем в пессимуме (средний возраст суслика по выходе из спячки соответственно 2.07 и 1.71), что ограничивает интенсивность размножения сусликов в песках. При более низкой численности в пессимуме ареала зверьки, тем не менее, размножаются интенсивнее, чем в оптимуме ареала.

Как было показано ранее, при всех местных различиях основные тенденции изменений численности сусликов в субоптимальной и оптимальной частях ареала очень сходны. Численность с 40-х гг. XX в. постепенно возрастает до середины 60-х гг. (1964–1973 гг.), а затем, после небольшого спада, вновь увеличивается в 1978–1980 гг., после чего начина-

ется резкий спад численности вплоть до начала XXI в., хотя небольшое новое нарастание численности и намечается в конце периода наблюдений. Эти общие тенденции сопровождаются более краткосрочными и менее значительными разнородными колебаниями численности, однако в целом тенденция проявляется отчётливо. Сходная картина, хотя и со своими особенностями, характерными для оптимума ареала, наблюдалась Б. Д. Абатуровым (Линдеман с соавт., 2005) на Джаныбекском стационаре РАН на западе области.

Численность малого суслика более чем на 92% определяется урожаем кормов (Абатуров, Магомедов, 1982). Ранее (Окулова с соавт., 2005) мы показали, что космические, планетарные и региональные абиотические факторы тесно связаны друг с другом и воздействуют, по-видимому, как непосредственно, так и опосредованно, через воздействие на другие важные для суслика факторы, например, растительность (корма) и совокупно, что может дать новое качество воздействия.

Объясняя себе последовательность воздействий на численность малого суслика во времени, можно представить, что солнечная и геомагнитная активности воздействуют на скорость замедления вращения Земли и на колебания уровня Каспия, с одной стороны, на перемещения атмосферных фронтов и температурные условия – с другой. Эти изменения влияют на погоды (температура, осадки, солнечная радиация), а также на режим питания растений; отсюда следует влияние на видовой состав и урожаи кормовых растений малого суслика, а также на его размножение. Изменения характеристик абиотических воздействий, произошедшие во второй половине XX в., были неблагоприятны для сусликов в песчаной части области, но в некоторые периоды (до 80-х гг. XX в.) были благоприятны – в глинистой полупустыне. Сравнение числа и времени проявления различных факторов погоды, значимо влияющих на численность малого суслика в разных частях области по нашим данным (Окулова с соавт., 2001; Окулова с соавт., 2005) представлено в табл. 134. Из неё видно, что в оптимальных частях ареала численность зверьков регулируется 10–11 факторами, а в пессимуме (Кзыл-Капкан) – 27.

В пессимуме ареала большую часть года зверьков угнетает летний избыток и осенний дефицит тепла, т.е. климат здесь для малого суслика слишком сухой и жаркий. Только в пессимуме ареала отмечен зимний и в целом годовой дефицит тепла у сусликов, что связано, видимо, с одной стороны, с термодинамическими свойствами песка нор по сравнению с глинистыми грунтами, а с другой стороны – с недостаточной упитанностью зверьков в песках. Вследствие этого в песках зимние холода чаще, чем в глинистой полупустыне, приводят сусликов к гибели. Годовой дефицит осадков для вида также проявляется только в пессимальной части ареала.

Анализ размножения сусликов показывает, что в песках оно идёт значительно интенсивнее. Так, на территории глинистой полупустыни многолетний средний показатель интенсивности размножения оказался достоверно ниже: в размножении участвовало $36.79 \pm 8.45\%$ самок ($n=10$), что меньше, чем в песках – 68.49 ± 3.0 ($n=60$, т.е. $t=3.53$).

В оптимуме ареала связи численности с показателями размножения регулирующие, отрицательные: чем выше численность (в пределах 35 и более экз./га), тем меньше интенсивность размножения и репродуктивное усилие ПИР. На северо-востоке Волго-Уральских песков (стац. Кзыл-Капкан) зависимости несколько иные. Так, весенняя численность здесь положительно влияет на все показатели размножения. В Приуральном пустынном районе (стац. Калмыково) эта регуляция распространяется только на показатель «средняя величина выводка», тогда как процент беременных самок не зависит от уровня численности. В Северо-Восточном песчаном районе, наименее благоприятном для сусликов среди рассмотренных в данном случае, численность минимальная, её уровень не ограничивает размножение, а способствует ему: чем выше численность (до 15 экз./га), тем интенсивнее размножаются суслики. Возможно, что общая картина зависимости доли размножающихся самок для вида в целом имеет вид релаксационной кривой, поднимающейся от минимальных значений до обилия 5–35 экз./га, а при численности около 40 экз./га и выше резко снижается по гиперболе, и чем больше зверьков, тем сильнее снижается интенсивность размножения.

Таблица 134. Число и время проявления основных погодных факторов, влияющих на численность малого суслика на разных стационарах

Фактор	Оптимальные участки ареала		Субоптимальный и пессимальный участки ареала	
	Джамбейта	Фурманово	Калмыково	Кзыл-Капкан
Число достоверно влияющих температурных факторов	2	9	7	13
Число достоверно влияющих факторов осадков	8	2	11	14
Летний избыток тепла	-	июнь	июнь, август	июнь, июль
Осенний дефицит тепла	-	ноябрь	октябрь	август, декабрь
Зимний дефицит тепла	-	-	-	+
Годовой дефицит тепла	-	-	-	+
Избыток осадков	июль, август, октябрь, декабрь	-	август, декабрь	январь, апрель, июнь, август
Дефицит осадков	январь, апрель, ноябрь	лето	январь, март, апрель, июнь, июль	февраль, март, июль, декабрь
Годовой дефицит осадков	-	-	-	+

Итак, исходная плотность популяции влияет на размножение малого суслика по-разному. В неблагоприятных участках, где сусликов мало, до 4–8 экз./га, отрицательного влияния численности на размножение не обнаружено. Если при этом возникает стагнация численности (снижение показателя в течение трёх и более лет), при уровне 2.5–1 экз./га может наступить форс-мажорная активизация размножения, которая при наших случаях, однако, не спасала популяцию от дальнейшего спада. При росте обилия до 4–8 экз./га в неблагоприятных участках размножение может начать угнетаться из-за нехватки кормовых ресурсов. В оптимальных участках ресурсов питания достаточно, ПИР не регулируется уровнем обилия до плотности в 10–50 экз./га. Однако усреднение по всем данным и расчёт регрессии по средним для стационаров показывает, что ПИР и процент размножающихся самок в целом регулируются плотностью популяции по принципу обратной связи. Угнетение величины выводка включается при среднем обилии, а интенсивности размножения – при высоком. При этом силу воздействия внутривидовых факторов можно оценить следующим образом: исходная плотность популяции определяет колебания интенсивности размножения примерно на одну треть в пессимуме и примерно на три четверти – в оптимуме ареала; сила влияния продолжительности периода размножения и доли однолеток в весенней популяции составляет примерно по 10%. Погодные условия на 10–20%, а временами и более определяют дисперсию показателей размножения.

Эти факты и допущения позволяют более полно объяснить причины снижения численности малого суслика в песчаной части ареала. По всей видимости, иссушение климата и рост среднегодовых температур, отмеченные в песчаных ландшафтах области с течением времени во второй половине XX в., привели к изменениям в составе и качестве растительности, выпадению ряда северных видов растений или снижению их продуктивности.

Многие из них составляют основу кормовой базы малых сусликов в песчаной пустыне. Одновременно, сдвиги в погодно-климатических условиях привели к более раннему плодоношению и выгоранию растительности, вследствие чего период их наживровки сократился по всей области. Несмотря на то, что в песках малые суслики залегают в спячку позже, чем на глинистых грунтах, в условиях дефицита кормов они, по-видимому, не успевают достаточно нажироваться, вследствие чего всё большая доля их гибнет в период спячки. Усиленное размножение не может компенсировать эти потери, и численность зверьков снижается, на юге – до нулевых отметок.

1.2.11. Долгосрочный прогноз численности сусликов в Западно-Казахстанской области

В более общем виде значительное снижение численности сусликов по всему ареалу можно связать с общим потеплением климата, происходящим из-за замедления скорости вращения Земли, что наблюдается во второй половине XX в.

Дальнейший прогноз хода динамики численности достаточно сложен. Можно предположить, что предстоящие наиболее вероятные стадии волновых геофизических процессов – это снижение скорости замедления вращения Земли, начало нового подъёма уровня Каспия. Эти и остальные сопутствующие абиотические и биотические процессы скорее всего приведут к приостановке иссушения Волго-Уральских песков, численность малого суслика в песках начнёт восстанавливаться, а в глинистой пустыне, из-за роста увлажнения и усиленного развития травостоя, напротив, будет падать. Нарастание таких тенденций может длиться до 30–50-х гг. XXI в.

Интенсивное наращивание скотоводства, рост процессов деградации растительных сообществ в обоих типах ландшафтов может способствовать росту численности малого суслика. Однако возможны и иные сценарии хода космических, геофизических, климатических и биогеоценотических процессов.

Наблюдаемые нами процессы отражают длиннопериодные климатические изменения, связанные с региональными (изменения уровня Каспия) и /или глобальными (замедление скорости вращения Земли, глобальное потепление и связанные с ним процессы) изменениями. Так, для трёх из четырёх рассмотренных нами участков ареала в области в трёх выявлено значимое отрицательное влияние изменений уровня Каспия (т.е. для сусликов благоприятно высокое стояние вод Каспия).

С постепенным опусканием дна Каспийского моря, происходившим до 1976–1977 гг., можно связать постепенное обезвоживание песчаной части Прикаспийской низменности и общее снижение годового количества осадков. Осадки января и годовое количество осадков резко снизились в начале периода наблюдений и не изменились значительно до сих пор, тогда как в количестве осадков мая в последней трети периода наблюдений начала проявляться тенденция к росту, возможно, отражающая начало процесса нового поднятия Арало-Каспийского щита, начавшегося в середине 70-х гг. и нового цикла роста увлажнения Прикаспия. К сожалению, для сусликов рост увлажнения именно в мае оказался неблагоприятным. Но можно предполагать, что, если тенденция к росту увлажнения сохранится и охватит другие сезоны года, это неблагоприятное воздействие нивелируется и уравнивается благоприятными следствиями роста увлажнения в другие периоды года.

Исходя из тенденций развития региональных и глобальных факторов, можно предполагать, что в ближайшие 15–20 лет, с поднятием уровня Каспия, ростом увлажнения и потепления, по мере повышения скорости вращения Земли, произойдут восстановление и рост численности сусликов в области, но с дальнейшим ростом увлажнения Северного Прикаспия условия для них, особенно в северной части области, вновь станут неблагоприятными, уже за счёт значительного развития травостоя и флоры более северного облика, а эти процессы могут привести к новому угнетению численности сусликов и сокращению их ареала, на этот раз с севера. Постепенное уменьшение замедления скорости вращения

Земли, отмеченное с 70-х гг. XX в., возможно, через определённый период, связанный с консерватизмом в динамике биоценозов (в середине – второй половине XXI в.), приведёт к восстановлению прежнего состояния растительности и ландшафтов, а затем и численности сусликов. Значительные антропогенные воздействия, выражающиеся в преимущественном развитии скотоводства, могут ускорить, а земледелия – замедлить процесс восстановления численности сусликов. При современном сокращении объёмов животноводства сбой растительности скотом уменьшается. В итоге, наряду со спадом численности сайгаков в ландшафтах глинистой полупустыни восстанавливается картина первозданной степи, с более сомкнутым травостоем, чем это благоприятно для сусликов. В то же время, в Волго-Уральских песках снижение антропогенной нагрузки для сусликов благоприятно. На ближайшие 10–20 лет трудно ожидать, что хозяйственная деятельность человека будет способствовать росту численности сусликов. В случае же быстрого роста численности скота численность сусликов будет восстанавливаться гораздо быстрее.

Расширение и углубление исследования связей в сложной системе факторов, влияющих на динамику численности малого суслика, позволят оптимизировать прогнозы и создать целостную картину регуляции численности малого суслика в различных географических условиях.

1.2.12. Заключение к разделу о популяциях малого суслика

Исследование популяций зверька на территории Западного Казахстана показало, что здесь обитает несколько экологических популяций, обитающих в условиях с разным уровнем оптимальности и различающихся по ряду популяционных параметров. Это численность, характеристики многолетних циклов динамики численности, размножение, прирост и выживание, характер внутривидовых и внешних воздействий на численность и прочие параметры популяций, а также набор и степень воздействия внешних факторов. Установлено, что в середине XX века происходил подъём, а в последней четверти XX в. – снижение численности вида, которые можно поставить в связь с изменениями природы и общества (изменения скорости замедления вращения Земли и отсюда – потепление климата, а также спад производства мелкого рогатого скота в связи с социальными переменами в конце XX века). Сильнее всего численность снижалась в пессимальных участках ареала на территории Волго-Уральских песков и возле них.

Рассмотрены экологические предпочтения и установлены основные параметры внешней среды, оптимальные для малого суслика в Западном Казахстане. Показано, что в более мезофильных ландшафтах малый суслик предпочитает условия более прохладные и влажные, чем в более аридных условиях. На стационарах в оптимуме ареала выявлена сходная временная структура циклов многолетней динамики численности. Они отличаются, по сравнению с пессимальными участками, преобладанием более длиннопериодных циклов длиной 44, 22 и 14.7 лет против 28, 16 и 14 лет в пессимуме.

В пессимуме ареала тренд многолетней динамики численности резко отрицательный. В более благоприятных участках трендов нет или они выражены слабее и отражают не столь сильное падение численности. Установлено, что в оптимальных участках ареала в пределах Западно-Казахстанской области на численность сусликов достоверно воздействует меньшее число внешних факторов, чем в пессимуме ареала. Избыток летнего тепла и осадков в оптимуме наблюдаются реже, чем в пессимуме ареала, также как и дефицит осадков и зимнего тепла. Выявлена система факторов, связанных с практически полным вымиранием малого суслика в Волго-Уральских песках к началу XXI в. В пессимуме ареала сильнее воздействие предшествующих факторов, в оптимуме – воздействие факторов года учёта. Показано, что в ряде случаев тренд численности связан с благоприятными или неблагоприятными для вида трендами воздействующих факторов. В пессимуме ареала для малого суслика важнее всего воздействие дефицита осадков зимы и года в целом, а также дефицит осадков в июне.

Фенологические характеристики (даты пробуждения, встреч первых беременных самок и первых молодых на поверхности Земли) наиболее тесно связаны с условиями предыдущего года (25 факторов), особенно с условиями температур предыдущего лета ($R = 0.50-0.72$). Более раннее наступление этих фенологических явлений отмечается после более прохладного, сухого предыдущего лета и после тёплой весны в год учёта. Сроки всех этих процессов тесно связаны друг с другом положительными линейными связями. Зверьки пробуждаются раньше при высокой численности и упитанности. Установлено, что малый суслик живёт в Западно-Казахстанской области в среднем 1.8 лет, до 6–7 лет, дольше в оптимуме ареала, чем в пессимуме. Упитанность сусликов составляет в среднем 1.17 перед спячкой и 0.9 – сразу после спячки. В оптимуме ареала зверьки лучше упитанны, условия зимы меньше влияют на зимний спад их численности, чем в пессимуме. В пессимуме ареала заметно удлиняется период наживки молодых сусликов, но это не компенсирует неблагоприятных воздействий местности, и зимняя смертность в пессимуме остаётся более высокой, чем в оптимуме ареала. В пессимуме зверьки переживают зиму хуже, а при пробуждении они больше истощены. В оптимуме ареала выживание сусликов лучше, а прирост меньше, чем в пессимуме.

Оценка и сравнение параметров размножения позволили заключить, что репродуктивное усилие ПИР растёт от оптимума к пессимуму ареала; в оптимуме ареала, таким образом, имеет место экономизация размножения. Падение интенсивности размножения наблюдается лишь в случае крайне низкой численности зверьков (менее 0.4 экз./га), когда, по-видимому, затрудняется встреча половых партнёров. В пессимуме ареала (Волго-Уральские пески) выявлено «форс-мажорное размножение» (при численности 0.4–4 экз./га), как последняя возможность спасти популяцию. В среднем в Волго-Уральских песках размножается примерно три четверти самок в популяции, а в оптимуме (центр глинистой полупустыни) – около двух третей. Авторегуляция размножения в изучаемых условиях включается при плотности 5 и более экз./га. Процент размножающихся самок начинает падать, если плотность популяции превышает 20 экз./га. Из внутривидовых факторов на размножение малого суслика влияют исходная численность, выживание, процент молодых (однолеток) в популяции. Из внешних факторов на процент беременных самок влияют только осадки в разные периоды осени и зимы предыдущего года, на размер выводка (СЧЭ) – температуры лета и осени, осадки в различные периоды предыдущего года, а также температура февраля в год учёта. Чем лучше выживают зверьки в период спячки, тем будет выше их весенняя численность, а численность ранним летом зависит во многом от доли самок–однолеток в популяции к началу размножения. Показана тесная зависимость всех параметров популяций от исходного уровня численности как в пределах каждой отдельно взятой популяции, так и при сравнении популяций. Для большей части экологических популяций вида в изучаемом регионе характерна негативная интенсификация размножения (чем выше численность, тем слабее размножение).

1.3. ПЕСЧАНКИ

1.3.1. Малые песчанки

1.3.1.1. Литературные данные об экологии малых песчанок

1.3.1.1.1. Тамарисковая песчанка

Жизненная форма кустарниковых зарослей в песчаных ландшафтах. Ночной зверёк со строго индивидуальным образом жизни (Чабовский, 2006). Зимой активность снижена. Гнездовые камеры располагаются в норах на глубине 2.5–3 м. В норе имеется 2–3, до 5 кладовых диаметром 10–15 см.

В Кызылкумах список кормовых растений насчитывал 28 (Ким, 1960), а в Киргизии – 45 видов кормовых растений. В камерах-кладовых сохраняет по 190–388 г корма – плоды дурнишника, запасы веточек полыни, семена сорго (1800 г), люцерны (820 г), пшеницы (1328 г), гороха (1 кг), ягод облепихи (900 г), семена фасоли, кукурузы, подсолнечника, веточки солодки и др. корма. В Туркмении, где тамарисковая песчанка заселяет главным образом долину Аму-Дарьи, она поедает много семян (82% в желудках с октября по март), а весной и летом, в начале осени зелёные части растений встречаются в 82.1% желудков (зимой – в 61.9%), семена – в 49.3%, насекомые – в 6% желудков (Марочкина, 2005). В Казахстане тамарисковая песчанка не делает запасов или они редки. В Волго-Уральских песках (по Павлову, 1959б) зелень составляет в желудках 85.3–79.5% весной, летом и осенью. 71.9% – зимой, семена – 60–65.7 летом и весной, 51.6% осенью и 74.2% – зимой. Беспозвоночные составляют 21.5% весной, по 4–5% летом и зимой. В Киргизии летом питается в основном зеленью, зимой – семенами. Встречаемость в желудках семян составляет 11.4% (в основном в январе и декабре – 75–87.5%, а в мае и августе семян нет), зелень в 80.6% (в июле и августе – во всех желудках). Животный корм встречен в 9% желудков, гл. обр. насекомые (всё тёплое время года, с максимумом в сентябре – до 19.8%), Янушевич с соавт., 1972.

Первые беременные самки в Киргизии появляются со 2-й декады марта, последние отмечены в конце октября, изредка бывают и в ноябре. Размножение длится 8 месяцев, максимум приходится на май – август. Здесь наблюдается два пика – в мае и августе, когда в мае размножается 62% самок, и 42% соответственно – в августе. Такая двувершинность в сезонном ходе размножения отмечена также А. Н. Павловым (1959в) для Северо-Западного Прикаспия. Размер выводка в Киргизии равен 5.5, от 3 до 8. Из сеголеток около четверти участвует в размножении в тот же год, выводок у них меньше, чем у зимовавших (4.4). Среди зимовавших самок в размножении участвует в среднем 68%. Период кормления длится 40–45 суток. Самостоятельность молодые приобретают с двухмесячного возраста. Сеголетки начинают размножаться с июля, в отдельные месяцы (июль) процент размножающихся сеголеток достигает 55%. В разные годы размножение прекращается в разные сроки. (Янушевич с соавт., 1972). В Туркмении средний выводок составляет 4.2–5.1 эмбриона на одну беременную самку, в размножении участвует в период массового размножения 25% самок (Марочкина, 2005). В центре Волго-Уральских песков, по данным Ю. М. Ралля (1941), размер выводка у тамарисковой песчанки составлял в 30-х гг. XX в. 4.56 ± 0.11 ($n=102$). Тамарисковая песчанка живёт в верхней дельте Волги до 5 лет (Тропин, 1965), в Туркмении – до 2 лет (Марочкина, 2005)..

Данные по биологии вида рассматриваются также при описании видов (часть 1) и в разделе «Гильдии»

1.3.1.1.2. Полуденная песчанка

Полуденные песчанки преимущественно семеноядны. В оптимуме ареала, в Туркмении, список их кормов насчитывает 67 видов растений (Нургельдыев, 1960). Лазают по веткам кустарников, собирает запасы. В Волго-Уральских песках зелень в желудках

полуденных песчанок встречается весной и летом в 71–82.98% случаев, осенью – в 47%, зимой – в 59.1%. Семена соответственно, отмечены в 88.4–77.1%, 96.6 и 89.4% желудков, беспозвоночные – в 17.3% весной, 8.6% –летом и в 1% – осенью (Павлов, 1959б). На юго-западе Волго-Уральских песков В. Л. Скиртачёв (1979) во второй половине XX в. наблюдал густые заросли солянок на месте ранее в изобилии росшего там же кумарчика. После войны кумарчик был практически уничтожен населением, заготовлявшим семена кумарчика для выпечки хлеба. Иссущение климата довершило процесс вытеснения кумарчика из числа массовых видов растений, его заменили солянки. Из них солянка русская *Salsola ruthenica* Ljlin – колючая, с богатыми питательными веществами семенами и густая *S. nitraria* – два из пяти излюбленных видов корма полуденной песчанки (Ралль, 1937б; 1940а). И. И. Худяков и В. Г. Попов (1964) указывали, что урожаи солянок зависят от количества летних осадков. Полуденные песчанки придерживаются зарослей солянок и лучше размножаются в годы, благоприятные для этих растений. Русская солянка не только доставляет песчанке питательный и обильный корм, но и служит надёжной защитой от хищников, поскольку образует густые непроходимые колючие заросли. Так, в 1973/1974 гг., когда был максимальный урожай солянки – 335 кг/га, было отмечено зимнее размножение и пик численности полуденной песчанки. У тамарисковой песчанки набор кормовых растений богаче, отчего они не столь чётко зависят от урожая солянок. Кроме того, в силу одиночного образа жизни тамарисковые песчанки не собираются зимой вместе в одной норе, как более социальные полуденные песчанки и поэтому чаще гибнут от промерзания почвы в суровые зимы, тогда как полуденные песчанки зимой чаще размножаются, чем тамарисковые. Даже эффект истребительных работ, как замечают авторы, бывает ниже в местах с обширными зарослями солянок. Поскольку в годы урожаяв солянок происходит обеднение почв, высокие урожаи не бывают ежегодными.

На юго-западе Волго-Уральских песков в 1969–1979 гг. (Дробинский с соавт., 1980) пики численности наблюдали в 1970, 1974 и в 1978 гг. Численность полуденных песчанок осенью составляла в эти годы 1–9, а плотность, по последним данным А. Н. Матросова с соавт. (2005) – 1–11.9 экз./га. Пики возникали синхронно с таковыми у тамарисковой песчанки и домово́й мыши, обитающих в тех же местах. Перед годами пиков авторы наблюдали повышенное количество осадков летом, высокий урожай растительности, главным образом солянок. Здесь обитание полуденных песчанок в густых зарослях солянок удлиняет сезон размножения до ноября – декабря. В этих условиях возможен прирост численности полуденных песчанок за зиму – от осени к весне. Так, весной 1974 г. максимальная численность зверьков составляла 66 экз./га, что редко встречается в пустынных ландшафтах.

По данным Р. Д. Кашкарова с соавт. (1999) в Центральных и южных Кызыл-Кумах в настоящее время обитает 33–34 млн полуденных песчанок. Наиболее часто встречающийся вариант численности – около 6 экз./га.

На северо-востоке Центральных Кара-Кумов (Кашкаров, Урманов, 1990) полуденная песчанка – вид-субдоминант, а большая песчанка – доминант. Кривые многолетней динамики численности этих видов находятся в противофазе. За 28 лет (1960–1988 гг.) в барханных песках было выявлено 3 пика численности полуденных песчанок (1969–1970, 1979–1980 и 1987–1988 гг.), периодичность 8 лет. Две депрессии за эти годы пришлось на 1964, 1976–1977 гг. Стации переживания полуденных песчанок занимают 10% песков. При высокой плотности происходит угнетение размножения.

В Армении (Гамбарян с соавт., 1960) полуденную песчанку встречал и на небольшом островке песков в Нахичеванской области, где она обитает вместе с *Meriones tristrami* и серым хомячком. Авторы отмечают способность полуденной песчанки двигаться на задних ногах, совершая прыжки длиной 65–79 см. Размер выводка невелик (4.75). В Заунгузском Ала-Тау численность полуденной песчанки меняется от 0 до 56 экз./га за 7 лет наблюдений (1979–1986 гг., Верёвкин с соавт., 1990). Вне периода размножения индивидуальный участок полуденной песчанки занимает площадь в 600–800 кв. м, весной у самок он доходит до 20 тыс. кв. м при плотности самок 3–8 на га. При выкармливании молодых

площадь охраняемого индивидуального участка составляет 1–2 тыс кв. м, у самцов зимой 800–1000 кв. м, при размножении – больше. Осенью зверьки становятся более социальными, участки самок перестают охраняться.

По данным Н. Я. Мокроусова и М. Г. Яковлева (1967), в Северо-Западном Прикаспии размножение растянуто (февраль – сентябрь), в Волго-Уральских песках проходит в более сжатые сроки (март – сентябрь). В годы с тёплой весной размножение там начинается в марте и при тёплой осени может длиться до ноября. На востоке Предкавказья размножение идёт круглогодично (Бакеев, 1956, цит. по: Мокроусов, Яковлев, 1967); в северных Кызыл-Кумах размножение длится с апреля по сентябрь, в благоприятных условиях до октября. Южнее размножение начинается раньше, но образуются перерывы на жаркий период в июле – августе. В жаркие годы размножение на юге ареала может быть минимальным. На Ергенях и в районе Чёрных земель размножение полуденных песчанок идёт довольно вяло, а смертность повышена по сравнению с Волго-Уральскими песками (Павлов с соавт., 1957). Размер выводка составляет в центре Западных Кызыл-Кумов 5.57 ± 0.14 ($n=100$, по П. И. Камневу с соавт., 1959), в Туркмении 4.6–6.4 (Маринина 2005).

Экологические предпочтения. Полуденные песчанки более теплолюбивы, более чувствительны к охлаждению, чем тамарисковые. Они также более чувствительны к дефициту влаги в пище. Предпочитаемая температура, измеренная в Новом Уштагане в 1956 г., составила в январе для тамарисковой песчанки 32° , для полуденной – $38.9\text{--}37.1^\circ$, в апреле – соответственно $32.2\text{--}30.4^\circ$ и $35.7\text{--}33.9^\circ$ (Мокриевич, 1962).

Динамика численности, её факторы и видовые особенности в Западно-Казахстанской области. Вследствие более мелких размеров полуденная песчанка по сравнению с тамарисковой имеет большую теплоотдачу, тратит больше энергии на теплопродукцию. Второй вид, как уже отмечалось, более чувствителен к дефициту влажности (Мокриевич, 1957, 1962); после гололёда и суровых зим снижается интенсивность размножения (Тропин, 1963) и численность песчанок (Павлов, 1961). Н. М. Семёнов с соавт. (1968), наблюдая многолетние колебания численности грызунов на трёх участках Волго-Уральских песков, отмечали, что численность и доля полуденных песчанок среди малых песчанок уменьшаются после лет с аномально суровыми зимними условиями. Так, после исключительно холодной и затяжной зимы 1941/1942 гг. с морозами и обильными снегопадами в феврале-марте на юго-западе песков (Астраханская обл.) численность полуденной песчанки упала от 37–40 до 20–25 экз./га, а её доля в населении песчанок – от 60–75% до 10%. На северном участке песков в Западно-Казахстанской области после суровой зимы 1951/52 гг. доля этого вида в группе малых песчанок упала от 50–55 до 4%, а численность обоих видов снизилась до минимума. Для юго-востока Волго-Уральских песков М. А. Дубянский и Т. Т. Тлегунов (1977) показали, что численность полуденной песчанки зависит от количества осадков в период с октября предыдущего до мая текущего года ($r_{sp} = 0.53\text{--}0.54$) и от температуры воздуха за апрель – май текущего года ($r_{sp} = 0.42$). Также эти авторы показали, что повторяемость юго-восточных ветров в предыдущем году – неблагоприятный для полуденной песчанки фактор, снижающий их численность ($r_{sp} = -0.80$). Для тамарисковой песчанки те же авторы отмечали отрицательное воздействие на численность большого числа дней с морозами ($r_{sp} = -0.68$) и дней без оттепели ($r_{sp} = -0.56$). Для обоих видов благоприятно значительное количество осадков с октября по март перед весенним учётом ($r_{sp} = 0.60$) и неблагоприятна высокая скорость юго-восточного ветра ($r_{sp} = -0.51$), который авторы рассматривают как фактор засушливости погоды. А. Н. Павлов (1977) подтвердил для Гурьевской области благоприятность влажной погоды для численности малых песчанок.

Н. И. Тропин и А. Б. Мосалёв (1987) для Волго-Уральских песков на севере Гурьевской и юге Западно-Казахстанской областей Казахстана также отмечают значительное воздействие суровой зимы (гололёды, морозы) на численность малых песчанок, причём особенно чувствительны к колебаниям температуры среды оказались полуденные песчанки. В Северо-Западном Прикаспии по наблюдениям за 38 лет пики численности обоих видов приходились на 1973–1976 гг. (Василенко, 1987), Заметим также, что это – годы минимального

уровня вод Каспия и пика замедления скорости вращения Земли (см. раздел о климате). В более удалённых от Каспия районах (Чёрные Земли) максимумы численности доминирующего вида песчанок – полуденной песчанки – отмечались раньше – в 1967–1971 гг. Автор отмечает, что в 70–80х гг. в Калмыкии возрастали температуры воздуха и уменьшалось количество осадков. Это, как и перевыпас овец, привело к росту площади разбитых песков и опустыниванию территории, вследствие чего поселения малого суслика стали вымирать, а малые песчанки – распространяться всё шире.

А. С. Бурделов с соавт. (1992) по обобщённым данным Астраханской, Гурьевской и Уральской ПЧС за 1974–1987 гг. сообщает, что рост аридности климата, который наблюдался на юго-востоке Волго-Уральских песков, неблагоприятен для тамарисковой песчанки, вследствие чего смертность зверька в этой части ареала возрастает. В. В. Стахеев (2011), наблюдавший за колебаниями численности полуденных и тамарисковых песчанок в Северо-Западном Прикаспии последние 35 лет (1972–2006), отмечает положительный тренд численности тамарисковой и отрицательный – полуденной песчанки как весной, так и осенью. Особенно чётко это заметно для весенней численности. Автор связывает эти процессы с антропогенными изменениями биотопов, а также с ростом повторяемости дней с западным типом атмосферной циркуляции (Матишов с соавт., 2006), как было отмечено для Европейской России. Автор показал для тамарисковой песчанки наличие достоверной положительной корреляции численности за оба сезона с числом дней с западным типом атмосферной циркуляции ($R = 0.73-0.53$) а также связь годовых колебаний численности с продолжительностью годового периода с западным типом атмосферной циркуляции ($R=0.63-0.46$). Это говорит о том, что рост увеличения увлажнения (что сопровождается рост периодов с западным типом атмосферной циркуляции) благоприятен в районе работ для тамарисковых и неблагоприятен – для полуденных песчанок.

За 30 лет (1950–1980) наблюдений за численностью полуденной песчанки на севере Туркмении, в Западных и Центральных Каракумах (Попов с соавт., 1985) удалось выявить 6 циклов протяжённостью в 3–4 года. 1953 год – год общего подъёма численности ряда видов песчанок и полуденной – почти по всему ареалу. Здесь подъёмы численности бывают после влажных лет и подъёмов урожаев семян кормовых растений (Маринина, 2005).

Располагая имеющимися литературными данными о факторах динамики численности малых песчанок, мы провели их исследование по архивным материалам Уральской ПЧС.

1.3.1.2. Численность малых песчанок на территории работ

Обитающие в песках и на прилежащих территориях малые песчанки во многом сходны по своей экологии. Показатели их численности в различных частях области показаны в табл. 135.

Из табл. 135 видно, что тамарисковая песчанка встречается на территории работ почти в 4 раза чаще, чем полуденная. Многолетняя среднегодовая плотность видов в местах обитания составляет для тамарисковой песчанки 6.0, а полуденной песчанки – 1.5 экз./га. Обратившись к табл. 78 (ч.1) можем заключить, что максимальная численность тамарисковой песчанки осенью и в среднем за год отмечена в «калмыковской» правобережной пойме р. Урал (среднегодовая численность 6.29 экз./га), немного ниже – на левобережной пойме р. Урал и в окрестностях стац. Новая Казанка (5.99–5.36), ещё ниже – на стационарах Кзыл-Капкан, Урда, Кара-Тюбе (Зауральный полупустынный ЛЭР) – от 4.0 до 4.57 экз./га, в остальных участках – ещё меньше. Минимальная численность выявлена в Южном песчаном райлоне, в центре Волго-Уральских песков (3.13).

Полуденная песчанка, напротив, чаще всего встречается именно в Южном песчаном районе (3.57), более чем вдвое реже – на территории стационаров Кзыл – Капкан, Новая Казанка и в Зауральном пустынном ЛЭР (1.4–1.5), реже – на стационаре Байгазы и в Зауральном степном ЛЭР (1.25–1.28), заметно меньше – в песках Бийрюк (0.703) и меньше всего – на стационаре Урда.

Таблица 135. Численность малых песчанок в Западно-Казахстанской области (обобщённые данные). N - нормальное распределение, А - с асимметрией, Е - с эвессом, В - весна, О - осень

Участок	годы	сезон	тамарисковая				полуденная			
			п	М±т	CV	Тип распределения	п	М±т	CV	Тип распределения
Междуречье Волга – Урал	1938–2002	В	314	3.035±0.099	100.79	А, Е	240	0.968±0.070	119.89	N
		О	310	6.927±0.155	105.63	N	233	2.251±0.147	223.35	N
Зауралье	1940–2007	В	56	2.457±0.202	61.47	А	34	0.903±0.236	152.21	А
		О	63	5.392±0.489	71.93	А, Е	39	1.359±0.243	111.85	А
По области в целом	1938–2007	В	370	2.948±0.089	36.88	А, Е	274	0.960±0.068	131.78	А, Е
		О	373	6.668±0.153	130.52	А	272	2.122±0.130	218.81	А
		За год	743	5.999±0.089	97.40	N	546	1.539±0.073	190.11	N

1.3.1.2.1. Ход многолетних кривых динамики численности

Динамика численности песчанок по годам на Южном песчаном стационаре представлена на рис. 149. На всех стационарах ход изменения численности полуденной песчанки сходен, поэтому на рис. 150 показано только три стационара. Динамика численности

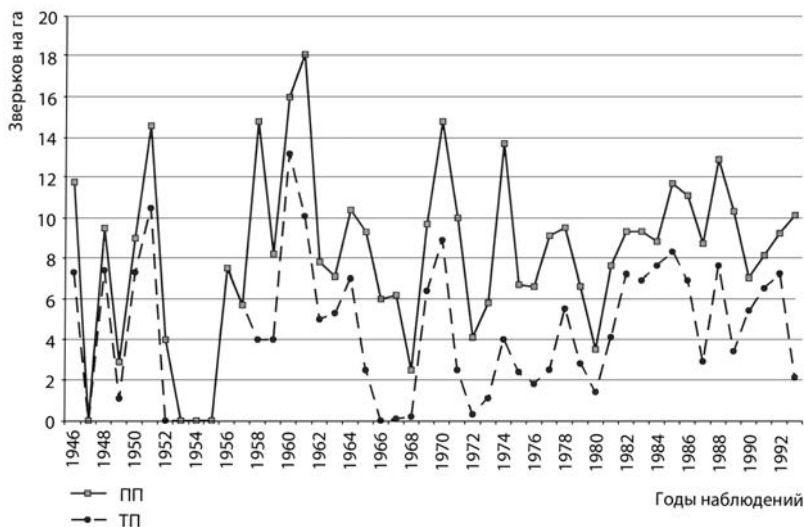


Рис. 149. Численность песчанок в Южном песчаном стационаре в 1946–1993 гг. ТП– тамарисковые, ПП – полуденные песчанки

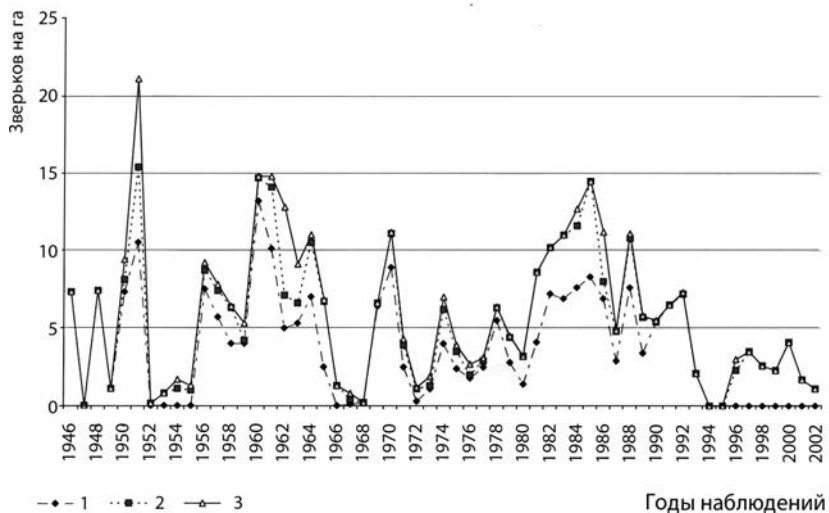


Рис. 150. Динамика численности полуденных песчанок на трёх стационарах. 1 – Новая Казанка, 2 – Урда; 3 – Новый Уштаган, Айбас.

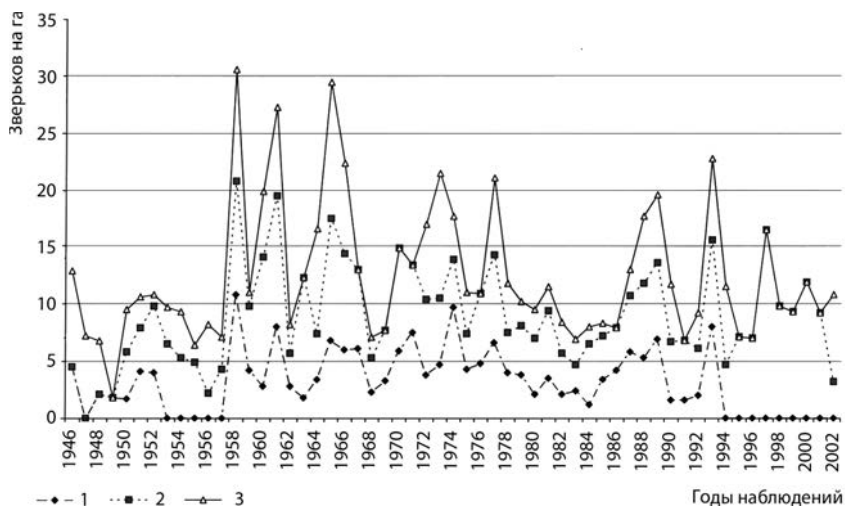


Рис. 151. То же для тамарисковых песчанок на трёх стационарах в Волго-Уральских песках: 1 – Восточная окраина Волго-Уральских песков (ст. Байгазы); 2 – центр песков (стац. Новый Уштаган, Айбас); 3 – северо-восток песков (стац. Кзыл-Капкан)

тамарисковой песчанки показана на рис. 151 и 152. Численность этих зверьков в пойме р. Урал наиболее высока и своеобразна по ходу кривых многолетней динамики; на севере и северо-восточных окраинах Волго-Уральских песков численность ниже и более сходна по форме кривых.

В центре и на северо-востоке песков лучше заметны крупные волны динамики численности тамарисковой песчанки: 1949–1952, 1956–1968, 1969–1980, 1982–1992 гг. Короткие волны численности видны на всех стационарах: так, на Южном песчаном стационаре выявляется 11 циклов численности (1946–1949, 1950–1954, 1956–1959, 1959–1962, 1962–1968 гг. и т. д., см. рис. 148). Средняя протяжённость цикла составляет на стацио-

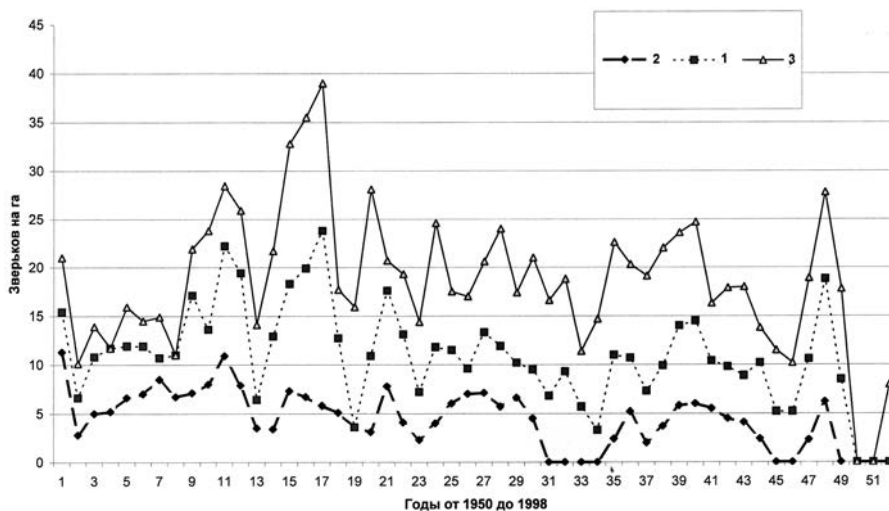


Рис. 152. То же на севере Волго-Уральских песков (стац. Новая Казанка) – 1, на северо-западе песков (стац. Урда) – 2 и в пойме р. Урал – 3

наре Кзыл-Капкан 4.6 лет. В пойме р. Урал крупные подъёмы численности не столь ярко выражены; крупный цикл охватывает с 1947 г. по 1991 г., пик его приходится на 1962 г. На Южном песчаном стационаре этот крупный цикл занимает меньший отрезок времени – с 1949 по 1981 гг., а с 1982 гг. начинается новый цикл. В малоблагоприятном участке на северо-восточной окраине Волго-Уральских песков (ст. Байгазы) средняя длина «малого» цикла составляет 4.4 года (рис. 150–151).

Рассматривая ход кривых, видим прежде всего, что они в большой мере синхронны как по годам пиков и спадов на различных стационарах, так и у обоих видов.

1.3.1.2.2. Тренды численности малых песчанок

Результаты расчётов трендов численности песчанок Волго-Уральского междуречья по 7 стационарам для тамарисковой и 5 – для полуденной песчанок, проведённые непараметрическими методами, показаны в табл. 136. Из неё видно, что весенняя численность имеет положительные тренды для обоих видов, но не на многих стационарах – Кзыл-Капкан для тамарисковой, Кзыл-Капкан и Байгазы – для полуденной. Осенью отмечено два достоверных тренда численности – для тамарисковой песчанки (из них один – в Урде – отрицательный, а другой – на правобережной пойме р. Урал – положительный) и для полуденной песчанки (один тренд – положительный) на стац. Байгазы.

Таким образом, в данном случае тренды численности имеют место реже, чем стационарное состояние, когда численность остаётся стабильной.

1.3.1.2.3. Факторы динамики численности малых песчанок

1.3.1.2.3.1. Зависимость численности малых песчанок от предшествующего уровня

Для оценки воздействия предшествующей численности песчанок на последующую были проведены расчёты в трёх точках ареала для каждого вида – в оптимуме, в точке со средними условиями и в пессимуме для данного региона. Для тамарисковой песчанки это: оптимум – правобережная пойма р. Урал; средние условия – стац. Кзыл-Капкан; пессимум – правобережная пойма р. Урал.

Таблица 136. Тренды численности малых песчанок в Западно-Казахстанской области (непараметрические методы). Приведены только достоверные коэффициенты связи

Вид	Место	Годы	Сезон	n	По Спирменуг	
ТП	Пойма р. Урал правый берег	1950–2001	В	49	-	
			О	49	0.298	
	Кзыл-Капкан	1970–1999	В	22	-394	
			О	24	-0.416	
	Новая Казанка	1938–2002	В	64	-	
			О	64	-	
	Урда	1938–2002	В	48	-0.438	
			О	46	-	
	Южный песчаный р-н	1945–1993	В	44	-	
			О	44	-	
	Байгазы	1950–1998	В	39	-	
			О		-	
	ПП	Байгазы	1950–1998	В	33	0.637
				О	38	0.631
Кзыл-Капкан		1970–1999	В	22	0.407	
			О	24	0.546	
Урда		1938–2002	В	48	- 0.438	
			О	46	-	
Новая Казанка		1938–2002	В	64	-	
			О	64	- 0.57	
Южный песчаный р-н		1945–1993	В	44	-	
			О	44	-	

ТП – тамарисковая песчанка, ПП – полуденная песчанка.

симум – стац. Урда. Для полуденной песчанки: оптимум – Южный песчаный р-н; средние условия – стац. Кзыл-Капкан; пессимум – стац. Урда. Результаты представлены в табл. 137, 138.

Таблица 137. Тренды численности тамарисковых песчанок в Западно-Казахстанской области (1951–1998). Параметрические методы. Достоверные связи с $p < 0.05$



Место	Сезон	n	Уравнение	R	F	Форма связи
Пойма р. Урал левый берег	В	23	$y = 5.546574 - 0.061453x$	0.522	7.85	
Урда	О	41	$y = 7.053078 + 0.06854x$	0.332	9.092	





Таблица 138. Зависимость уровня осенней численности малых песчанок от такового весной того же года. Непараметрические методы

Вид	Место	Уровень оптимальности	По Спирмену	
			г	Р
ТП	Пойма р. Урал	Оптимум	0.0499	н
	Стац. Кзыл-Капкан	Средний	0.006	н
	Стац. Южный песчаный	Пессимум	0.085	н
ПП	Стац. Южный песчаный	Оптимум	0.149	н
	Стац. Кзыл-Капкан	Средний	-0.105	н
	Стац. Урда	Пессимум	0.235	н

Таблица 139. Зависимость уровня весенней численности малых песчанок от такового осенью предыдущего года. Непараметрические методы

Вид	Место	Уровень оптимальности	По Спирмену	
			г	Р
ТП	Пойма р. Урал	Оптимум	0.367	<0.05
	Стац. Кзыл-Капкан	Средний	0.526	<0.05
	Стац. Южный песчаный	Пессимум	0.041	н
ПП	Стац. Южный песчаный	Оптимум	0.068	н
	Стац. Кзыл-Капкан	Средний	+0.695	<0.05
	Стац. Урда	пессимум	+0.577	<0.05

Таблица 140. Зависимость численности малых песчанок от предшествующего уровня. Параметрические методы (1958–1998)

Фактор, x	Функция, y	Место	Уравнение	R	F	P	Форма связи
Весенняя численность	Осенняя численность	Кзыл-Капкан	$y=1.282+0.2488x$	0.241	11.42	0	
Численность предшеств. осенью	Весенняя численность	Там же	$y=1.365+0.2503x$	0.252	5.39	0.0001	
Весенняя численность	Осенняя численность	Урда	$y=11.92-24.72x+25.97x^2-11.02x^3+2.035x^4-0.1342x^5$	0.627	5.04	0.0068	
Численность предшеств. осенью	Весенняя численность	Там же	$y=1.093+0.3116x$	0.182	3.77	0.0018	

Из этих таблиц видно, что весенняя численность песчанок не влияет на таковую осенью того же года, а осенняя численность влияет на численность весной следующего года. В случаях, когда воздействие достоверно, оно всегда положительно.

Численность более многочисленного вида не влияет на таковую полуденной песчанки, что говорит об удачном разделении экологических ниш и отсутствии конкуренции между видами.

Результаты расчётов параметрическими методами, проведённые в случае нормальных распределений, приведены в табл. 140.

1.3.1.2.3.2. Внешние факторы, влияющие на динамику численности тamarисковой песчанки

1.3.1.2.3.2.1. Стационар «Правобережная пойма р. Урал»

1.3.1.2.3.2.1.1. Факторы ближайших лет

Ввиду того, что некоторые ряды отклоняются от нормального распределения, мы во всех случаях приводим все достоверные показатели, полученные с помощью непараметрических методов; это позволяет сравнивать отдельные стационары. Для нормальных распределений приводятся также данные по регрессионному анализу (параметрические методы), поскольку эти методы позволяют более полно охарактеризовать зависимость.

Результаты анализа воздействия факторов на численность тamarисковой песчанки на данном стационаре показаны для непараметрических методов в табл. 139, а параметрических – в табл. 140 и 141. Количество факторов здесь невелико – два для весенней и 6 – для осенней численности. Все температуры, за исключением температур июня в год учёта, действуют положительно, т. е. во все периоды, кроме июня, вид испытывает здесь дефицит тепла. Осадки же, напротив, более благоприятны в меньшем количестве во все периоды года, за исключением апреля для весенней численности. Таким образом, можно считать статистически достоверным то, что, вид в пойме р. Урал испытывает дефицит тепла и избыток осадков.

Таблица 141. Факторы, влияющие на численность тamarисковой песчанки на правобережной пойме р. Урал (непараметрические методы)

сезон	Фактор	По Кендаллу		По Спирмену		Степеней свободы
		г	Р	г	Р	V
Весна	Факторы предыдущего года					
	Осадки августа	-0.096	0.0343	-0.309	0.0223	43
	Факторы года учёта					
	Осадки апреля	0.127 0.0074		0.35	0.0101	44
Осень	Факторы предыдущего года					
	Температура марта	0.098	0.0306	0.288	0.0291	44
	Температура сентября	0.110	0.0177	0.341	0.012	44
	Среднегодовая температура	0.143	0.0062	0.449	0.0029	37
	Осадки сентября	-0.107	0.0211	-0.312	0.0209	43
	Факторы года учёта					
	Температура июня	-0.106	0.0199	-0.315	0.0176	45
Осадки сентября	-0.114	0.0163	-0.306	0.0247	42	

Таблица 142. Факторы, влияющие на весеннюю численность тамарисковой песчанки (y) на правобережной пойме р. Урал (параметрические методы)



























Фактор	Уравнения регрессии				
	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Факторы предыдущего года					
Температура февраля	$y = 3.555 - 8.427/x$		0.092	3.95	0.0005
Температура апреля	$y = e^{0.6399} x^{0.3498}$		0.096	4.25	0.0002
Температура мая	$y = e^{-0.34777+0.191x-0.006003x^2} \cdot 0.0060030.006003x^2$		0.197	4.90	0.0123
Температура июня	$y = e^{0.6445} x^{0.2498}$		0.079	3.42	0.0018
Температура июля	$y = e^{-0.0254} x^{0.4528}$		0.186	9.14	0
Температура августа	$y = e^{-0.01922} x^{0.4638}$		0.185	9.08	0
Температура сентября	$y = 887.1 - 233.6x + 22.69x^2 - 0.9598x^3 + 0.011493x^4$		0.247	3.04	0.0286
Температура ноября	$y = e^{1.446+0.006201x}$		0.098	4.25	0.0002
Температура декабря	$y = e^{1.116-1.58/x}$		0.093	3.91	0.0006
Среднегодовая температура	$y = e^{0.00422} x^{0.7214}$		0.210	8.26	0
Осадки апреля	$y = 1/(0.2344 + 0.25/x)$		0.233	12.12	0
Осадки мая	$y = 3.577 + 0.2794x - 0.01903x^2 + 0.0003333x^3$		0.348	7.13	0.0008
Осадки июня	$y = 4.976 - 0.03145x$		0.069	3.02	0.0045
Осадки августа	$y = 1/(0.2536 + 0.25/x)$		0.232	11.79	0
Осадки сентября	$y = e^{1.034} x^{0.1414}$		0.082	3.29	0.0025
Осадки ноября	$y = 1/(29970 - 332900x)$		0.068	2.94	0.0055
Осадки декабря	$y = e^{1.297+0.8353/x}$		0.053	2.31	0.0247
Годовая сумма осадков	$y = e^{0.1594} x^{0.2436}$		0.166	6.57	0
Уровень Каспия	$y = e^{0.000379+0.4747x-0.01509x^2}$		0.237	4,65	0.017
ГМА	$y = e^{0.4892} x^{0.3371}$		0.095	3.59	0.0013
Факторы года учёта					
Температура января	$y = e^{1.141-2.619/x}$		0.054	2.35	0.0222
Температура февраля	$y = e^{0.4955-0.2085x-0.009871x^2}$		0.254	6.99	0.0027
Температура марта	$y = 5,12 + 0.1389x$		0.073	3.13	0.0035
Температура апреля	$y = e^{0.1853+0.2538x-0.011195x^2}$		0.198	5.19	0.0097

Таблица 143. Факторы, влияющие на осеннюю численность тамарисковой песчанки (y) на правобережной пойме р. Урал (параметрические методы)

Фактор, x	Уравнения регрессии				
	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Факторы предыдущего года					
Температура марта	$y = 9.735 + 0.2535x$		0.075	3.24	0.0027
Температура мая	$y = 0.47 + 0.456x$		0.063	2.75	0.0085
Температура июля	$y = 0.5482x - 5.212$		0.066	2.89	0.0062
Температура сентября	$y = 0.6211 + 0.5006x$		0.071	3.06	0.0045
Температура октября	$y = 1/(15.98x - 84.83)$		0.053	2.17	0.034
Температура ноября	$y = 8.892 + 0.3823x$		0.077	3.34	0.0021
Среднегодовая температура	$y = 1.518x - 1.986$		0.177	7.11	0
Осадки апреля	$y = 7.844 + 0.0000004281/x$		0.102	4.67	0.0001
Осадки мая	$y = 8.891 - 0.035x$		0.044	2.03	0.0462
Осадки июня	$y = e^{1.117x - 0.293}$		0.075	3.41	0.0017
Осадки сентября	$y = 9.836 - 0.1096x$		0.096	4.14	0.0003
Осадки октября	$y = -8.974 - 0.02545x$		0.050	2.06	0.0431
Осадки ноября	$y = 8.812 - 3.828x$		0.067	2.94	0.0054
Годовая сумма осадков	$y = 2.079 + 0.9752x$		0.093	3.18	0.0036
Годовая сумма осадков в позапрошлом году	$y = 5.329 + 0.01673x$		0.057	2,07	0.0434
Факторы года учёта					
Температура мая	$y = e^{-36.76 + 4.593x - 0.1347x^2}$		0.261	7.43	0.002
Осадки апреля	$y = 1/(0.1501 + 0.000025/x)$		0.233	12.45	0
Осадки мая	$y = 1/(0.1472 + 0.000025/x)$		0.233	12.78	0
Осадки сентября	$y = 9.172 - 0.3295x + 0.0129x^2 - 0.00004022x^3$		0.197	3.02	0.041
Высота паводка (1950–1970)	$y = e^{0.2032x - 0.27}$		0.279	6.19	0

Из факторов, влияющих на осеннюю численность тамарисковой песчанки в пойме, имеет значение дефицит тепла в предшествующем году (6 из 7 факторов температуры связаны с численностью положительно), из факторов осадков предыдущего года часть (за 4 месяца

ца) связаны с осенней численностью отрицательно (это осадки мая, и сентября – ноября), а за апрель и июнь – положительно, также как в целом за год, предшествующий учёту и за год, позапрошлый по отношению к году учёта. В год учёта благоприятны прохладный май, богатая осадками весна (апрель – май) и осень (сентябрь), а также высокий паводок р. Урал в год учёта. По данным за 1950–1970 гг., за которые мы располагаем сведениями о величине паводка, связь численности тамарисковой песчанки осенью в экз. /га (y) с уровнем весеннего паводка в районе г. Уральска в см (x) имеет вид экспоненты:

$y = e^{0.2032x - 0.27}$; R = 0.279, F = 6.186, p = 0. Из уравнения следует, что чем выше паводок, тем интенсивнее будет нарастать численность зверьков к осени.

Из факторов года учёта благоприятны тёплые условия всех четырёх месяцев года, предшествующих учёту.

Из табл. 142 видно, что для уровня весенней численности температурные условия за 8 месяцев предыдущего года и за год в целом благоприятны повышенные (связь положительная), и только за один месяц – более низкие (связь отрицательная). Воздействие осадков оказалось различным. Так, в апреле-мае предыдущего года благоприятны обильные осадки (по-видимому, это благоприятствует развитию кормовых растений песчанок), в июне – сниженные (в совокупности с дефицитом тепла, возможно, более сухие и тёплые условия в пойме р. Урал способствуют дальнейшему развитию травостоя); повышенные осадки в августе – сентябре предыдущего года благоприятны для численности песчанок весной следующего года; возможно, они также способствуют сохранению кормовой базы и хорошей наживровке популяции песчанок, уходящей на зимовку. В целом предшествующий год благоприятен, если он более обилен осадками, с высоким уровнем ГМА и минимальным уровнем вод Каспия.

Таким образом, в отличие от других стационаров, в пойме р. Урал песчанки испытывают дефицит не только тепла, но, как и в других местах, нередко и влаги, хотя и не во все месяцы года.

Для осенней численности тамарисковой песчанки также благоприятны тёплые условия предыдущего года, как и в мае текущего года. В марте намечается перелом хода кривой зависимости осенней численности от хода температур: в холодные вёсны рост температур благоприятен для роста численности, а в более тёплые дальнейший рост температур становится неблагоприятным. В целом для численности песчанок благоприятен тёплый и влажный предыдущий год, хотя в разные месяцы воздействия могут быть разными: в апреле благоприятна сырая погода, а с июня по сентябрь – сухая. Для осенней численности песчанок благоприятна также максимальная среднегодовая сумма осадков в году, позапрошлом по отношению к году учёта. В год учёта для роста осенней численности песчанок благоприятны прохладный май, влажная весна, (апрель – май) и сентябрь, а также высокий паводок на р. Урал. Благоприятность этих погодных условий для песчанок связана, скорее всего, с благоприятностью их для развития кормовых растений.

1.3.1.2.3.2.1.2. Ретроспективные факторы

Численность популяции, длительное время проживающей на одном месте, сильно зависит от предыдущих условий существования. Целый ряд факторов и событий в жизни популяции, происходивших ряд лет тому назад, оказывают воздействие на современное состояние популяции, влияет на её численность и другие стороны жизни. Рассмотрим некоторые из них на примере популяции тамарисковой песчанки на правобережной пойме реки Урал.

Автокорреляции численности. Воздействие численности популяции в предыдущем году настолько значительно, что мы рассматривали её в каждом конкретном случае. Оценку воздействия более ранних уровней численности популяции, с лагом в 2, 3 и более лет назад на современный уровень численности мы рассматривали с помощью пакета программ «Анализ временных рядов». Автокорреляции рассчитывали методом первых разностей после удаления трендов (табл. 144).

Таблица 144. Достоверные показатели автокорреляции численности тамарисковых песчанок в пойме р. Урал (1950–1998).

Сезон учёта	Лаг, лет	r	Критическое значение r
Весна	1	-0.5117	0.2936
	15	0.532	0.3565
	16	-0.546	0.3628
	27	-0.4739	0.4622
Осень	1	0.3832	0.284
	4	0.3627	0.2936
	29	-0.5569	0.4497
	30	-0.5186	0.4622
	31	-0.5288	0.4757
	38	0.6591	0.6208

Из таблицы видно, что воздействие предыдущих показателей численности не случайно, встречается оно довольно часто и отражает, скорее всего, циклический характер изменений численности. Авторегуляции выявляются с лагом до 38 лет (срок наблюдений). С течением времени автокорреляции не ослабевают, а иногда становятся даже более тесными. Кроме этого, на современную численность популяции могут влиять и какие-то внешние условия, имевшие место несколько лет назад. Мы провели расчёт ретроспективных корреляций численности с характеристиками погоды предыдущих лет (табл. 145)

Из табл. 145 видно, что наиболее тесные связи показатели численности обычно имеют с таковыми погоды, наблюдавшейся 20–30 лет тому назад, что, видимо, отражает характер повторяемости погод в данной местности. Интересно, что, если при непосредственном

Таблица 145. Ретроспективные корреляции численности тамарисковых песчанок в правобережной пойме р. Урал с погодными факторами ($r \geq 0.6$)

y – функция	x – фактор воздействия	Лаг, лет	r	Критическое значение r
Весенняя численность	Осадки в январе	29	0.6959	0.6533
	Осадки в феврале	22	0.6447	0.5248
	Осадки в апреле	27	0.6812	0.6533
	Осадки в мае	27	0.7301	0.6533
	Осадки в декабре	20	0.6361	0.4906
	Годовая сумма осадков	26	0.6784	0.6533
	Сумма осадков в апреле-мае	27	0.7661	0.6533
Осенняя численность	Температура апреля	24	0.6217	0.5447
	Температура сентября	25	-0.626	0.567
	Осадки в мае	20	-0.7772	0.4622
	Осадки в июле	14	-0.6422	0.3994
	Осадки в августе	27	0.6677	0.5921
	Осадки в октябре	28	-0.916	0.6208

воздействии (в год учёта или в предыдущем году) сильнее влияют температуры, то при ретроспективных воздействиях чаще и сильнее воздействуют осадки. Полученные данные подтверждают представление о сложности и многосторонности взаимодействий популяций животных с окружающей средой, на фактическом материале показывают некоторые сложные механизмы возникновения единства состояния популяции с окружающей средой.

1.3.1.2.3.2.1.3. Статистическое описание комплекса основных факторных воздействий на численность тамарисковой песчанки в пойме р. Урал

Найденные параметрические зависимости численности тамарисковой песчанки от различных факторов в пойме р. Урал были использованы для создания уравнений множественной регрессии. Эти уравнения могут быть использованы для краткосрочного (на следующий сезон или год) прогноза численности зверька. При составлении уравнений использовали материалы наблюдений за 1950–1989 гг.

1. Весенняя численность. При составлении уравнения оказалось возможным использовать 4 фактора: x_1 – сумма осадков за апрель – май, мм, лаг 27 лет; x_2 – численность тамарисковой песчанки на 1 га предыдущей осенью; x_3 – осадки декабря, мм, лаг 20 лет; x_4 – сумма осадков за год, мм, лаг 26; y – численность тамарисковых песчанок на 1 га весной. При $n=20$ уравнение имеет вид:

$$y = 2227.147 + 2.052763x_1 - 0.102505x_2^2 + 0.002334x_3^3 - 0.000016x_4^4 - 1903.22x_2x_1 + 661.9436x_2^2 - 116.766x_2^3 + 11.0997x_2^4 - 0.54226x_2^5 + 0.010692x_2^6 - 7.56004x_2x_3 + 0.184899x_3^2 - 0.003773x_3^3 + 0.000025x_3^4 - 1.06039x_4 + 0.05338x_4^2 - 0.000008x_4^3 - 0.063664x_1x_2 - 0.004817x_2x_4$$

Все коэффициенты уравнения статистически достоверны. Уравнение полностью описывает процесс при $R=1$ и остаточной дисперсии, равной 0. Предсказанные и наблюдаемые значения совпадают. Уравнение выполняется в следующем диапазоне значений факторов: x_1 – от 0 до 80 мм; x_2 – от 3.6 до 12.1 экз./га; x_3 – от 5 до 45 мм; x_4 – от 102 до 350 мм.

2. Осенняя численность. Для составления уравнения было использовано три фактора: x_1 – температура апреля, °С, лаг 25 лет; x_2 – сумма осадков за апрель – май данного года, мм; x_3 – среднегодовая температура в предыдущем году, °С; y – численность тамарисковых песчанок осенью, экз./га. При $n=13$ уравнение имеет вид:

$$y = -12683.9 + 9989.156x_1 - 3409.2x_1^2 + 599.0245x_1^3 - 57.1521x_1^4 + 2.807464x_1^5 - 0.055445x_1^6 + 0.450413x_2 - 0.000126x_2^2 - 0.000048x_2^3 + 333.7069x_3 - 40.9116x_3^2 + 1.665181x_3^3$$

Коэффициенты корреляции и детерминации равны 1, остаточная дисперсия равна 0, а реальные и расчётные значения y совпадают. Уравнение выполняется в следующем диапазоне значений факторов: x_1 – от 4.1 до 14.8 °С; x_2 – от 4 до 68 мм; x_3 – от 6.4 до 9.1 °С;

Представленные уравнения достаточно сложны для использования практическими работниками, но они дают направление для создания более простых моделей.

Итак, говоря о факторах динамики численности тамарисковой песчанки в пойме р. Урал, отметим, что для этой популяции характерен положительный тренд численности, а также только положительное воздействие исходной численности на уровень последующей; и весной, и осенью зверьков бывает больше, если выше исходная численность, после тёплых и влажных лет, в годы с высоким паводком, влажной и прохладной весной. Существенно влияют на численность колебания значений некоторых ретро-параметров погоды, в основном с лагом в 20–27 лет, в меньшей мере – параметров численности популяции с лагом до 38 лет. Достоверными являются также воздействия большего масштаба, такие как отрицательное воздействие колебаний уровня Каспийского моря и положительное – ГМА для весенней численности.

1.3.1.2.3.2.2. Стационар Кзыл-Капкан















Достоверные данные анализа связи численности с факторами, выявленные методами непараметрической статистики на этом стационаре, представлены в табл. 146, тогда как

Таблица 146. Факторы, влияющие на численность тамарисковой песчанки на стационаре Кзыл-Капкан (непараметрические методы)

Сезон	Фактор	По Кендаллу		По Спирмену		Степеней свободы V
		г	Р	г	Р	
весна	Факторы предыдущего года					
	Температура апреля	-0.119	0.0226	-0.313	0.0335	35
	Температура мая	-0.135	0.0103	-0.380	0.0114	36
	Температура октября	-0.145	0.0063	-0.408	0.007	36
	Среднегодовая температура	-0.147	0.0089	-0.400	0.012	32
	Осадки апреля	0.115	0.0258	0.37	0.0147	35
	Осадки августа	0.109	0.0324	0.356	0.0183	35
	Осадки сентября	0.117	0.026	0.323	0.0316	34
	Осадки декабря	н	-	0.305	0.0474	31
	Факторы года учёта					
Температура марта	0.157	0.0035	0.42	0.0056	36	
осень	Факторы предыдущего года					
	Осадки февраля	0.102	0.0406	0.305	0.0356	36
	Осадки июля	-0.10	0.0324	-0.307	0.0363	35
	Осадки декабря	-0.128	0.0141	-0.35	0.0184	36
	ГМА	-0.129	0.014	-0.341	0.0212	36
	Факторы года учёта					
	Температура сентября	-0.133	0.01	-0.398	0.0084	36
	Осадки июня	0.128	0.013	0.375	0.0115	37
Осадки февраля	0.0181	0.035	0.504	0.0338	14	

для параметрических методов – в табл. 147 и 148. Из этих таблиц видно, что, факторы, влияющих на осеннюю численность тамарисковой песчанки (у) на стационаре Кзыл-Капкан (параметрические методы), из факторов предшествующего года воздействуют на песчанок значительно многообразнее, чем факторы года учёта. Так, для весенней численности выявлено 8 факторов предыдущего и только один – года учёта. Из наиболее значимых отрицательно воздействуют температуры октября и года в целом для предыдущего года и положительно – температура для года учёта. На осеннюю численность тамарисковой песчанки, согласно данным расчётов непараметрическими методами, в данной точке значимо влияет 4 фактора предыдущего и два – года учёта. Наибольшее воздействие отмечено для факторов года учёта (отрицательное воздействие температур сентября и положительное – осадков июня). Таким образом, весной численность тамарисковой песчанки на стационаре Кзыл-Капкан бывает выше после лет с прохладными температурами, особенно осенью и за год в целом, но года, богатого осадками, а также в годы с тёплым мартом. Осенняя численность возрастает после года с многоснежным февралём, но малым количеством осадков летом и в декабре, с низкой ГМА, в годы с влажным летом и прохладным сентябрём.

Таблица 147. Факторы, влияющие на весеннюю численность тамарисковой песчанки (y) на стационаре Кзыл-Капкан (параметрические методы)

Фактор, x	Уравнения регрессии				
	Уравнение	Форма связи	R	F	p
Факторы предыдущего года					
Температура марта	$y = 2.252 + 0.1829x + 0.03718x^2$		0.189	3.62	0.0376
Температура апреля	$y = 3.72 - 0.1243x$		0.066	2.20	0.0337
Температура мая	$y = 6.389 - 0.213x$		0.140	5.23	0
Температура октября	$y = 4.975 - 0.4859x + 0.01797x^2$		0.191	3.782	0.0327
Среднегодовая температура	$y = 5.383 - 0.3767x$		0.089	2.73	0.0105
Осадки апреля	$y = e^{0.073}x^{0.2859}$		0.146	5.29	0
Осадки июня	$y = e^{0.2022}x^{0.2072}$		0.110	3.96	0.0006
Осадки августа	$y = 1.995 + 0.02611x$		0.112	3.90	0.0007
Осадки сентября	$y = e^{0.2018}x^{0.2298}$		0.099	3.29	0.0028
Осадки октября	$y = 1/(13.48/x - 0.3494)$		0.434	24.56	0
Осадки декабря	$y = 4.35 - 0.1721x + 0.002923x^2$		0.239	5.02	0.0125
Годовая сумма осадков	$y = e^{-5.5}x^{1.189}$		0.154	4.91	0.0001
ПСЛС (без знака)	$y = 1/(0.403 + 2.691/x)$		0.269	5.52	0.0001
Факторы года учёта					
Температура февраля	$y = e^{1.174+0.0422x}$		0.09	3.27	0.028
Температура марта	$y = 3.106 + 0.1648x$		0.232	9.69	0

1.3.1.2.3.2.3. Стационар «Новая Казанка»

Из табл. 149 и 150 видно, что в марте и октябре тамарисковые песчанки здесь испытывают значимый дефицит тепла, и только в апреле – избыток.

Связь с температурами гиперболическая, т.е. благоприятен узкий диапазон наиболее низких температур, а с дальнейшим их ростом происходит резкое падение численности. Осадки марта избыточны (связь количества мартовских осадков с численностью отрицательная), а в сентябре и за предшествующий год в целом наблюдается дефицит осадков (связь положительная: чем больше осадков, тем выше будет численность).

Таблица 148. Факторы, влияющие на осеннюю численность тамарисковой песчанки (у) на стационаре Кзыл-Капкан (параметрические методы)

Фактор, x	Уравнения регрессии				
	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Факторы предыдущего года					
Температура января	$y = 1/(0.1238 - 1.264/x)$		0.067	2.31	0.0259
Температура июля	$y = 1/(0.03315x - 0.5683)$		0.071	2.36	0.0231
Температура октября	$y = 4.975 - 0.4859x + 0.01797x^2$		0.191	6.660	0
Температура ноября	$y = 9.044 - 0.5225x$		0.112	4.05	0.0005
Температура декабря	$y = 6.855 + 2.778x + 1.194x^2 + 0.1768x^3 + 0.008262x^4$		0.430	5.652	0.0019
Осадки января	$y = e^{1.346 + 1.575/x}$		0.064	2.19	0.034
Осадки февраля	$y = e^{1.113x^{0.193}}$		0.130	4.79	0.0001
Осадки апреля	$y = e^{1.802 + 0.01759x}$ $y - e$		0.112	3.91	0.0007
Осадки июля	$y = e^{1.781x^{0.116}}$		0.064	2.12	0.04
Осадки сентября	$y = 6.424 - 0.4349x + 0.02227x^2 - 0.0002075x^3$		0.308	4.30	0.0125
Осадки ноября	$y = 6.606 - 0.05808x$		0.082	2.85	0.0076
Уровень Каспия	$y = 1/(8.547 - 0.2941x)$		0.153	5.23	0
СА	$y = 4.614 + 0.00112x$		0.103	3.65	0.0012
ГМА	$y = 1/(0.01186 + 0.0158x)$		0.100	3.55	0.0015
Факторы года учёта					
Температура января	$y = 1/(0.1006 - 1.46/x)$		0.09	3.26	0.0028
Температура мая	$y = 7559 - 1661x + 135.8x^2 - 4.892x^3 - 0.06549x^4$		0.546	9.32	0.0152
Температура сентября	$y = e^{5.581x^{1.469}}$		0.126	4.60	0.0001
Осадки июня	$y = 4.093 - 0.04018x + 0.009731x^2 - 0.0001523x^3$		0.214	2.90	0.0494
Осадки августа	$y = 4.253 + 0.05464x$		0.074	2.57	0.0142
ПСЛС (без знака)	$y = 1/(0.403 + 2.691/x)$		0.269	5.52	0.0001

Таблица 149. Факторы, влияющие на численность тамарисковой песчанки на стационаре Новая Казанка (непараметрические методы)

Сезон	Фактор	По Кендаллу		По Спирмену		Степеней свободы V
		г	р	г	р	
весна	Факторы предыдущего года					
	Температура мая	-0.102	0.0394	-0.297	0.0393	36
	Температура сентября	-0.119	0.0226	-0.292	0.0446	35
	Среднегодовая температура	-0.112	0.0359	0.36	0.0216	32
	Осадки августа	0.117	0.0241	0.356	0.0182	35
	Осадки сентября	0.109	0.0352	0.361	0.0183	34
	Осадки декабря	-0,148	0.0054	-0,42	0.0052	36
Факторы года учёта зы года учёта						
осень	Температура февраля	0.101	0.0398	0.277	0.0487	37
	Факторы предыдущего года					
	Температура сентября	-0.0998	0.0484	н	-	34
	Осадки марта	0.101	0.0469	н	-	34
	ГМА	-0.108	0.0334	-0.299	0,0406	34
	Факторы года учёта					
	Температура апреля	-0.125	0.0189	-0.357	0.0193	34
	Температура мая	-0.092	0.0443	н	-	36
Осадки марта	0.113	0.0276	0.299	0.0408	35	

1.3.1.2.3.2.4. Стационар «Байгазы»

Результаты расчёта факторных воздействий абиотических факторов на численность обоих видов печанок представлены в табл. 151. Из таблицы видно, что тамарисковые песчанки на этом стационаре испытывают избыток тепла (отрицательные связи с высокими осадками весны и в целом предыдущего года, но в год учёта тёплый март благоприятен). Отмечена также положительная связь осенней численности вида с уровнем Каспия и недостаточно определённое воздействие ГМА.

1.3.1.2.3.2.5. Стационар Урда

Факторные воздействия на численность тамарисковых песчанок этого стационара показаны в табл. 152 и 153.

Таблица 150. Факторы, влияющие на осеннюю численность тамарисковой песчанки у на стационаре Новая Казанка (параметрические методы)

Фактор, x	Уравнения регрессии				
	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Факторы предыдущего года					
Температура марта	$y = 1/(0.1656 + 0.0000000178/x)$		0.114	3.86	0.0008
Температура апреля	$y = 4.926 + 20.83/x$		0.067	2.15	0.0377
Температура октября	$y = 1/(0.07365 + 0.0143/x)$		0.108	3.76	0.001
Осадки марта	$y = 1/(0.235 - 0.002175/x)$		0.063	2.02	0.0497
Осадки сентября	$y = 1/(1.1066 + 0.7867/x)$		0.496	30.46	0
Годовая сумма осадков	$y = 1/(0.07662 + 17.06/x)$		0.077	2.17	0.0371
ГМА	$y = 57.25 - 8.085x + 0.4186x^2 - 0.007029x^3$		0.238	3.12	0.04
Факторы года учёта					
Температура марта	$y = 1/(16656 + 0.00000001792/x)$		0.115	3.91	0.0007
Температура апреля	$y = 4.955 + 20.96/x$		0.068	2.20	0.033
Осадки марта	$y = 1/(0.2064 - 0.00246/x)$		0.081	2.63	0.0128

Судя по данным непараметрической статистики (табл. 152), для весенней численности тамарисковой песчанки на стационаре Урда в предшествующем году значимо благоприятны прохладные температуры в апреле, июне и августе, влажный август, но сухой конец года (ноябрь и декабрь), а для осенней численности существенно благоприятны прохладное и влажное лето в предшествующем году.

Расчёты методами параметрической статистики (табл. 153) показывают, что для весенней численности важны также факторы года учёта – тёплые январь и апрель, а также влажное начало года (февраль, март, апрель). Для осенней численности тамарисковой песчанки благоприятны прохладные температуры лета и среднегодовая температура, а также сухой февраль, март и декабрь, низкая ГМА в предыдущем году. Из факторов года учёта существенны повышенная температура в январе, влажные февраль, апрель и март.

1.3.1.2.3.2.6. Южный песчаный стационар

Работы велись на стационаре Новый Уштаган в 1938–1966 гг. Затем стационар был переведён в близкий по природным условиям пункт Айбас. Там наблюдения вели в 1967–1973 гг.

Непараметрические корреляции. Оба ряда многолетних колебаний численности для тамарисковой песчанки (весенний и осенний) соответствуют нормальному распределе-

Таблица 151. Факторы, связанные с численностью песчанок на стационаре Байгазы (непараметрические методы). ТП – тамарисковая, ПП – полуденная песчанки.

вид	сезон	Фактор	По Кендаллу		По Спирмену	
			г	Р	г	Р
ТП	Весна	Факторы предыдущего года				
		Температура марта	- 0.124	0.029	-0.361	0.0275
		Среднегодовая температура	-0.158	0.0173	-0.466	0.013
		Осадки октября	0.120	0.0245	0.335	0.0286
		Осадки декабря	-0.096	0.0343	-0.309	0.0223
		Факторы года учёта				
		Температура марта	0.137	0.0168	0.372	0.0217
		Осадки января	-0.206	0.0003	-0.572	0.0003
	Осадки апреля	0.102	0.0471	н	-	
	Осень	Факторы предыдущего года				
		Температура марта	-0.102	0.0471	-0.316	0.0369
		Среднегодовая температура	-0.172	0.0058	-0.452	0.0094
		ГМА	0.108	0.036	-0.312	0.036
Уровень Каспия		0.171	0.0025	0.543	0.0011	
ПП	Весна	Факторы предыдущего года				
		Осадки января	н	-	0.356	0.0272
		Осадки августа	-0.111	0.040	н	-
		Осадки ноября	н	-	0.321	0.0392
		Факторы года учёта				
		Осадки января	0.142	0.041	0.403	0.0127
	Осадки апреля	0.108	0.041	0.317	0.0386	
	Осень	Факторы предыдущего года				
		Температура сентября	0.106	0.0367	0.323	0.0296
		Осадки января	0.101	0.042	0.311	0.033
Факторы года учёта						
Осадки апреля	0.109	0.031	0.313	0.0392		

нию. Для удобства сравнения с прочими распределениями рассмотрим сначала данные расчётов непараметрических корреляций. Для тамарисковой песчанки, судя по табл. 154, благоприятны годы с минимальным количеством осадков в предыдущем году (август – для весенней, январь – для осенней численности).








Для тамарисковой песчанки благоприятны максимальные осадки в сентябре предыдущего года, а в год учёта – малоснежный январь (оба периода учёта), а для осенней численности – тёплый август и многоснежный февраль.

Регрессионный анализ. По данным регрессионного анализа осенней численности тамарисковой песчанки (табл. 154, 155) можно сказать, что для неё здесь не существенны факторы года учёта. Из факторов предыдущего года благоприятны температурные факторы: холодные погоды в январе, июле и максимально тёплые – в мае и сентябре. Переломный

Таблица 152. Факторы предыдущего года, влияющие на численность тамарисковой песчанки на стационаре Урда (непараметрические методы). n –недостовверные связи






Фактор	По Кендаллу		По Спирмену		Степеней свободы N
	г	р	г	р	
Для весенней численности					
Температура апреля	-0.128	0.0276	-0.359	0.0307	28
Температура июня	-0.125	0.0259	-0.382	0.0191	30
Температура августа	n		-0.330	0.0403	29
Осадки августа	0.194	0.0012	0.569	0.0006	32
Осадки ноября	-0.144	0.0113	-0.415	0.0105	31
Осадки декабря	-0.152	0.0105	-0.438	0.0091	29
Для осенней численности					
Температура августа	-0.120	0.0361	-0.366	0.028	28
Осадки июля	n		0.319	0.046	29
Уровень Каспия	0.120	0.0245	0.361	0.0198	33

Таблица 153. Факторы, влияющие на численность тамарисковой песчанки у на стационаре Урда (параметрические методы)

Сезон	Фактор. x	Уравнения регрессии				
		Уравнение	Форма связи	R	F	P
Факторы года учёта						
Весна	Температура апреля	$y = 1/(0.1853 + 2.598/x)$		0.156	4.98	0.0001
	Осадки февраля	$y = e^{0.9358 - 0.000006854/x}$		0.079	2.50	0.0173
	Осадки апреля	$y = 1/(0.4304 + 0.398/x)$		0.097	3.12	0.0042
Факторы предыдущего года						
Весна	Температура августа	$y = 15.746 - 0.439x$		0.141	4.44	0.0002
	Температура сентября	$y = 1.442 + 67.94/x$		0.077	2.43	0.0203
	Температура ноября	$y = 5.699 - 0.3606x$		0.194	6.99	0
	Температура декабря	$y = 6.618 + 0.881x + 0.1143x^2$		0.309	6.03	0.007

Продолжение Таблицы 153.

Сезон	Фактор. x	Уравнения регрессии				
		Уравнение	Форма связи	R	F	P
	Среднегодовая температура	$y = 0.4169 + 41.35/x$		0.155	4.05	0.0008
	Осадки февраля	$y = 1/(0.1506 + 0.003698x)$		0.245	9.41	0
	Осадки марта	$y = 1/(0.179 + 0.1807/x)$		0.132	4.40	0.0002
	Осадки апреля	$y = 3.149 + 0.5914x - 0.02732x^2 + 0.0003278x^3$		0.253	3.16	0.0394
	Осадки декабря	$y = 4.983 + 10.99/x$		0.077	2.25	0.0312
	Уровень Каспия	$y = 1/(4.557 - 0.1545x)$		0.241	10.17	0
	СА	$y = 7.285 - 0.09543x + 0.0009001x^2 - 0.000001979x^3$		0.241	3.59	0.023
Факторы предыдущего года						
Осень	Температура июня	$y = 1/(0.5533 - 0.01538x)$		0.092	2.94	0.0063
	Температура января	$y = 6.892 + 0.1419x$		0.075	2.28	0.0286
	Температура апреля	$y = -8.441 + 5.169x - 0.5429x^2 + 0.01692x^3$		0.289	3.52	0.0056
	Осадки февраля	$y = 1/(0.1998 + 0.000000226/x)$		0.311	13.07	0
	Осадки марта	$y = 1/(0.271 - 0.002964x)$		0.156	5.36	0
	Осадки апреля	$y = e^{1.417x^{0.08967}}$		0.078	2.46	0.019
	Осадки апреля	$y = 3.149 + 0.5914x - 0.02732x^2 + 0.0003278x^3$		0.253	3.16	0.0394
	Осадки декабря	$y = 4.983 + 10.99/x$		0.077	2.25	0.0312
	Уровень Каспия	$y = 1/(4.557 - 0.1545x)$		0.241	10.17	0
	СА	$y = 7.285 - 0.09543x + 0.0009001x^2 - 0.000001979x^3$		0.241	3.59	0.023
Факторы года учёта						

Сезон	Фактор. x	Уравнения регрессии				
		Уравнение	Форма связи	R	F	P
Осень	Температура января	$y = 6.892 + 0.1419x$		0.075	2.28	0.0286
	Температура апреля	$y = -8.441 + 5.169x - 0.5429x^2 + 0.01692x^3$		0.289	3.52	0.0056
	Осадки февраля	$y = 1 / (0.1998 + 0.000000226/x)$		0.311	13.07	0
	Осадки марта	$y = 1 / (0.271 - 0.002964x)$		0.156	5.36	0
	Осадки апреля	$y = e^{1.417x^{0.08967}}$		0.078	2.46	0.019

характер воздействия температур при переходе через 0° в периоды начала весны и середины осени отражает форма кривых, описывающих зависимость осенней численности от условий температур в марте и ноябре. Для тамарисковой песчанки благоприятны обильные осадки предыдущего года.

1.3.1.2.3.2.7. Заключение о системе факторов, воздействующих на численность тамарисковой песчанки в Западно-Казахстанской области

В целом, как следует из вышесказанного, тамарисковая песчанка испытывает дефицит тепла в пойме р. Урал и, частично, на стационаре Урда, в других же рассмотренных частях ареала в пределах области она испытывает избыток тепла, т.е. численность зверька бывает выше после и в годы с относительно прохладными условиями. Осадки в позапрошлом и предшествующем году благоприятны обильные, но не в зимнее время. Часто благоприятны сухие весна, осень и зима (пойма р. Урал), или только осень и зима (Урда) или только зима (Новая Казанка). На Южном песчаном стационаре для вида благоприятны сухие условия с апреля по октябрь. ГМА за предыдущий год связана отрицательно как с осенней численностью (стац. Кзыл-Капкан, Новая Казанка), так и с весенней численностью в пойме р. Урал. На стационаре Урда, напротив, такая связь положительна и для весенней, и для осенней численности. Приливообразующая сила Луны и Солнца без знака (размах колебаний) положительно влияет только в Кзыл-Капкане. Аналогичная по знаку связь с колебаниями уровня Каспия установлена для обоих сезонов учёта тамарисковой песчанки в пойме р. Урал и только для осенней численности – на стационарах Урда, Южный песчаный. Достоверное отрицательное воздействие скорости замедления вращения Земли на численность тамарисковой песчанки было выявлено только для весенней численности в Урде.

1.3.1.2.3.3. Факторы динамики численности полуденной песчанки

1.3.1.2.3.3.1. Стационар Кзыл-Капкан













Данные непараметрической статистики (табл. 157) показывают, что на весеннюю численность здесь влияют благоприятно: в предыдущем году – высокий уровень Каспия, низкая солнечная и высокая – геомагнитная активности, а в год учёта – тёплый январь. Для осенней численности в предшествующем году благоприятны прохладный август,

Таблица 154. Факторы, влияющие на численность малых песчанок в Южном песчаном районе (непараметрические методы)

Вид	Сезон	Фактор	По Кендаллу		По Спирмену		Степени свободы ν	
			τ	ρ	τ	ρ		
полу-ден-ная	весна	Факторы предыдущего года						
		Температура марта	-0.264	0.0043	-0.671	0.0053	14	
		Температура августа	-0.170	0.0448	-0.476	0.0432	14	
			Осадки марта	0.192	0.0276	0.562	0.0195	14
	осень	Факторы предыдущего года						
		Температура апреля	0.176	0.0335	0.487	0.0336	15	
		Температура декабря	-0.203	0.0214	-0.576	0.0168	14	
		Осадки декабря	0.176	0.0399	н	-	14	
		Уровень Каспия	н	-	0.470	0.0338	16	
		Факторы года учёта						
Осадки января		0.233	0.0058	н	-	16		
тама-риско-вая	Весна	Факторы предыдущего года						
		Осадки августа	-0.209	0.0187	-0.581	0.0159	14	
		Факторы года учёта						
			Осадки января	-0.224	0.01	-0.599	0.0102	15
	Осень	Факторы предыдущего года						
		Температура января	-0.186	0.0384	-0.501	0.0411	13	
		Температура сентября	0.186	0.0384	0.493	0.044	13	
		Факторы года учёта						
		Температура августа	0.176	0.0399	0.522	0.0288	14	
Осадки января		-0.231	0.0107	-0.674	0.0052	14		
		Осадки февраля	0.181	0.0354	0.504	0.0338	14	

максимальное количество осадков в январе, апреле и ноябре, низкая солнечная и высокая – геомагнитная активности (как и для весенней численности), а в год учёта – многоснежный январь. Использование метода регрессионного анализа (табл. 158) с целью выявления комплекса воздействующих факторов проведено для ряда осенних учётов, который подчиняется нормальному распределению. Из таблицы видно, что из факторов предыдущего года на численность следующей осенью благоприятно воздействуют максимально прохладные март, август и ноябрь, но максимально тёплые – октябрь и декабрь, а также многоснежный январь. Из осадков предыдущего года благоприятны максимальные осадки в мае, июле и ноябре и в целом за год, но минимальные – в феврале и апреле. Как и по данным непараметрической статистики, благоприятны низкая солнечная и высокая – геомагнитная активности, повышенный уровень Каспия. Из факторов года учёта благоприятны тёплый январь, влажный март и прохладный апрель с максимальным количеством осадков.

Таблица 155. Факторы, влияющие на весеннюю численность тамарисковой песчанки, у в Южном песчаном районе (параметрические методы)

Фактор, x	Уравнения регрессии				
	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Факторы предыдущего года					
Температура октября	$y = 6.109 - 1.525x + 0.1338x^2$		0.575	7.43	0.0092
Температура ноября	$y = 2.984 - 0.5142x - 0.05852x^2 + 0.01454x^3$		0.623	4.41	0.0413
Осадки января	$y = 1 / (0.4383 + 0.00000003951/x)$		0.207	2.60	0.0253
Осадки июня	$y = 1 / (0.4254 + 0.00000005746/x)$		0.437	7.75	0
Осадки августа	$y = 3.853 - 0.1484x$		0.394	6.51	0.0001
Годовая сумма осадков	$y = 1 / (0.1848 + 44.33/x)$		0.314	3.66	0.0065
Факторы года учёта					
Температура февраля	$y = 1.659 - 5.881/x$		0.182	2.45	0.0307
Температура марта	$y = 2.656 - 0.4688/x$		0.175	2.33	0.0381
Температура апреля	$y = 0.371 + 0.2393x$		0.208	2.88	0.0144
Осадки января	$y = 4.422 - 0.2136x + 0.004005x^2$		0.427	4.10	0.0459
Осадки марта	$y = 2.55 - 0.000000235/x$		0.196	2.68	0.0205
Уровень Каспия	$y = 1 / (0.5707x - 15.85)$		0.223	2.87	0.016

1.3.1.2.3.3.2. Стационар Байгазы

Расчёты корреляций непараметрическими методами (табл. 151) показали, что для весенней численности этих зверьков из рассмотренных погодных характеристик значимы только суммы осадков: благоприятны в предшествующем году обильные осадки в январе и ноябре, малые – в августе, а в год учёта – обильные осадки в январе и апреле. Осенняя численность выше после года с многоснежным январём и тёплым сентябрём, в годы с дождливым апрелем.

1.3.1.2.3.3.3. Стационар Урда

На этом стационаре, как следует из табл. 159, зверьков бывает больше весной после лет с тёплыми октябрём и ноябрём, а также после тёплого года в целом.

Таблица 156. Факторы, влияющие на осеннюю численность тамарисковой песчанки в Южном песчаном районе (параметрические методы)



















Фактор	Уравнения регрессии				
	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Факторы предыдущего года					
Температура января	$y = 21.63 + 7.079x + 0.8333x^2 + 0.02806x^3$		0.683	5.75	0.0215
Температура марта	$y = e^{1.549x - 0.2989}$		0.234	2.75	0.0216
Температура мая	$y = -715 + 122.9x - 6.916x^2 + 0.1283x^3$		0.626	4.46	0.0402
Температура июля	$y = 1/(0.06022x - 1.283)$		0.272	3.36	0.0083
Температура сентября	$y = 0.6961x - 6.789$		0.289	3.65	0.0054
Температура ноября	$y = 1/(0.2311 + 0.0221/x)$		0.263	2.86	0.0205
Осадки марта	$y = 4.461 - 0.002266x - 0.005489x^2 + 0.0002375x^3$		0.619	4.33	0.0431
Осадки апреля	$y = 4.275 + 0.0000006525/x$		0.613	14.23	0
Осадки мая	$y = 4.071 + 1.305/x$		0.578	12.34	0
Осадки июля	$y = 3.526 + 0.4131x - 0.03582x^2 + 0.0008309x^3$		0.625	4.45	0.0404
Осадки августа	$y = e^{1.972x - 0.2575}$		0.211	2.40	0.0382
Осадки октября	$y = 1/(0.1891 + 0.2692/x)$		0.427	7.46	0
Факторы года учёта					
Температура февраля	$y = 2.112 - 15.74/x$		0.462	8.58	0
Температура августа	$y = 1/(24.92/x - 0.8118)$		0.181	2.21	0.0497
Осадки января	$y = 1/(0.1451 + 0.007499x)$		0.603	15.18	0
Осадки февраля	$y = 2.71 + 0.2293x$		0.315	4.61	0.0012
Осадки июня	$y = 3.329 + 0.07724x$		0.234	3.05	0.0119
Осадки сентября	$y = e^{1.545 - 0.00000009573/x}$		0.309	4.48	0.0014

Таблица 157. Факторы, связанные с численностью полуденной песчанки на стационаре Кзыл-Капкан (непараметрические методы)

Сезон	Фактор	По Кендаллу		По Спирмену		Степеней свободы
		г	Р	г	Р	
весна	Факторы предыдущего года					
	Уровень Каспия	-0.105	0.0427	н	-	33
	СА	-0.132	0.0118	-0.388	0.01	36
	ГМА	0.187	0.0006	0.539	0.0004	36
	Факторы года учёта					
	Температура января	0.098	0.0433	0.296	0.0378	37
осень	Факторы предыдущего года					
	Температура августа	-0.150	0.0055	-0.483	0.0034	35
	Осадки января	н	-	0.282	0.0476	36
	Осадки апреля	0.098	0.0482	н	-	35
	Осадки ноября	0.112	0.0274	0.316	0.0303	36
	СА	-0.116	0.0233	-0.329	0.0252	36
	ГМА	0.137	0.0095	0.388	0,0099	36
	Факторы года учёта					
	Осадки января	0.233	0.0058	н	-	16

На этом стационаре, как следует из табл. 159, зверьков бывает больше весной после лет с тёплой осенью (октябрь, ноябрь), а также после тёплого года в целом, с малоснежным февралём и богатым осадками мартом, в годы с тёплым апрелем. Осенью зверьков бывает больше после лет с тёплыми февралём и декабрём, но прохладным сентябрём, минимальным количеством осадков в июле, тёплой осенью (октябрь, ноябрь), а также после тёплого года в целом, с малоснежным февралём и богатым осадками мартом, в годы с тёплым апрелем.

1.3.1.2.3.3.4. Стационар «Новая Казанка»




















Расчёт корреляций непараметрическими методами для факторов на этом стационаре, по табл. 160, показывает, что весенняя численность песчанок бывает выше после лет с минимальным уровнем СА и высоким – ГМА, максимальным уровнем Каспия, с тёплым декабрём; в год учёта благоприятен тёплый январь. Осенняя численность бывает выше после лет с минимальным уровнем СА и высоким – ГМА (также как и для весенней численности); в год учёта благоприятны, как и в случае с весенней численностью, тёплый и много-снежный январь, обильный осадками.

1.3.1.2.3.3.5. Стационары Южного песчаного района

Из рассмотренных рядов численности ряд обилия полуденной песчанки весной отклоняется от нормального распределения, тогда как осенняя численность вида соответствует нормальному распределению.

Используя непараметрические методы (табл. 155, см. выше), можно видеть, что численности зверьков весной и осенью зависят от температур марта, апреля, августа и декабря

Таблица 158. Факторы, влияющие на осеннюю численность полуденной песчанки, у на стационаре Кзыл-Капкан (параметрические методы)

Фактор	Уравнения регрессии				
	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Факторы предыдущего года					
Температура марта	$y=1.583-0.1057x$		0.0682	2.27	0.0285
Температура мая	$y=1/(211300x-3525000)$		0.076	2.64	0.0123
Температура августа	$y=11.99-0.4382x$		0.183	6.94	0
Температура октября	$y=e^{-0.4111x^{0.402}}$		0.068	2.32	0.0253
Температура ноября	$y=1.776+0.0000002474/x$		0.150	5.65	0
Температура декабря	$y=e^{-0.00711-1.227/x}$		0.080	2.78	0.0008
Осадки января	$y=1.156+0.0519x$		0.116	4.19	0.0004
Осадки февраля	$y=2.59-0.05207x$		0.108	3.87	0.0007
Осадки апреля	$y=1/(4390000/x-432300)$		0.378	18.84	0
Осадки мая	$y=1/(76130x-676900)$		0.223	9.18	0
Осадки июля	$y=e^{0.3676-0.0000061125/x}$		0.076	2.55	0.076
Осадки ноября	$y=e^{0.02468x-0.1553}$ $y-e$		0.166	6.36	0
Осадки декабря	$y=1/(46650x-524300)$		0.081	2.81	0.0083
Годовая сумма осадков	$y=e^{0.004526x-0.5773}$		0.089	2.63	0.0132
СА	$y=2.213-0.0004101x$		0.064	2.17	0.0352
ГМА	$y=-0.4241$ $0.6171x-0.06004x^2+0.001786x^3$		0.336	5.22	0.0051
Уровень Каспия	$y=70.04-2.423x$		0.232	8.77	0
Факторы года учёта					
Температура января	$y=e^{0.8063+0.04991/x}$		0.062	2.24	0.0299
Температура апреля	$y=e^{6.386/x-0.4382}$		0.088	3.00	0.0054




Фактор	Уравнения регрессии				
	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Температура июля	$y = 1/(152300000/x - 5779000)$		0.088	2.19	0.0338
Осадки марта	$y = 1.812 + 0.0000001688/x$		0.069	2.38	0.0219
Осадки апреля	$y = e^{0.5568 - 1.83/x}$		0.192	7.62	0

Таблица 159. Факторы, влияющие на численность полуденной песчанки на стационаре Урда (непараметрические методы)

Сезон	Фактор	По Кендаллу		По Спирмену		Степеней свободы
		г	р	и	р	v
Весна	Факторы предыдущего года					
	Температура октября	0.192	0.0014	0.530	0.0015	30
	Температура ноября	0.120	0.0317	0.350	0.0273	30
	Среднегодовая температура	0.172	0.0092	0.549	0.0031	24
	Осадки февраля	-0.133	0.0192	-0.361	0.0253	36
	Осадки марта	0.115	0.0372	0.325	0.0401	30
	Факторы года учёта					
	Температура апреля	н	-	0.307	0.0495	30
Осень	Факторы предыдущего года					
	Температура февраля	0.158	0.0054	0.447	0.0055	32
	Температура сентября	-0.107	0.0428	-0.32	0,0374	32
	Температура декабря	н	-	0.314	0.046	30
	Осадки июля	-0.11	0.0385	-0.308	0.043	32
	Факторы года учёта					
	Температура апреля	0.155	0.0072	0.435	0.0076	31
	Осадки февраля	-0.139	0.0113	-0.359	0.0204	31

предыдущего года. При этом их бывает больше после лет с большей частью прохладными условиями (кроме декабря), а также после лет с максимальным количеством осадков в марте и декабре, лет с наиболее низким уровнем Каспия, в годы с многоснежным январём.

Параметрические методы позволяют заключить (табл. 161), что на уровень осенней численности полуденной песчанки в данном участке ареала достоверно влияет большое число внешних факторов (26). В какой-то степени такое большое число связей может быть следствием более короткого, чем на других стационарах, периода наблюдений (15 лет вместо 30–36 лет на других стационарах). Из факторов предыдущего года это прежде всего температурные факторы. Зверьков осенью бывает больше после лет с тёплым январём и апрелем, но прохладными температурами во второй половине года (август, ноябрь, декабрь).

Таблица 160. Факторы, влияющие на численность полуденной песчанки на стационаре Новая Казанка (непараметрические методы)

Сезон	Фактор	По Кендаллу		По Спирмену		Степеней свободы
		г	р	г	р	V
весна	Факторы предыдущего года					
	Температура декабря	0.145	0.0079	0.397	0.0085	36
	Уровень Каспия	-0.103	0.0456	-0.311	0.039-	33
	СА	-0.121	0.0192	-0.33	0.025	36
	ГМА	0.218	0.0	0.605	0	36
	Факторы года учёта					
	Температура января	0.117	0.0206	0.311	0.0307	37
осень	Факторы предыдущего года					
	СА	-0.192	0.0004	-0.544	0.0003	37
	ГМА	0.197	0.0003	0.54	0,0004	36
	Факторы года учёта					
	Температура января	0.096	0.047	н	-	37
	Осадки января	0.173	0.0012	0.495	0.001	37
	Осадки июля	0.106	0.035	н	-	36

Осадки благоприятны максимальные в большую часть года (июнь – август, ноябрь – декабрь); благоприятна также высокая ГМА в предшествующем году. В год учёта благоприятны максимальные температуры в январе, апреле и июне, но минимальные – в мае, а также в июле – сентябре; кроме того, значимо влияют осадки: благоприятны обильные в январе, марте и июле, но скудные – в феврале, мае и августе.

Таким образом, осенью полуденных песчанок бывает больше после прохладного и влажного во второй половине года, но с переменными условиями в год учёта. В этом, оптимальном для вида участке не обнаруживается ярко выраженного дефицита температур или осадков: в некоторые сезоны года бывает их избыток, в другие – дефицит.

1.3.1.2.3.3.6. Заключение о системе факторов, воздействующих на динамику численности полуденной песчанки

На весеннюю численность зверьков температурные факторы влияют везде: это температуры декабря предыдущего и января текущего годов на стационаре Новая Казанка, температура января – на стационаре Кзыл-Капкан, а также температуры января, марта, апреля, июля и среднегодовая за предыдущий год, температура марта в год учёта на стац. Байгазы, а также температуры октября, ноября и в среднем за предыдущий год, апреля в год учёта – на стац. Урда. Всегда благоприятны более высокие температуры, особенно в апреле предыдущего года на стац. Байгазы, октября и за весь предыдущий год – на стац. Урда, за декабрь предыдущего года – на стац. Новая Казанка и температуры января в год учёта для стационара Кзыл-Капкан ($R_{sp}=0.3-0.55$).

Таблица 161. Факторы, влияющие на осеннюю численность полуденной песчанки у на Южном песчаном стационаре (параметрические методы)

Фактор, x	Уравнения регрессии				
	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Факторы предыдущего года					
Температура января	$y=1.422-29.7/x$		0.207	2.88	0.0144
Температура марта	$y = 1/(2613 + 009031/x)$		0.281	4.29	0.0015
Температура апреля	$y = 1/(3.601/x - 0.1129)$		0.304	4.79	0.0008
Температура августа	$y = 1/(0.06882x - 1.348)$		0.194	2.65	0.0215
Температура ноября	$y=4.26-0.44347x+0.183x^2$		0.526	5.56	0.02355
Температура декабря	$y=0.9091-2.681x-0.5322x^2-0.03463x^3$		0.080	2.78	0.0008
Осадки июня	$y=4.764+0.0000008435/x$		0.475	9.95	0
Осадки июля	$y = 1/(0.1777 + 0.2/x)$		0.374	6.58	0.0001
Осадки августа	$y = 1/(0.2324 - 0.0000004819/x)$		0.706	10.95	0
Осадки ноября	$y = 1/(0.1799 + 0.6442/x)$		0.390	6.4	0.0001
Осадки декабря	$y = 1/(3798 - 0.01138x)$		0.267	3.64	0.0047
Годовая сумма осадков	$y = 1.302 + 610.7/x$		0.277	3.45	0.0073
ГМА	$y=-0.2938+0.3669/x$		0.288	4.84	0.0006
Уровень Каспия	$y = e^{-246x^{74.1}}$		0.178	2.61	0.0219
Факторы года учёта					
Осадки января	$y=e^{0.5175+0.0118/-0.00211x^2}$		0.665	11.92	0.0017
Осадки февраля	$y=e^{0.8924+3.973/x}$		0.198	2.95	0.0117
Осадки марта	$y = 1/(1119300x - 988800)$		0.413	8.45	0
Осадки мая	$y = 1/(128100x - 1021000) - 0.0000001688/x$		0.528 13.4	13.4	0
Осадки июля	$y=e^{1.077 x^{0.2171}}$		0.261	4.23	0.0014
Осадки августа	$y=1/(238600x-1813000)$		0.732	32.84	0

Таким образом, судя по весенней численности, полуденная песчанка везде в Западно-Казахстанской области испытывает дефицит тепла (на Южном песчаном стационаре – в меньшей степени). Особенно большое значение в снижении численности вида имеют температуры зимы на севере и северо-востоке Волго-Уральских песков (стац. Новая Казанка и Кзыл-Капкан), температуры весны и осени – на северной и северо-восточной периферии песков (стац. Урда, Байгазы). Больше всего температурных факторов (6) на весеннюю численность влияет на стационаре Байгазы, меньше (4) – в Урде, ещё меньше – на стационарах Новая Казанка (2) и Кзыл-Капкан (1).

Температуры зимы, а особенно весны, как и года в целом, на северо-восточной окраине Волго-Уральских песков (стационар Байгазы) заметно ниже, чем в их северо-восточной части (стационар Кзыл-Капкан) или на севере (стационар Новая Казанка), поэтому естественно, что большее количество ежемесячных температурных параметров контролирует численность полуденной песчанки на стационаре Байгазы. Ещё более низкие температуры поддерживаются в пойме р. Урал. Возможно, именно этим и объясняется крайне редкая встречаемость полуденных песчанок в пойме р. Урал. Если вид там и появляется, то быстро исчезает, не выдерживая неблагоприятных условий среды (см. видовой очерк о полуденных песчанках в ч.1).

Из осадков на весеннюю численность полуденной песчанки влияют осадки февраля и апреля в год учёта, а также осадки за июнь и в среднем за год – в предыдущем году на стационаре Байгазы, осадки февраля и марта предыдущего года в Урде, не влияют на весеннюю численность на остальных стационарах. Отсюда можно заключить, что для весенней численности наиболее важны осадки, связанные с выживанием зверьков в зимний период (осадки за февраль в год учёта и за все зимние месяцы предыдущего года).

Кроме того, на численность песчанок на стационарах Кзыл-Капкан и Новая Казанка значимо влияют оба космических фактора – СА – отрицательно, а ГМА – положительно, а также колебания уровня Каспия (на обоих стационарах связь отрицательная, т.е. благоприятен высокий уровень вод Каспия).

На осеннюю численность песчанок влияют 4 фактора на стационаре Новая Казанка, 5 – в Урде, 8 – на стационаре Кзыл-Капкан и 10 – на стационаре Байгазы. При этом выявлено температурных факторов по два в первых двух точках и Кзыл-Капкане, 5 – в Байгазы. Из них наиболее существенны: температура января в год учёта, апреля в Урде и марта в год учёта – в Байгазы (r_{sp} до 0.54); Температуры апреля и августа на стационаре Кзыл-Капкан влияют отрицательно, видимо, в основном за счёт выгорания кормовых растений. Тёплые же январь (Новая Казанка), зима и весна (январь, февраль и апрель) в Урде благоприятны. На стационаре Байгазы все выявленные температурные воздействия положительны. Таким образом, избыток температур влияет отрицательно на осеннюю численность этих песчанок только на стационаре Кзыл-Капкан, поскольку в других местах наблюдается дефицит тепла (особенно на стационаре Байгазы).
























1.3.1.2.3.3.7. Тренды существенных для песчанок погодных факторов и долгосрочный прогноз численности

Мы выбрали по несколько наиболее важных для песчанок погодных факторов и проследили их тренды. Для поймы р. Урал таких трендов оказалось 16 – с $R=0.17$ и выше; для ст. Кзыл-Капкан – 13 факторов с $R=0.11$ и более; для ст. Урда – 7 факторов с $R \geq 0.09$; для Южного песчаного стационара для тамарисковой песчанки – 7 факторов с $R \geq 0.42$, а для полуденной песчанки там же – 13 факторов с $R \geq 0.30$. Их тренды показаны в табл. 163 и 164.

1.3.1.2.3.3.3.7.1. Тамарисковая песчанка

Сравнивая табл. 139–142, 145–150, 151–154, видим, что для этого вида в пойме р. Урал имеется 10 факторов, значимо влияющих на численность весной (8 – предыдущего и 2 – года учёта): это температуры февраля, апреля, мая, июля, августа, сентября, а также сред-

Таблица 162. Тренды важных для тамарисковых песчанок погодных факторов

Фактор	Уравнения регрессии	Форма связи	R	F	P
Правобережная пойма р. Урал					
Температура февраля	$y = 0.1047x - 13.04$		0.071	3.3	0.0022
Температура мая	$y = 1 / (0.05634 + 0.01235/x)$		0.091	4.4	0.0001
Температура августа	$y = 22.8 + 3.133/x$		0.073	3.48	0.0015
Температура сентября	$y = 14.57 + 0.05407x$		0.093	4.42	0.0001
Среднегодовая температура	$y = 6.448 + 0.02741x$		0.115	4.53	0.0001
Осадки апреля	$y = e^{1.151 x^{0.498}}$		0.241	13.97	0
Осадки мая	$y = e^{1.195 x^{0.4094}}$		0.169	9.17	0
Осадки августа	$y = e^{1.09 x^{0.4751}}$		0.192	10.22	0
Осадки сентября	$y = e^{1.24 x^{0.3922}}$		0.172	8.51	0
Годовая сумма осадков	$y = 1 / (0.005048 + 0.005978/x)$		0.187	8.27	0
Паводок у г. Уральска	$y = 6.029 + 0.519x$		0.799	3.55	0.0013
Стационар Кызыл-Капкан					
Температура марта	$y = e^{-0.01233 + 7.358/x}$		0.179	6.99	0
Температура ноября	$y = -4.85 + 0.5237x - 0.01187x^2$		0.354	5.906	0.001
Осадки октября	$y = 32.02 - 0.5257x$		0.118	4.56	0.0001
Осадки декабря	$y = e^{1.856 x^{0.3024}}$		0.159	6.05	0
Годовая сумма осадков	$y = 195 + 76.69/x$		0.088	2.62	0.0137
Стационар Урда					
Температура августа	$y = e^{3.11 + 0.248x}$		0.350	3.86	0.0009
Температура ноября	$y = e^{0.101991 x^{0.1598}}$		0.338	14.83	0
Осадки февраля	$y = e^{0.7921 x^{0.5026}}$		0.23	8.73	0
Осадки июля	$y = 12.57 + 0.2944x$		0.074	2.21	0.0335
Южный песчаный район					
Осадки марта	$y = 6.627 + 36.67/x$		0.44	11.81	0
Осадки мая	$y = 59.04 - 15.14x + 1.402x^2 - 0.03927x^3$		0.549	5.69	0.0093
Осадки июля	$y = 1 / (0.005048 + 0.005978/x)$		0.131	2.27	0.0365

негодовая температура предыдущего года, осадки апреля, мая и августа. На осеннюю численность влияет 2 фактора предыдущего года (среднегодовая температура и осадки апреля) и 5 факторов года учёта (температура мая, осадки апреля, мая и сентября, а также высота паводка р. Урал).

При этом из 10 факторов, важных для весеннего уровня численности на правобережье р. Урал, в благоприятном для песчанок направлении меняется в течение периода наблюдений 7, в неблагоприятном – 2, и у одного фактора нет тренда. Из 7 важных факторов осенней численности 6 меняется в благоприятном для тамарисковой песчанки направлении, а один – в неблагоприятном.

Таким образом, на правобережной пойме р. Урал из 17 факторов, заметно влияющих на динамику численности вида 13 меняется в благоприятном направлении и только 3 – в неблагоприятном. Среди внутрипопуляционных факторов мы почти не обнаружили таких, которые бы ограничивали рост численности тамарисковой песчанки. Отсюда можно заключить, что тренд её численности должен быть скорее всего положительным. Таковым он и является осенью в течение периода наблюдений, и можно предположить, что он сохранится и далее при сохранении современных направлений изменения климата, которые наблюдаются в последние десятилетия. Общий прогноз по региону, состоящий в росте потепления и увлажнения климата в полупустынной части области (что благоприятно для тамарисковой песчанки), также соответствует нашим предположениям о дальнейшем росте численности в пойме р. Урал.

На стационаре Кзыл-Капкан (северо-восточная часть Волго-Уральских песков) на численность вида весной сильно ($R \geq 0.15$) влияет 7 факторов, при этом два из них имеют тренд в благоприятном, а три – в неблагоприятном для зверька направлении. Осенью из 7 сильно воздействующих факторов ни один не имеет трендов. Таким образом, скорее всего, нет оснований полагать, что в этом участке будет происходить постепенное увеличение численности песчанки; пока что весенний тренд имеет место, а осенняя численность тренда не имеет. Возможно, существенное значение имеет то, что направление тренда численности совпадает с направлением тренда осадков в октябре; этот фактор предыдущего года особенно сильно, с $R=0.434$ влияет на численность, тогда как сила воздействия остальных факторов не превышает 0.24. Общая тенденция изменения климата в области в сторону потепления и увлажнения примерно в половине случаев благоприятна для тамарисковой песчанки и в половине – неблагоприятна (соответственно 3 и 4 случая). В то же время, тенденция изменения климата в песках на иссушение климата мало благоприятна для изучаемых животных. Учитывая вышесказанное, можно предположить, что численность вида на данном стационаре скорее всего, сохранится на прежнем уровне.

В Урде осеннюю численность тамарисковой песчанки определяют 10 наиболее сильно действующих факторов (при $R \geq 0.09$). Из них 4 не имеют трендов, а из остальных 6 в благоприятном для зверьков направлении меняется 4, а в неблагоприятном – 2. Однако при этом наиболее сильно действующие факторы (температура мая, осадки февраля и марта, с $R=0.34-0.55$ меняются в неблагоприятном для песчанок направлении, что может объяснить наблюдающийся отрицательный тренд численности зверьков на этой территории.

В Южном песчаном районе выявлено 7 факторов, сильно ($R \geq 0.40$), влияющих на уровень осенней численности тамарисковых песчанок. Из них 4 не имеют трендов, а остальные меняются в неблагоприятном для вида направлении. В центре Волго-Уральских песков не отмечено роста количества осадков, а, напротив, происходит постепенное иссушение климата. Сохранение этой тенденции в будущем может привести к сокращению популяции на этой территории, или численность останется на прежнем уровне.

Таким образом, численность тамарисковой песчанки в Волго-Уральском междуречье в дальнейшем скорее всего снизится или останется прежней; благоприятное для вида развитие климатических событий имеет место только в пойме р. Урал. Заметное увеличение количества осадков сможет улучшить условия существования этих песчанок.

1.3.1.2.3.3.7.2. Полуденная песчанка

Как следует из сопоставления табл. 161 и 163, осенняя численность этого вида в Южном песчаном районе сильно (при $R \geq 0.31$) зависит от 10 факторов, из которых 2 меняется в благоприятном для вида направлении (температура и осадки августа), один – в неблагоприятном (температура ноября), а 7 – не имеют трендов.

При этом благоприятные тренды отмечены для осадков августа ($R=0.732$) и мая ($R=0.528$); не отмечено трендов для факторов, имеющих силу воздействия $R=0.5-0.66$. Увеличение осадков в январе, мае, августе, рост августовских температур, если они будут иметь место в дальнейшем, окажется неблагоприятным для полуденной песчанки, что может привести к последующему снижению численности или же её сохранению на прежнем уровне. Положительные тенденции роста численности отмечены на северо-востоке Волго-Уральских песков: на стационарах Кзыл-Капкан (весной) и особенно – Байгазы (весна и осень).

Таким образом, в целом по области численность тамарисковой песчанки в ближайшие 20–30 лет скорее всего сохранится на прежнем уровне, а в пойме р. Урал может даже возрасти. Повышение численности этой песчанки вероятно в районе всех стационаров, кроме Южного песчаного района и стационара Урда, где более вероятно снижение численности, чем её рост. Численность полуденной песчанки на юге области возрастёт (северо-восток Волго-Уральских песков) или сохранится на прежнем уровне (Урда, Новая Казанка, Южный песчаный район); дальнейшее иссушение климата в песчаной части области может способствовать росту участия этого вида в гильдии малых песчанок в Волго-Уральских песках.

1.3.1.3. Прирост и выживание

Определённый уровень численности популяции обеспечивается за счёт баланса процессов прироста и выживания. Для анализа интенсивности оборота популяции мы рассчитали показатели «зимнего выживания» и «прироста» малых песчанок. «Зимнее выживание» (в дальнейшем – просто «выживание») рассматривается как отношение численности вида в данном месте весной к таковой предыдущей осенью. Обычно выживание за зимний период бывает меньше единицы, но, поскольку у песчанок нередко бывает зимнее и ранне-весеннее (до начала учётов) размножение, то в некоторых случаях этот показатель превышает единицу. Выживание за другие сезоны года не рассчитывали. «Прирост» как отношение численности весной к таковой осенью того же года обычно больше единицы, но иногда, в неблагоприятных условиях может оказаться ниже единицы. Многолетние средние значения этих показателей для разных стационаров области приведены в табл. 164–165.

Из табл. 164 видно, что в целом по области у тамарисковой песчанки (при более высокой численности) по сравнению с полуденной прирост ниже, а выживание хуже. При этом колебания прироста у тамарисковой песчанки больше, чем у полуденной, а выживание более стабильно. В Волго-Уральских песках по сравнению с Зауральем у обоих видов прирост лучше, особенно у тамарисковой песчанки. Выживание тамарисковой песчанки несколько лучше в Зауралье, чем в Волго-Уральском междуречье, а полуденной песчанки – гораздо лучше в Волго-Уральских песках, чем в Зауралье. Это подтверждает заключение, что в Волго-Уральских песках условия жизни для полуденной песчанки более благоприятны, чем в Зауралье, где плохое выживание не компенсируется соответствующим увеличением прироста. У тамарисковой песчанки в Зауралье прирост вдвое меньше, а выживание сходное. Колебания прироста в среднем по Волго-Уральским пескам заметно не различаются: CV у полуденной песчанки составляет 125.2%, а у тамарисковой – 130.5%. Выживание же колеблется заметно больше у полуденной песчанки (111.5%), чем у тамарисковой (70.2%). При этом колебания осенней численности у полуденной песчанки в среднем почти вдвое выше (104.2%), чем у тамарисковой (55.09%). Более детально, по стационарам, прирост и выживание песчанок рассмотрены в табл. 165.

Таблица 163. Тренды важных для полуденных песчанок погодных факторов. Южный песчаный район

Фактор	Уравнения регрессии				
	Уравнение	Форма связи	R	F	P
Температура августа	$y = 26.29 - 0.5486x + 0.02263x^2$		0.398	4.97	0.0216
Температура ноября	$y = 0.2813x - 3.107$		0.313	5.93	0.0001
Осадки августа	$y = 5.49 + 28.09/x$		0.502	15.1	0

Из табл. 165 видно, что наименьший прирост численности тамарисковой песчанки наблюдается в пойме р. Урал и на стационаре Новый Уштаган, а максимальный – на стационаре Байгазы. Максимальные колебания показателей прироста отмечены на северо-востоке Волго-Уральских песков (стационары Кзыл-Капкан, Байгазы), минимальные – в пойме р. Урал. Выживают тамарисковые песчанки лучше всего в окрестностях стационара Байгазы, средне – в пойме р. Урал, хуже всего – на северо-западе ареала (стац. Урда). Полуденные песчанки показывают минимальный прирост в Южном песчаном районе, максимальный – на северо-восточной окраине Волго-Уральских песков (стац. Байгазы). Выживают эти песчанки лучше всего на северо-востоке Волго-Уральских песков (стационары Кзыл-Капкан, Байгазы), хуже всего – на севере ареала на стац. Новая Казанка. Колебания прироста минимальны на стац. Кзыл-Капкан, максимальны – в Урде, выживание соответственно в Южном песчаном районе и на стац. Байгазы.

Для уточнения представления о приросте и выживании песчанок в разных по уровню оптимальности частях ареала мы разделили все стационары района работ на 4 группы: 1) оптимальная часть ареала в области; 2) средние по благоприятности участки; 3) мало бла-

Таблица 164. Усреднённые данные по приросту и выживанию малых песчанок в Западно-Казахстанской области (1938–2002 гг.). n – количество точек-лет

Стационар, участок	Вид	Прирост			Выживание		
		n	M±m	CV	n	M± m	CV
Волго-Уральские пески	ТП	253	3.162±0.409	205.63	246	0.609±0.034	87.36
	ПП	169	4.074±0.468	144.4	121	0.858±0.158	209.21
Зауралье	ТП	15	1.514±0.252	59.93	14	0.633±0.079	46.99
	ПП	4	4.053±1.61	148.75	5	0.197±0.102	116.8
По области в целом	ТП	268	3.070±0.389	206.76	262	0.638±0.038	77.39
	ПП	173	4.056±0.458	148.74	126	0.861±0.152	197.88

ТП – тамарисковая песчанка; ПП – полуденная песчанка.

Таблица 165. Прирост и выживание малых песчанок в различных частях Западно-Казахстанской области (многолетние средние показатели). 1938–2002 гг

Стационар, участок	Вид	Прирост			Выживание		
		n	M±m	CV	n	M±t	CV
Калмыково, правобережная пойма р. Урал	ТП	45	2.172 ±0,217	66.9	43	0.612± 0.042	45.3
Калмыково, левобережная пойма р. Урал	ТП	8	1.323 ±0.28	52.1	8	1.389±0.46	93.6
Кзыл-Капкан – северовосточная часть Волго-Уральских песков	ТП	49	3.711 ±1.165	219.8	48	0.528 ±0.038	49.6
	ПП	40	3.192±0.417	82.6	38	0.892 ±0.195	134.9
Новая Казанка – северная окраина и север Волго-Уральских песков	ТП	62	2.680 ±0.526	162,7	47	0.571 ±0.041	48.7
	ПП	46	3.716 ±0.772	141.1	41	0.606 ±0.082	86.1
Байгазы – северовосточная окраина Волго-Уральских песков	ТП	32	6.088 ±2.470	229.5	31	0.866 ±0.199	127.9
	ПП	24	5.532 ±1.429	126.5	19	0.888± 0.311	152.8
Южный песчаный ЛЭР	ТП	39	2.475 ± 0.298	75.2	37	0.699 ±0.111	96.9
	ПП	38	2.738 ±0.372	83.8	38	0.634 ±0.083	80.4
Урда	ТП	40	2.578 ±0.182	44,7	40	0.464 ±0.039	53.0
	ПП	24	5.716 ± 2.344	200.8	22	0.689 ±0.151	103,0

ТП – тамарисковая песчанка; ПП – полуденная песчанка.

Таблица 166. Параметры численности, выживания и прироста в различных по благоприятности для тамарисковой песчанки участках Западно-Казахстанской области

Степень благоприятности участка для вида	Стационар	Численность		Прирост		Выживание	
		M	CV, %	M	CV, %	M	CV, %
Оптимальный	Пойма р. Урал, правый и левый берега	8.48	58.4	2.172	66.9	0.612	45,26
Средний по оптимальности	Новая Казанка, пески Бийрюк-Тайсуган Урда	6.1	47.5	2.238	85.68	0.556	49.57
Мало благоприятный	Кзыл-Капкан	5.08	63.3	3.71	219.8	0.53	49.6
Пессимальный	Байгазы, Новый Уштаган	4.52	59.0	4.28	152.4	0.78	112.84

погодные условия; 4) пессимальные участки (табл. 166, 167). В тех же таблицах представлены показатели выживания и прироста по участкам разной благоприятности.

Таблица 167. Параметры численности, выживания и прироста в различных по благоприятности для полуденной песчанки участках Западно-Казахстанской области

Степень благоприятности участка для вида	Стационар	Численность		Прирост		Выживание	
		М	CV, %	М	CV, %	М	CV, %
Оптимальный	Новый Уштаган	4.97	62.9	2.74	83.8	0.63	80,4
Средний по оптимальности	Кзыл-Капкан, Н. Казанка	2.1	91.0	3.77	107.3	0.75	110.6
Мало благоприятный	Байгазы	1.40	106.7	5.53	126.5	0.89	152.8
Пессимальный	Урда, пески Бийрюк-Тайсуган	1.27	130.6	4.51	149.2	0.413	186.8

Из табл. 166 видно, что оптимальные для полуденной песчанки участки отличаются, при более высокой численности, более низким приростом и неплохой выживаемостью при максимальной устойчивости всех показателей. Примерно то же положение наблюдается и в популяции тамарисковой песчанки (табл. 167).

Ряды показателей выживания и прироста большей частью асимметричны, выживание всегда у полуденной песчанки, в 4 случаях из 6 по приросту и в 3 из 6 точек по выживанию у тамарисковой песчанки имеют положительную, левую асимметрию и положительный (суженный ряд) эксцесс, что говорит о тенденции к росту значений показателей и, одновременно, стабилизации отбора (Шварц с соавт., 1966).

Как будет показано далее, лучший прирост у полуденной и лучшее выживание у тамарисковой песчанки сопровождаются усиленным, более интенсивным размножением первого вида, но это всё же не позволяет ему на большей части области превзойти в численности тамарисковую песчанку (за исключением территорий вне области на юге Волго-Уральских песков, где этот вид обычно доминирует). Последний вид размножается менее интенсивно, даёт меньший прирост, но выживает лучше, следовательно, популяции тамарисковой песчанки с меньшим напряжением поддерживают свою численность. Это связано, скорее

Таблица 168. Тренды прироста (П) и выживания (В) тамарисковой и полуденной песчанок (x – порядковый номер года)

Показ.	Участок	Уравнение связи или показатель непарам. корреляции r_{sp}	Форма связи	R	F	p
Тамарисковая песчанка						
П	Кзыл-Капкан	$y = 3.364 - 0.04022x$		0.064	2.26	0.0285
	Урда	$y = 6.064 - 2.811x + 0.6517x^2 - 0.05397x^3$		0.597	19.25	0
	Байгазы	$r_{sp} = 0.371$	Полож.	–	–	0.026
В	Кзыл-Капкан	$y = 7.492 - 0.1586x$		0.103	5.04	0
Полуденная песчанка						
П	Кзыл-Капкан	$y = 5.506 - 0.1155x$		0.257	11.42	0
	Урда	$r_{sp} = -0.498$	Отриц.	–	–	0.0038

Таблица 169. Центроиды оптимума внешних условий (сумма среднемесячных температур в °С и осадков в мм) для выживания и прироста песчанок в Волго-Уральских песках

Показатель	Период учёта	Тамариско- вая песчан- ка	Полуденная песчанка
Выживание зимой 0.71 и более	С сентября по март предыдущей зимой	-12° и 90 мм	-5°С и 120 мм
Прирост 8.0 и более для тамарисковой, 10 и более для полуденной	За весь год	+6.7° и 200 мм	7.0° и 184 мм

всего, с большей благоприятностью условий области для данного вида, как это и было показано выше.

Тренды прироста тамарисковой песчанки (табл. 168) отрицательны в Кызыл-Капкане, в Урде и положителен – на стац. Байгазы; тренд прироста полуденной песчанки отрицателен на стационарах Кызыл-Капкан и Урда. Отрицательный тренд выживания тамарисковой песчанки отмечен только на стац. Кызыл-Капкан. В остальных случаях трендов прироста или выживания не обнаружено.

Условия зимы в пойме р. Урал более суровы, осадков зимой нередко больше, чем в песках. Так, сумма осенне-зимних температур (за сентябрь-декабрь и январь-март) составляет в пойме р. Урал у пос. Калмыково – – 16.22 °С, осадки за тот же период – 120.5 мм (n=16), в Новом Уштагане – соответственно +4.85 °С и 91 мм (n=11), в Урде – +1.1 °С и 117.5 мм (n=11), в Новой Казанке – – 9.1 °С и 95.4 мм (n=23), на стац. Байгазы – – 11.04 °С и 125.5 мм (n=19). Сопоставление условий зимы с зимним выживанием песчанок показало, что для выживания тамарисковых песчанок благоприятны участки, где зима относительно холодная и малоснежная, а для выживания полуденной песчанки предпочтительны участки, для которых характерна более тёплая и многоснежная зима (табл. 169). Прирост тамарисковых песчанок, как видно из той же таблицы, оказался лучше в участках чуть более прохладных и влажных, а у полуденных – в участках более тёплых и сухих. То же отмечено в I части и для численности песчанок.

Таблица 170. Состояние факторов оптимальности в разных частях ареала малых песчанок в Западном Казахстане

Часть ареала	Тамарисковая песчанка					Полуденная песчанка				
	Осен. числ., экз./га	тренды				Осен. числ., экз./ га	тренды			
		Числ.	Прир.	Выжив.	Погода*		Числ.	Прирост	Выжив.	Погода
Оптимум	8.9	Полож.	нет	нет	нет	5.0	От- риц.	нет	нет	Бла- гопр.
Средние условия	6.9	нет	нет	нет	нет	2.0	Поло- жит.	Поло- жит.	нет	нет
Пессимум	4.3–5.2	Нет или отриц.	По- лож. или отриц.	От- риц. или нет	Не- благ.	0.8	От- риц.	Отриц.	нет	нд

*главное направление трендов важных для динамики численности вида погодных факторов (нет – тренды отсутствуют, неблаг. или благ. – преобладание тех или иных трендов). нд - нет данных

Анализируя тренды прироста и выживания песчанок, можно предположить, каким из этих показателей определяются тренды численности на данном участке, а отсюда – выявить механизм движения численности и основные факторы, на него воздействующие. Для обоих видов прироста имеют отрицательный тренд, т. е. постепенно падают в Кызыл-Капкане и Урде, но возрастают у тамарисковой песчанки на стационаре Байгазы. Выживание в Байгазы и Урде не имеет трендов ни у одного из видов, а в Кызыл-Капкане имеется отрицательный тренд выживания у тамарисковой песчанки, но положительный – в Южном песчаном районе. Для показателей выживания полуденной песчанки в этих районах трендов не отмечено. Исходя из этих данных, можно сказать, что фатального падения или резкого роста показателей прироста численности и выживания нет ни в одном из районов, напротив, отрицательные тренды прироста говорят о некоторой стабилизации процессов размножения и смертности в изучаемых популяциях.

Для объединения всех данных о трендах в популяциях малых песчанок в разных по оптимальности частях области мы составили табл. 170.

Из табл. 170 видно, что при положительном тренде численности в оптимальных для тамарисковой песчанки частях области трендов прироста и выживания не наблюдается, также нет трендов погоды, связанных с численностью зверьков. В средних по оптимальности условиях нет трендов рассматриваемых показателей, а в пессимуме ареала тренды численности отрицательные или отсутствуют, прирост может быть разным, а выживание не имеет тренда или он отрицательный при неблагоприятных для вида трендах природных условий. У полуденной песчанки, общая численность которой снижена по сравнению с тамарисковой, в оптимальной части области тренд численности отрицательный, несмотря на благоприятные для вида изменения погодных условий. В средних условиях наблюдается положительный прирост и положительный тренд численности. В пессимальных участках ареала у полуденной песчанки и численность минимальна, и её тренд, как и тренд прироста, меняются в сторону уменьшения. Каков ход размножения малых песчанок в условиях области, в разной степени для них благоприятных? Это рассмотрено в следующем разделе.

1.3.1.4. Размножение малых песчанок

1.3.1.4.1. Фенология размножения

У полуденной песчанки (Мокроусов, 1977) репродуктивная активность в подзоне северных пустынь начинает проявляться в феврале – марте, пик – в апреле-мае, второй – в июле – августе; у тамарисковой песчанки размножение в тех местах также начинается с февраля, пик его приходится на апрель – июнь. По данным Н. Я. Мокроусова и М. Г. Яковлева (1967), размножение полуденных песчанок в Северо-Западном Прикаспии растянуто (февраль – октябрь), в Волго-Уральских песках – более сжато (март-сентябрь), а на севере этих песков – ещё короче (с апреля, Демяшев, 1962, цит. по Мокроусову, Яковлеву, 1967). В годы с тёплой весной размножение начинается раньше, а при тёплой осени может продолжаться до ноября. На востоке Предкавказья размножение идёт круглогодично (Бакеев, 1956, цит. по Мокроусову, Яковлеву, 1967), а в северных Кызыл-Кумах – с апреля по сентябрь, в благоприятных условиях дольше (с марта до октября). Южнее сезон размножения ещё длиннее, но в жаркий период – в июле-августе – возникает летний перерыв в размножении, или интенсивность его снижается.

В Северо-Западном Прикаспии полуденные песчанки размножаются с февраля, беременные самки отмечаются с середины марта, иногда раньше. Первый пик размножения охватывает апрель – май, второй наблюдается в августе (Павлов, 1959 по материалам за 1948–1953 гг.). В центре Волго-Уральских песков (Южный песчаный стационар) второй пик размножения наблюдается в июле (Ралль, 1939). По материалам А. А. Лисицына с соавт. (1964), проводивших исследования малых песчанок на территории Урдинского стационара и ст. Кызыл-Капкан в 1949–1960 гг., беременные самки

встречались у полуденной песчанки с марта до декабря, у тамарисковой песчанки – с марта по ноябрь. В Северо-Западном Прикаспии у полуденной песчанки насчитывалось 203–289 дней размножения за сезон, в среднем 242, т.е. около 8 месяцев (Павлов, 1959в), для Волго-Уральских песков Ю. М. Ралль (1939) приводит цифры, гораздо меньшие: для полуденной песчанки 120–250, в среднем 172, для тамарисковой песчанки – 200–241, в среднем 221 (7.4 месяца). В Туркмении сезон размножения и полуденной, и тамарисковой песчанок длится около 7 месяцев (Марочкина, 2005; Маринина, 2005). Работники УПЧС вели круглогодичные наблюдения за размножением песчанок только в районе стац. Кзыл-Капкан в течение 17 лет (1950–1965 и 1967 гг.), а в Южном песчаном ЛЭР – в течение 9 лет (1950–1952, 1957–1959, 1965–1968 гг.). По этим данным, средняя длина периода размножения была короче и составила для полуденной песчанки на ст. Кзыл-Капкан 4.59 ± 0.27 месяцев, в Южном песчаном ЛЭР – 5 ± 0.55 месяцев, у тамарисковой песчанки – соответственно 4.53 ± 0.33 и 4.4 ± 0.58 месяцев. При этом в районе стационара Кзыл-Капкан, по данным УПЧС, непрерывное размножение длится у полуденной песчанки 3.5 месяца, у тамарисковой песчанки – 3.88 (1950–1967 гг.); в Южном песчаном ЛЭР дольше – соответственно 4.37 и 4 месяца. В центре Волго-Уральских песков, в Северо-Западном Прикаспии, Кзыл-Кумах и других районах непрерывное размножение полуденной песчанки может в случае тёплой зимы длиться 18–20 месяцев, хотя зимой оно протекает вяло. У тамарисковой песчанки этот срок составляет 12–18 месяцев (Мокроусов, 1977).

На ст. Кзыл-Капкан зимнее размножение с декабря по февраль наблюдали 1 год из 17 (5.9%), у тамарисковой песчанки – 2 года из 17 (11.8% лет). В марте и ноябре беременные самки встречались у обоих видов с равной частотой: на ст. Кзыл-Капкан три года из 17 (17.6%); в Южном песчаном ЛЭР соответственно 4 из 9 лет наблюдений (44.4%). Различия статистически недостоверны, но тенденция различий прослеживается отчётливо. Летний перерыв в размножении в Северо-Восточном песчаном ЛЭР отмечен у полуденной песчанки в 12 из 17 лет (64.6%), у тамарисковой песчанки – в 6 из 17 (35.2%), тогда как на юге он наблюдается гораздо реже: на Южном песчаном стационаре для полуденной песчанки – вдвое (3 года из 9, т.е. 33.3%), а для тамарисковой песчанки – тоже реже – 2 года из 9 (22.2%).

В Северо-Восточном песчаном районе (ст. Кзыл-Капкан) у полуденной песчанки пик встреч беременных самок приходится на май в 11 случаях из 18, на апрель – в 1, на июнь – в 4, в августе и сентябре – по 1 разу; у тамарисковой песчанки соответственно: в апреле – 5, в мае – в 11, в июле – 1 случай из 18. Из 6 лет на ст. Новая Казанка (1967, 1980–1981, 1990, 1991, 1996 гг.) зимнего размножения не было ни у одного вида. Дольше сентября не размножались малые песчанки в Урде (1988, 1993, 1996 гг.), как и тамарисковые песчанки в калмыковской пойме р. Урал (1948, 1966, 1967 гг.). На ст. Кзыл-Капкан за 5 лет (1987–1989, 1998, 1999 гг.) отмечено размножение до глубокой осени в 1989 г. (оба вида) и до конца сентября – начала октября в 1987 и 1999 гг. В Южном песчаном ЛЭР за два года в Новом Уштагане (1945 и 1948 гг.) и за два года в Айбасе (1976 и 1977 гг.) тамарисковая песчанка размножалась до конца сентября, а полуденная песчанка – до середины ноября; в целом тамарисковая песчанка размножалась здесь 2 года из 4-х в октябре-ноябре, а полуденная песчанка – 3 года из 4-х. В целом поздне-осеннее размножение встречается у малых песчанок чаще, чем ранне-весеннее. Поздне-осеннее размножение (октябрь-ноябрь) отмечено в Северо-Восточном песчаном ЛЭР ($n=28$) у полуденной песчанки в 42.5% лет, у тамарисковой песчанки – в 13.5%, а в Южном песчаном – в 69.2% лет у полуденной песчанки и в 33.3% лет – у тамарисковой песчанки ($n=13$).

В наших условиях зимнее размножение редко и обычно прерывается в декабре, а большую часть лет нет размножения и в январе – феврале. Так, у полуденной песчанки на ст. Кзыл-Капкан было 2.4% размножающихся самок в декабре 1 раз за 18 лет, а в январе – феврале – ни одной, в Южном песчаном ЛЭР – ни разу не было зимнего размножения, а у тамарисковой песчанки – только дважды и ни разу – зимой в Южном песча-

Таблица 171. Фенология размножения тамарисковой песчанки в Западно-Казахстанской области

Район (ЛЭР)	Год	Конкретные сроки			Средние по ЛЭР сроки		
		1-я берем. самка	1-я корм. самка	1-й сеголеток	1-я берем. самка	1-я корм. самка	1-й сеголеток
Джангалинский (станция Новая Казанка)	1961	1-я дек. апреля	-	-	5.04	17.04	16.05
	1965	30.03	-	1-я дек. мая			
	1990	1.04	-	-			
	1991	5.04	-	-			
	1995	6.04	-	-			
	1996	8.04	-	-			
	1997	5.04	17.04	-			
Урдинский	1988	5.04	-	-	5.04		
Северо-Восточный песчаный (стац. Кзыл-Капкан)	1977	-	-	8.04	15.04	13.04	6.05
	1988	9.04	12.04	11.05			
	1989	12.04	19.04	5.05			
	1991	28.03	-	18.05			
	1992	27.03	10.04	4.05			
	1998	11.04	5.05	14.05			
Южный песчаный (стац. Новый Уштаган, Айбас)	1937	28.03	22.04	17.05	28.03	15.04	5.05
	1977	23.03	2.04	30.04			
	1988	-	7.04	24.04			
	1991	29.03	19.04	-			
	1992	2.04	21.04	-			

ном ЛЭР. Декабрьское размножение полуденной песчанки на ст. Кзыл-Капкан наблюдали А. А. Лисицын с соавт. (1964), когда размножалось 0.1% самок.

Данные по фенологии, которыми мы располагаем, показаны в табл. 170 (для тамарисковой песчанки) и в табл. 171 (для полуденной песчанки).

Из табл. 171 видно, что у тамарисковой песчанки первые беременные и кормящие самки наблюдаются везде в среднем в одни и те же сроки – 7 апреля и 16–29 апреля соответственно. Первые молодые выходят в 1 декаде мая – раньше всего – в Южном песчаном ЛЭР, позже – на ст. Новая Казанка и ещё позже – на ст. Кзыл-Капкан.

Из табл. 172 видно, что у полуденной песчанки первые за сезон беременные самки встречаются с 23 марта по 21 апреля, обычно в 1-й декаде апреля, в Южном песчаном ЛЭР – раньше всего, в среднем 2 апреля, на стационарах Кзыл-Капкан и Новая Казанка – позже – 7–9 апреля. Первые молодые появляются раньше всего на юге – в среднем 3 мая, позже – в Северо-Восточном песчаном ЛЭР – 17 мая и ещё позже – на ст. Новая Казанка – 19 мая. Сроки появления первых беременных самок сходны у обоих видов, но сильно колеблются у полуденной песчанки. Первые молодые везде появляются несколько раньше

Таблица 172. Фенология размножения полуденной песчанки в Западно-Казахстанской области

Район	Год	Конкретные сроки			Средние по ЛЭР сроки		
		1-я берем. самка	1-я корм. самка	1-й сего-леток	1-я берем. самка	1-я корм. самка	1-й сего-леток
Джангалинский (стационар Новая Казанка)	1965	3-я дек. марта	-	1-я дек. мая	6.04	29.04	1 дек. мая
	1990	31.03	-	-			
	1991	2.04	-	-			
	1995	14.04	-	-			
	1996	8.04	-	-			
	1997	5.04	29.04	-			
Урдинский	1988	7.04	-	-	7.04	13.04	10.05
Северо-Восточный песчаный (стац. Кызыл-Капкан)	1977	-	-	23.04			
	1988	9.04	9.04	25.04			
	1989	21.04	2-я дек. мая	19.05			
	1991	29.03	-	18.05			
	1992	31.03	17.04	14.05			
1998	11.04	8.05	14,05				
Южный песчаный (стац. Новый Уштаган, Айбас)	1937	14.04	23.04	15.05	2.04	16.04	2.05
	1977	23.03	2.04	21.04			
	1988	-	22.04	29.04			
	1991	29.03	-	-			
	1992	28.03	-	-			

у полуденной, чем у тамарисковой песчанки. В Южном песчаном ЛЭР первая повторная беременность отмечена около 12 мая, первая беременная сеголетка – с 31 мая, первые кормящие сеголетки – с 10 июня. Последняя беременная самка тамарисковой песчанки на ст. Новая Казанка поймана 19 сентября (1965) – в начале октября (1943), а полуденной песчанки – в Южном песчаном ЛЭР в 1-й декаде октября (1965), на ст. Новая Казанка – в 1-й декаде августа (1943).

Таким образом, у тамарисковой песчанки сезон размножения в целом короче, позднее-осеннее и зимнее размножение встречаются реже, чем у полуденной песчанки; на юге сезон размножения у обоих видов удлиняется, а зимнее размножение чаще имеет место. Летний перерыв в размножении у полуденной песчанки случается в среднем почти вдвое чаще (15 случаев из 26, т.е. 57.7%), чем у тамарисковой песчанки (8 из 21 года соответственно, 38.1%).

1.3.1.4.2. Основные характеристики размножения

Основные характеристики размножения малых песчанок приведены в табл. 173.

1.3.1.4.3. Размер выводка

Для тамарисковой песчанки выводок составляет в Туркмении – 4.2 (Марочкина, 2005), а в подзоне северных пустынь 4.5–5.1 эмбриона на 1 беременную самку (Мокроусов, 1977). В наших условиях многолетний средний размер выводка был больше, от 5.09 до 6.14, а в среднем по области для вида составил $5,335 \pm 0.049$ (табл. 173). Таким образом, к северной периферии ареала плодовитость тамарисковой песчанки повышается. Средний многолетний размер выводка у тамарисковой песчанки был выше в Волго-Уральском междуречье, чем в Зауралье, исключая пойму р. Урал. В пойме на обоих берегах многолетний средний размер выводка был одинаков и составил 6.129 ± 0.190 (21 точка-лет). Это максимальный для области показатель. Минимальный размер выводка характерен для Заурального пустынного ландшафтно-экологического района (5.09), небольшой размер выводка отмечен в Южном песчаном районе и в окрестностях стационара Урда (5.18–5.19), как видно из табл. 173. Наиболее устойчивый размер выводка (по величине коэффициента вариации, табл. 173) отмечен на севере Волго-Уральских песков (стац. Новая Казанка) и в Южном песчаном районе, а сильнее всего колеблется этот показатель на северной окраине Волго-Уральских песков, в окрестностях стац. Байгазы.

Слабый осенний подъём размера выводка приходился на ст. Кзыл-Капкан на август – октябрь у полуденных или на сентябрь – октябрь – у тамарисковых песчанок.

В 1949–1960 гг. в Урде у тамарисковых песчанок выводок был минимален (4.78), позже в тех же местах возрос до 5.07. На стац. Кзыл-Капкан многолетний средний размер выводка возрос от 5.14 в 1949–1960 гг. до 5.31 в 1965–1999 гг.

Таким образом, в Западно-Казахстанской области и её окрестностях размер выводка тамарисковой песчанки заметно крупнее, чем в северной пустыне.

В Туркмении величина выводка колеблется от 5.2 на юге республики до 6.4 в Центральных Каракумах (Маринина, 2005).

Н. Я. Мокроусов, М. Г. Яковлев (1963) рассмотрели особенности размножения полуденной песчанки в разных частях ареала: 1) Волго-Уральское междуречье – участок с высокой численностью, 2 экз./га, кратностью колебаний численности около 6. Здесь длительность периода размножения составляет 7–8 месяцев, СЧЭ = 8.6–8.7 на 1 самку. 2) островные поселения в Восточном Предкавказье и Северо-Западном Прикаспии. Численность здесь ниже, период размножения круглогодичный, СЧЭ максимален, равен 8.3–9.9 на 1 самку; 3) северная подзона пустыни. Численность еще ниже, после суровых зим и сильных засух зверьки исчезают. Колебания численности более сильные. Размножение длится 7–8 месяцев, СЧЭ снижено, составляет 6.3–6.8 на 1 самку (позднее тот же автор охарактеризовал средний размер выводка здесь как 5–6, Мокроусов, 1977). В южной пустыне (южные Кызылкумы) численность ниже и менее устойчива, размножение длится 7–8 месяцев, круглогодичному размножению мешает летняя жара. Размер выводка уменьшен: 5.8 на 1 самку. В целом можно считать Волго-Уральские пески оптимумом полуденной песчанки на севере ареала.

По нашим данным, в северной половине Волго-Уральских песков размер выводка полуденной песчанки оказался меньше, чем по предыдущим данным и составил 5.55 ± 0.07 , $n = 122$ точка-лет (многолетняя средняя). При этом он был максимальным в Урде (5.71, табл. 173), несколько меньше – в Южном песчаном районе (5.56) и на стац. Новая Казанка (5.50), снижен – в Зауралье (5.34), ещё ниже был, по нашим данным, в районе Байгазы (5.22) и оказался минимальным в Северо-Западном Прикаспии – 5.0 (Павлов, 1959в), в противоречие с данными Мокроусова, Яковлева (1963). Наиболее устойчивый (по CV) размер выводка наблюдали на стац. Новая Казанка и Байгазы, по окраинам Волго-Уральских песков (CV) – 10.4–10.9% и в центре песков (Южный песчаный район) – 11.6%, в остальных участках – около 15%, максимальные колебания отмечены в наименее благоприятном участке – Урде (18.7%). Тренды величины выводка для полуденной песчанки не рассчитывались.

Таким образом, на северной окраине ареала у малых песчанок сокращён период размножения, особенно у полуденной песчанки. Это сказывается на числе выводков и, в конеч-

Таблица 173. Основные характеристики размножения малых песчанок Западно-Казахстанской области (n – количество точек-лет), 1937–1998

Район, стационар	Показатель	Тамарисковая песчанка			Полуденная песчанка		
		СЧЭ*	ИР**	ПИР***	СЧЭ*	ИР**	ПИР***
Южный песчаный (стац. Новый Уштаган, Айбас, Сасык-Тау)	M±m	5.175± 0.165	37.39± 2.69	203.1± 16.5	5.59± 0.124	37.64± 2.69	221.5± 21.8
	CV,%	9.82	38.05	42.95	11.64	46.09	109.25
	n	30	28	28	27	27	25
Северо-восточный песчаный (стац. Кызыл-Капкан)	M±m	5.627± 0.106	38.63± 3.40	201.0± 22.9	5.526± 0.170	40.27± 3.66	213.2± 29.12
	CV,%	11.02	47.44	52.17	15.96	42.61	54.62
	n	34	29	21	27	22	16
Северная часть песков (стац. Новая Казанка, Кисык-Камыш)	M±m	5.253± 0.069	34.72± 1.36	174.9± 9.1	5.497± 0.094	43.95± 2.01 28.26	243.6± 13.7 33.37
	CV,%	8.19	25.88	33.99	10.37		
	n	39	44	42	37	38	35
Северо-западная часть Волго-Уральских песков (стац. Урда, Терень-Кудук)	M±m	5.194± 0.105	33.67± 2.60	153.7± 13.3	5.710± 0.224	40.00± 2.90	236.1± 24.0
	CV,%	12.34	45.71	40.66	18.74	33.20	109.93
	n	37	35	22	23	21	21
Северо-восточная окраина песков (стац. Байгазы)	M±m	5.215± 0.179	39.49± 3.34	218.89± 20.56	5.221± 0.124	28.23± 3.22	144.1± 15.6
	CV,%	18.22	46.31	43.05	10.92	44.22	41.93
	n	28	30	21	21	15	15
Правобережная пойма р. Урал	M±m	6.143± 0.261	31.51± 4.00	231.5± 25.2	-	-	-
	CV,%	15.90	52.40	34.36			
	n	14	17	10	-	-	-
Волго-Уральское междуречье в целом	M±m	5.387± 0.054	35.40± 1.16	186.6± 7.2	5.164± 0.073	39.32± 1.205	219.6± 9.17
	CV,%	12.36	40.68	42.6	14.97	37.53	43.59
	n	182	135	144	135	123	112
Левобережная пойма р. Урал	M±m	6.100± 0.227	46.87± 5.37	299.7± 14.7	-	-	-
	CV,%	10.74	-	-			
	n	7	3	2	-	-	-
Зауральный пустынный ЛЭР (Бийрюки, Тайсуган, Бескалинские пески)	M±m	5.094± 0.203	39.38± 4.28	213.6± 30.4	5.344± 0.214	48.27± 4.22	247.1± 23.5
	CV,%	15.92	44.85	49.35	12.03	27.66	23.30
	n	16	17	12	9	10	6
Всё Зауралье	M±m	5.234± 0.127	38.88± 2.75	214.2± 18.9	5.344± 0.214	48.27± 4.22	247.1± 23.5
	CV,%	15.36	43.06	47.30	12.03	27.66	23.30
	n	123	20	14	9	10	6

Район, стационар	Показатель	Тамарисковая песчанка			Полуденная песчанка		
		СЧЭ*	ИР**	ПИР***	СЧЭ*	ИР**	ПИР***
По всей области	M±m	5.335±0.049	36.35±1.05	193.5±6.7	5.549±0.070	41.48±1.37	232.2±9.7
	CV,%	13.27	41.62	44.44	13.91	34.98	42.39
	n	328	203	158	174	133	118

* СЧЭ – среднее число эмбрионов на 1 беременную самку; ** ИР – интенсивность размножения, % беременных самок; ПИР – показатель интенсивности размножения, произведение СЧЭ на ИР.

ном итоге, на численности зверьков. Число эмбрионов, по нашим данным, в целом по области составляет у полуденной песчанки 5.5, у тамарисковой песчанки – 5.4. У тамарисковой песчанки размножение угнетено в Урде: снижен размер выводка по сравнению с северо-восточной частью песков: 4.78 и 5.14 соответственно (по Лисицыну, 1964), а по нашим данным за более длинный срок, соответственно, 5.194 и 5.627. В Северо-Западном Прикаспии (Павлов, 1959в) и сезон размножения (оба вида), и размер выводка (у обоих видов) в целом больше, чем на севере и в центре Волго-Уральских песков.

1.3.1.4.4. Интенсивность размножения

По нашим данным, многолетний средний процент беременных самок в мае (месяц максимального размножения) по Западно-Казахстанской области составил 36.35% у тамарисковой песчанки и был несколько выше – 41.48% – у полуденной. Осеннего подъема процента беременных самок за эти годы выявлено не было.

В Западном Казахстане процент беременных самок в месяц максимального размножения (интенсивность размножения) у тамарисковой песчанки оказался наиболее высоким в Зау-

Таблица 174. Тренды показателей размножения малых песчанок в Западно-Казахстанской области (1937–2006 гг.). y_1 – среднее число эмбрионов, y_2 – процент беременных самок, y_3 – ПИР; x – порядковый номер года, начиная с 1937 г

Стационар или ландшафтно-экологический район, годы	Тамарисковая песчанка	Полуденная песчанка
Южный песчаный, 1937–2006 гг.	$y_1 = -20.3306 + 0.0130x$; $R=0.264$, $p \leq 0.031$	–
Кзыл-Капкан 1950–1998 гг.	$y_2 = e^{0.4502} x^{0.8629}$; $R=0.749$, $p=0$	$y_2 = 5.768 + 0.8598x - 0.007769x^2$; $R=0.465$, $p=0$
	$y_3 = 1113 - 2.355x + 0.3227x^2 - 0.006767x^3$; $R=0.404$, $p \leq 0.023$	–
Байгазы, 1937–2006 гг.	–	$y_2 = 17.63746 + 0.9277x$; $R=0.278$, $p \leq 0.036$
	–	$y_3 = 85.2215 + 5.16639x$; $R=0.294$, $p \leq 0.030$
Новая Казанка, 1937–2006 гг.	$y^3 = 137.4967 + 1.3142x$; $R=0.185$, $p \leq 0.0558$	–

ральном пустынном районе (39.38%), на левобережной пойме р. Урал – 46.87% (но здесь данные м. б. ошибочными из-за недостатка материала) и на стац. Байгазы: 39.49%. Довольно высокой была также интенсивность размножения в окр. стац. Кзыл-Капкан (северо-Восточный песчаный район) – 38.6% и в центре Волго-Уральских песков (Южный песчаный район) – 37.39; меньше – на севере Волго-Уральских песков (стац. Новая Казанка и окрестности) – 34.7%, минимальная интенсивность размножения оказалась в правобережной пойме р. Урал (31.5%).

В Северо-Западном Прикаспии в апреле-мае процент беременных самок полуденной песчанки не превышал 20.3%, а в августе составлял 31%, т.е. осенью был выше, чем весной (Павлов, 1959в). В Туркмении беременными было максимум 24–38.6% самок (Маринина, 2005). В Западно-Казахстанской области полуденные песчанки размножались наиболее интенсивно в Зауральном пустынном районе (пески Бийрюк, Бескали, Тайсуган) – 48.3%, и на севере Волго-Уральских песков (окр. стац. Новая Казанка) – 43.95%. Наименее активное размножение (28.2%) отмечено в окр. стац. Байгазы. При этом наиболее стабильным показателем интенсивности размножения был в Зауральном пустынном районе (27.7%) и на севере Волго-Уральских песков (стац. Новая Казанка, 28.26%), а менее всего устойчивым – в Южном песчаном районе (46.1%) и на стац. Байгазы (44.2%).

1.3.1.4.5. Продуктивность популяции

Условный показатель продуктивности популяции (ПИР) более полно характеризует размножение. Хотя малые песчанки – полиэстральные виды, подавляющая часть поголовья производится в начале сезона размножения, так что ПИР вполне может характеризовать годовую интенсивность размножения. Согласно этим данным, у тамарисковой песчанки в среднем по области ПИР ниже, чем у полуденной песчанки (соответственно 193.5 и 232.2 эмбр. на 100 беременных самок, при сходной вариабельности показателя. Различие между видами статистически достоверно ($t=3.28$). У тамарисковой песчанки наибольший ПИР выявлен в поймах по обоим берегам р. Урал (299.7 и 231.5), минимальный – на стационарах Новая Казанка (174.9) и Урда (153.7). При этом в районе пойм р. Урал отмечена и наибольшая стабильность показателя (CV до 34.4%), а наибольшие колебания – в Северо-Восточном песчаном районе (52.2%). Для полуденной песчанки наибольший ПИР выявлен в Зауральном пустынном районе (247.1) и на севере Волго-Уральских песков (243.6), минимальное размножение было на стационаре Байгазы (144.1). При этом наиболее стабильным было размножение в Зауральном пустынном районе (23.3%) и в окр. стац. Новая Казанка (CV= 33.4%), а наименее устойчивым – в окр. стац. Урда (109.9%) и в Южном песчаном районе (109.3%).

1.3.1.4.6. Число выводков

Для малых песчанок характерно несколько выводков у зимовавших самок и 1–2 выводка – у сеголеток. Так, Ю.М. Ралль с соавт. (1936) отмечает, что у полуденных песчанок в Волго-Уральских песках бывает до трёх выводков. В 1935 г., по наблюдениям этих авторов, две трети зимовавших самок принесла по два выводка, а одна треть – по три. Среди сеголеток первый выводок эти авторы отмечают у 96% самок, а второй – у 13.5%. К сожалению, в дальнейшем на эту сторону размножения песчанок зоологи не обращали внимания, и других данных о числе выводков у песчанок у нас нет.

1.3.1.4.7. Тренды показателей размножения малых песчанок

Анализ трендов показателей размножения малых песчанок (табл. 174) показал, что на стационарах Урда и Калмыково (в пойме р. Урал), в южном Зауралье трендов не наблюдается, тогда как в Южном песчаном ЛЭР имеет место достоверная тенденция постепенного

увеличения размера выводка тамарисковой песчанки со временем от середины к концу XX в. На стационаре Кзыл-Капкан постепенно возрастают интенсивность размножения (% беременных самок) и ПИР у тамарисковой песчанки, и только первый показатель – у полуденной песчанки. На стационаре Байгазы за тот же период постепенно, но достоверно возрастает процент беременных самок и ПИР в популяции полуденной песчанки; на стационаре Новая Казанка – только ПИР у тамарисковой песчанки.

1.3.1.4.8. Факторы, влияющие на размножение

Внезапное резкое похолодание может резко сократить размножение, особенно у полуденной песчанки. Так, Н. И. Тропин (1967) приводит подобный пример для окрестностей посёлка Досанг Астраханской области. В апреле 1965 г. в результате внезапного снижения температуры до $-3-4^{\circ}\text{C}$, сопровождавшегося ветром и выпадением снега высотой 6–9 см, до 1 м в понижениях рельефа, у полуденных песчанок произошло уменьшение процента беременных самок от 37% (до похолодания) до 1.6%, и лишь в конце месяца эта цифра возросла до 16%. В обычные же годы шло постепенное увеличение процента беременных самок от 1-й ко 2-й декаде, нередко и до 3-й декады. Часто встречалась резорбция эмбрионов. В 1965 г. произошло резкое снижение численности полуденной песчанки по сравнению с другими годами. Сходные изменения (падение процента беременных самок, резорбция эмбрионов) в результате похолодания возникли и у тамарисковых песчанок, но они были гораздо менее выражены, что говорит о большей чувствительности полуденных песчанок к снижению весенних температур, большей их требовательности к теплу.

1.3.1.4.9. Размножение в разных по оптимальности участках ареала в Западно-Казахстанской области

Показатели размножения песчанок в разных по оптимальности частях ареала в пределах изучаемой области, составленные на основе данных табл. 173, показаны в табл. 175.

Сопоставляя табл. 173 и 175, можно заключить следующее. Для тамарисковой песчанки в оптимуме ареала с постоянно высокой численностью и положительным трендом численности наблюдается максимальный размер выводка, а участие самок в размножении минимально. Продуктивность популяции средняя при хорошем выживании и минимальном уровне прироста. Трендов прироста и выживания нет. Средние по благоприятности участки ареала при небольшом размере выводка и небольшом участии самок в размножении характеризуются средними показателями прироста и зимнего выживания, стабильностью или, местами, нарастанием продуктивности популяции при высоком её уровне. Иногда здесь могут наблюдаться отрицательные тренды численности и прироста. В малоблагоприятном участке ареала на северо-востоке Волго-Уральских песков численность невысока, трендов её не наблюдается. Размер выводка и участие самок в размножении велики, продуктивность популяции максимальная. При этом здесь наблюдается положительный тренд участия самок в размножении и ПИР. Прирост популяции велик, но его тренд отрицательный. Выживание среднее, тренда не имеет. В пессимуме ареала (стац. Байгазы, Южный песчаный район) при минимальной и не имеющей многолетнего тренда численности размер выводка минимален, но имеет тенденцию к увеличению, а участие самок в размножении максимально. Продуктивность популяции средняя, без тренда. Выживание среднее или максимальное, тренды численности и выживания положительные или отсутствуют.

Таким образом, у тамарисковой песчанки только в оптимуме ареала наблюдается положительный тренд численности. Участие самок в размножении увеличивается от оптимума к пессимуму, а размер выводка уменьшается. Прирост популяции увеличивается от оптимума к пессимуму, в участках средней и низкой благоприятности может возникать отрицательный тренд прироста; в этих же участках выживание минимальное, а в пессимуме ареала – максимальное, и только там отмечается положительный тренд выживания. Среди двух основных параметров размножения этого вида размер выводка более стаби-

Таблица 175. Параметры численности, выживания и прироста малых песчанок в различных по благоприятности участках Западно-Казахстанской области

Степень благоприятности участка для вида	Стационар	Среднее число эмбрионов на 1 берем. самку	% беременных самок в среднем за сезон	Репродуктивное усилие ПИР
Тамарисковая песчанка				
Оптимальный	Пойма р. Урал, правый и левый берега	6.123	33.82	207.08
Средний по оптимальности	Новая Казанка, пески Бийрюк-Тайсуган Урда	5.194	35.163	182.64
Мало благоприятный	Кзыл-Капкан	5.627	38.63	217.37
Пессимальный	Байгазы, Новый Уштаган	5.194	38.48	199.87
Полуденная песчанка				
Оптимальный	Новый Уштаган	5,559	37.64	209.24
Средний по оптимальности	Кзыл-Капкан, Н. Казанка	5,509	42.6	234.68
Мало благоприятный	Байгазы	5,221	28.23	147.39
Пессимальный	Урда, пески Бийрюк-Тайсуган	5,607	42.67	239.25

лен и отражает оптимальность условий (выше там, где лучше), тогда как интенсивность размножения самок – мобильный фактор, обеспечивающий восполнение гибели зверьков при ухудшающихся условиях и снижение энергетических затрат популяции в благоприятных условиях. Положительный тренд размера выводка имеет место в пессимуме ареала (Южный песчаный район), а тренды интенсивности размножения и ПИР – в малоблагоприятном участке, что не обеспечивает, однако, увеличения прироста и численности.

У полуденной песчанки в оптимуме ареала численность максимальна, тренда не имеет. Прирост минимален и наиболее стабилен, тренда его также нет. Выживание среднее, размер выводка довольно высок, интенсивность размножения средняя, как и продуктивность. В среднем по благоприятности участке численность заметно ниже, прирост и выживание повышены. Размер выводка минимален, интенсивность размножения самок и продуктивность популяции высокие, процент беременных самок имеет положительный тренд, но ПИР при этом такого тренда не имеет, а прирост имеет отрицательный тренд. В мало благоприятном участке численность ещё ниже и менее устойчива, бывает положительный тренд численности весной и осенью, прирост и выживание максимальны, все показатели размножения минимальны, но при этом наблюдается положительный тренд процента беременных самок и продуктивности популяции. В пессимуме ареала численность минимальна, её тренды отсутствуют или отрицательны, все рассмотренные параметры размножения максимальны, ПИР постепенно уменьшается (имеет отрицательный тренд). При этом прирост популяции средний (что может быть следствием плохого выживания сеголеток), а зимнее выживание минимальное. Нестабильность (по CV) прироста и выживания нарастают от оптимума к пессимуму.

Таким образом, у полуденной песчанки не наблюдается связи размера выводка с уровнем оптимальности участка ареала, как это имеет место у тамарисковой песчанки. Стабильно положительных трендов численности по участкам ареала нет, но есть нарастание отрицательных трендов численности по мере ухудшения условий. Имеются тренды нарастания интенсивности размножения, это находит отражение в увеличении прироста. Стабильность численности, прироста и выживания падают от оптимума к пессимуму. В пессимуме ареала размножение наиболее интенсивно, но плохое выживание не позволяет численности подняться выше минимального уровня.

Общим для обоих видов песчанок является увеличение прироста популяции от оптимума к пессимуму, что сопровождается ростом нестабильности численности, прироста и выживания. Однако в реакции размножения на ухудшение условий есть видовые различия: тамарисковая песчанка реагирует на ухудшение условий снижением величины выводка и ростом интенсивности размножения. У полуденной песчанки по мере ухудшения условий снижаются и размер выводка и интенсивность размножения, а отсюда и ПИР, а в пессимуме ареала все параметры размножения резко возрастают, как это наблюдалось нами в случае ухудшения условий жизни малого сулика в Волго-Уральских песках в 1980–1990-х гг. и включалось «форс-мажорное» размножение. При этом плохое выживание сеголеток мешает зверькам существенно повысить численность.

1.3.1.5. Состав популяции

По данным Ю. М. Ралля (1941), доля самок в популяции тамарисковой песчанки на территории Южного песчаного стационара в 1935–1937 гг. составляла летом и осенью 42.5%. Относительно полуденной песчанки тот же автор (Ралль, 1939) приводит следующие результаты: среди 22918 экз., добытых в те же годы, самки составляли 44%, а самцы – 56%. Более поздние данные представлены в табл. 176, построенной на архивных материалах УПЧС.

Из табл. 176 видно, что и в этом случае доля самцов в популяциях обоих видов превышала таковую самок. При этом ниже всего доля самок была в центре Волго-Уральских песков (Южный песчаный район, стац. Новый Уштаган). По материалам П. П. Зинина (неопубликованные данные А. А. Лисицына с соавт. из архива УПЧС), в лаборатории от 149 полуденных песчанок из Волго-Уральских песков был получен приплод в 815 детёнышей, среди них доля самок составила 47.9%, а самцов – 52.1%. В 1950–1965 гг. в Волго-Уральских песках доля самцов составила весной 64%, летом – 66, осенью – 60, а зимой была ниже всего – 57%. Соответственно, доля самок была ниже весной и летом, а осенью и зимой возросла.

В последующие годы осенью 1978–1989 гг. на стационарах Калмыково (пойма р. Урал), Кзыл-Капкан, Айбас доля самцов полуденной песчанки составила 52.3, а у тамарисковой песчанки – 53.3% (по 483 и 622 зверька соответственно). В 1993–1999 гг. в популяции тамарисковой песчанки на стац. Кзыл-Капкан доля самцов составила 57.5%, а самок – 42.5% за весну и осень вместе; весной доля самцов была несколько выше, чем осенью.

Таким образом, во всех рассмотренных участках Волго-Уральских песков в разные сезоны года и в различные отрезки лет в популяциях обоих видов сохраняется преобладание самцов.

Тамарисковые песчанки живут в природе до 28–30 месяцев, но в среднем 7–8 месяцев (Ралль, 1941). Бахтигозин, Крючков с соавт. (1961) после кольцевания и выпуска полуденных песчанок на волю вылавливали их иногда даже через 3 года. Н. И. Тропин (1965) из 1114 помеченных песчанок добыл 7: самцов в возрасте 19, 19, 25, 3 и 44 месяца (в среднем 22 мес.) и самки – в возрасте 25 и 60 месяцев, т.е. в природе эти зверьки могут жить до 5 лет, хотя, конечно, такое долгожительство бывает достаточно редким.

Возраст малых песчанок определяли только в весной 1977 г. на стац. Айбас (табл. 177):

Из этой таблицы видно, что у тамарисковой песчанки и у самцов и у самок весной среди половозрелых преобладали более молодые самки возрасте 6–8 месяцев. При этом

Таблица 176. Соотношение полов в популяциях тамарисковой песчанки в различных частях Западного Казахстана в 1950–1965 гг. (n – число просмотренных зверьков)

Сезон	СЗ Прикаспий		Южный песчаный р-н		Стац. Кзыл-Капкан		Стац. Новая Казанка		Стац. Урда	
	n	% ♀	n	% ♀	n	% ♀	n	% ♀	n	% ♀
Весна	3353	35	163583	37	33635	34	15587	36	10278	33
Лето	1926	35	29288	36	12096	34	10300	31	6047	33
Осень	4414	47	232046	42	56773	44	35048	44	17053	46
Зима	935	47	21035	31	3636	42	3664	47	1648	47
всего	10628	41	442952	39	106140	40	64599	40	35026	40

Таблица 177. Возрастной состав весенних популяций малых песчанок на стац. Айбас в 1977 г. (абсолютное число зверьков)

Возраст, мес.	Тамарисковая песчанка		Полуденная песчанка	
	самцы	самки	самцы	самки
6–8	18	15	8	7
12	5	12	15	12
12–18	2	2	3	6
24	–	1	–	–
Просмотрено зверьков	25	30	26	25

Таблица 178. Возрастной состав в популяции полуденных песчанок. 1935–1937 гг. (стац. Новый Уштаган)

месяц	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Взрослые	100	100	99.9	98.8	86	59.2	47.7	40.4	15	6.1	5.6	4.5
полузрелые	0	0	0	0.6	5.3	28.5	44.7	49.4	68	86.6	93.8	95.5
юные	0	0	0.1	0.6	8.7	12.3	7.6	10.2	16.5	7.3	0.6	0

доля более старых особей была выше среди самок, чем среди самцов. У полуденных песчанок основное место в пробе занимали песчанки среднего возраста (годовалые). Судя по этим данным, средний возраст у тамарисковой песчанки составил около 8.9 мес. у самцов и 10.3 – у самок, а среди полуденных песчанок средний возраст оказался более высоким, чем среди тамарисковых: 11.2 мес. для самцов и 12 мес. – для самок.

Изменение долей зверьков разных возрастных групп (взрослые, полузрелые, юные) для полуденной песчанки представлено в табл. 178 (по: Ралль, 1939).

Из табл. 178 видно, что ювенильные зверьки попадают в центре Волго-Уральских песков с марта до ноября, а максимум их встречаемости в популяции приходится на июнь (12.3%) и особенно сентябрь (16.5%). Доля взрослых в год наблюдений падала от 100 в январе-марте до 0 в декабре, а доля неполовозрелых зверьков соответственно возрастает. В июле доли взрослых и полузрелых зверьков примерно равны.

По данным расчёта соотношения числа половозрелых и неполовозрелых особей в популяции тамарисковой песчанки на ст. Кзыл-Капкан за 1993–1999 гг. (архив УПЧС) весной непо-

ловозрелые зверьки единичны. К осени часть сеголеток вступает в размножение. В целом в октябре доля неполовозрелых самок составляет 11.1% (в отдельные годы до 51.8%).

Сопоставление доли самок в весенней популяции тamarисковой песчанки в целом по всем стационарам (x) с максимальным ПИР за сезон показало, что, чем больше доля самок в популяции, тем выше будет ПИР (y): $y = 37.5x - 1316$; $r = 0.779$, $R = 0.606$, $F = 9.24$ и $p = 0.0003$, $n = 14$.

1.3.2. Большая песчанка

Как уже отмечалось ранее, в ч.1, для изучаемого региона характерно недавнее вселение большой песчанки на юго-восток области, в места, ранее заселённые, но в предыдущие 1–2 века покинутые видом. В настоящее время песчанка вновь заселила эти места, и численность её от 70-х гг. XX в. до 2000х годов значительно возросла (рис. 153). Интересно проследить, как проходило размножение и другие популяционные процессы в условиях наращивания численности и активного расселения.

1.3.2.1. Размножение

Размножение большой песчанки в области прослежено с 1976 г. (табл. 179). Обычно большие песчанки начинают размножение в конце марта-апреле; весной оно идёт наиболее интенсивно; постепенно спадая, размножение длится до сентября-октября. Первые беременные самки отмечаются в середине апреля, первые кормящие – 21–27 апреля, в некоторые годы возможны отклонения от этих сроков. Массовое щенение идёт с конца апреля иногда до начала июня. Молодые впервые выходят из нор 15–20 мая, но в некоторые годы раньше. Массовый выход молодых приходится на вторую половину мая – начало июня. Первая повторно беременная самка наблюдалась в конце апреля, в другие годы в начале – середине июня. Повторно беременные взрослые самки встречаются до конца июля. Позже основную массу популяции составляют сеголетки. Повторная беременность встречается весной примерно у 40% самок. В апреле 1977 г. отмечалось 28.1% повторно беременных самок, в мае – 20, в июне – 71.5, в июле – 20%. Осенью среди зверьков 81.8% составляют сеголетки. Среди сеголеток осеннее размножение наблюдается у 9–16%.

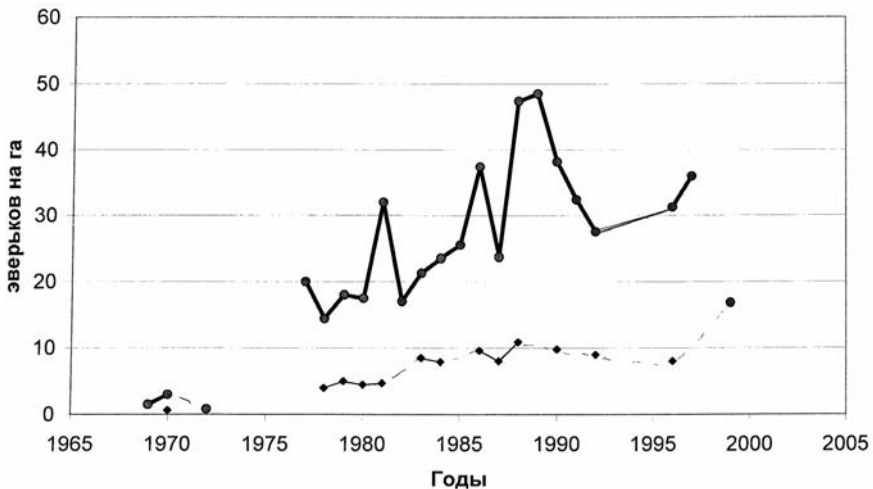


Рис. 153. Изменения численности большой песчанки по годам в Западно-Казахстанской области (весной и летом).

Существенной особенностью процесса размножения у больших песчанок является совмещение процессов лактации и новой беременности (Леонтьева, 1961). Было показано, что совмещение этих процессов ведёт к задержке имплантации яйцеклеток. Без совмещения лактации и беременности имплантация происходит на 6–8 сутки, а при совмещении может задерживаться до 5–10 суток (т.е. происходит на 11–18 сутки после спаривания). В год у большой песчанки может быть до 5 помётов. Беременность длится 24 суток, а при совмещении с кормлением – 29–34 суток.

По литературным данным, период непрерывного размножения в Северо-Восточном Прикаспии составляет 12–18 декад, в Южном Прибалхашье – 11–18, а устойчивое размножение длится 8–11 и 6–13 декад соответственно. В районе наших работ период непре-

Таблица 179. Характеристика размножения, выживания и прироста больших песчанок в Западно-Казахстанской области

Год	ИР	СЧЭ	ПИР	УПП ²	ВЫЖ	ПР ³
1962	58.33	6.3	367.48	–	–	–
1970	43.85	8.57	372.7	223.6	0.4	5.0
1970	50	9.3	465	–	–	–
1971	50	5	250	–	–	–
1974	25	5.2	377	–	–	–
1976	83	5.5	592	–	–	–
1977	93.6	6.9	645.7	–	–	–
1978	82.6	5.6	462.8	1851.2	0.2	3.6
1979	35.8	7.7	276	1380	0.347	3.6
1980	45.2	7.8	353	1588.5	0.25	3.89
1981	64.7	7.2	474	2227.8	0.269	6.81
1982	45	7.9	368	–	–	–
1983	54.8	7	378	3213	0.5	2.51
1984	84	7.2	360	2844	0.37	2.97
1986	–	–	493	4732.8	0.376	3.90
1987	–	–	370	2960	0.214	2.96
1988	–	–	540	5886	0.46	4.35
1990	85	6.2	527	5164.6	0.202	3.90
1991	87.2	6.6	575.5	–	–	–
1992	71	7.1	504.1	4536.9	0.78	3.06
1996	89.1	5.9	525.7	4205.5	–	3.91
1997	61.4	7.7	472.8	–	0.203	–
1998	50	–	–	–	–	–
M±m	61.15±5.39	6.86±0.26	431± 24.58	–	0.320± 0.027	3.88±0.30
CV	38.4	16.4	26.1	–	30.53	28.3

² – Показатель интенсивности размножения на 1 га; ³ – прирост; прочие обозначения см. таблицу 173

рывного размножения сходен с таковым в Северо-Восточном Прикаспии, северную часть которого он и составляет. Размножение идёт с апреля до августа – октября. Пиков размножения обычно два – апрельский (самый высокий) и июльский (ниже). Осенью размножение постепенно затухает. На Мангышлаке период размножения из-за быстро наступающей жары короток – с марта по июнь. При влажных и прохладных условиях весной и летом размножение идёт дольше и интенсивнее, при жаре и засухе сокращается. Максимальный размер выводка в Северо-Западном Прикаспии составляет 6.6 в апреле, потом в течение сезона уменьшается (Вансулин, 1967).

На западе Казахстана в месяц максимального размножения (табл. 179) в размножении участвует в среднем 61.1% самок, со средним размером выводка в 6.86 ± 0.26 , колебания от 3 до 9, что даёт ПИР=431. за 1963–1998 гг. Размер выводка по числу эмбрионов на 1 беременную самку с течением времени (в пределах срока наблюдений) значительно уменьшается (Табл. 179), другие же показатели размножения не показывают значимых трендов. Уровень численности отрицательно влияет на выживание зверьков, что говорит о том, что регулирующее воздействие уровня плотности всё же имеет место. Зависимость интенсивности размножения от уровня плотности положительная: чем выше весенняя численность, тем интенсивнее будут размножаться большие песчанки. Резорбция эмбрионов довольно высока и наблюдается у 11% самок.

Сравнение характеристик размножения большой песчанки в районе работ с литературными данными дано в табл. 180.

Из табл. 180 видно, что в оптимуме ареала, где численность больших песчанок обычно выше, в размножении участвует меньшая доля самок и они дают меньший выводок; в целом ПИР у них оказывается заметно меньше, чем на изучаемой территории, где ещё только скла-

Таблица 180. Показатели размножения больших песчанок в разных частях ареала на месяц максимального размножения), нд – нет данных

Место	% размнож. самок	Среднее число эмбрионов на 1 берем. самку.	ПИР Рассчитано по данным авторов	Автор
Фергана, 1970	45	6.2	279	Аллабергенов, 1977
Сев. Приаралье, 1966–1975	53	6.3	333.9	Варшавский с соавт., 1977
Приаральские Кара-кумы, 1970–1975	90.96	нд	500–700	Саржинский, Колосов, 1977
Юг Казахстана	нд	6.290	нд	Камбулин, 1941
Таджикистан	70	5,4	378	Давыдов, 1977
Казахстан	до 54	6.8	около 300	Млекопитающие Казахстана, 1978
Северо-Восточный Прикаспий	50	6.6	330	Вансулин, 1967
Илийская котловина	нд	нд	222.7	Фадеев, 1977
Туркмения	40–50	нд	нд	Бурлаченко с соавт., 2005
Ашхабадская обл. Туркмения	нд	6.397	нд	Камнев с соавт., 1959
В среднем для вида	51.96	6.07	315.2	

дается пространственная структура популяции, и смертность животных, по-видимому, больше, чем в более старых устойчивых популяциях, хорошо адаптированных к условиям местности. Сравнивая размножение большой песчанки с таковым у близких видов, отметим, что у полуденной песчанки число эмбрионов обычно меньше (4–6), а процент размножающихся самок ниже, даже на севере ареала, где размножение в целом идёт более интенсивно, чем в остальной части (Мокроусов, 1977). В условиях оптимума для Западно-Казахстанской области (Южный песчаный стационар) у полуденной песчанки размножается в среднем 36.3% самок при выводе 5.4 эмбриона и ПИР=191.2. Тамарисковая песчанка в оптимальном для вида в области участке (правобережная пойма р. Урал) имеет соответствующие характеристики 39.5%, 6.2 и 260 эмбрионов на 100 самок. Таким образом, большая песчанка в месте работ размножается интенсивнее других видов и интенсивнее, чем в других местах, что можно связать только с постоянным оттоком зверьков, когда многие зверьки покидают родные края и заселяют новые территории, а в старых поселениях постоянно поддерживается недостаточная плотность, стимулирующая размножение.

Интенсивность размножения большой песчанки тесно связана с плотностью вида. Кривая зависимости ПИР от плотности в районе работ может быть описана методом кусочно-линейной регрессии при $r=0.937$ с объяснением 87.84% дисперсии при критерии сходимости 0.000099. Точка разрыва отмечена при ПИР= 453.46. Уравнения имеют вид: 1) $y=378.8067-0.421898x$; 2) $y=544.0599-0.466605x$. Первая линия регрессии описывает зависимость ПИР от плотности при плотности до примерно 6 экз./га, а вторая – при более высокой плотности. Эти уравнения показывают, что продукция популяции уменьшается с ростом плотности, сначала с более слабо интенсивностью, а при более высокой плотности – сильнее. Максимальные значения ПИР у большой песчанки могут превышать 700 эмбрионов на 1 самку в популяции, тогда как при низкой или слишком высокой плотности могут уменьшаться до 180–200. При плотности 40 и более экз./га у большой песчанки включаются механизмы авторегуляции. В целом весенняя численность этих песчанок в данных условиях не угнетается численностью в предыдущий период (рис. 154). Чем выше исходная, тем выше и последующая численность.

Рассмотрим, как идёт размножение в условиях расселения и постоянного нарастания численности (табл. 181). До 1981 г. (период становления популяции) прирост численности шёл очень интенсивно и происходило становление популяционной структуры на северных, вновь осваиваемых территориях. Позже основная часть территории была уже заселена, нарастание численности замедлилось.

Таблица 181. Размножение, прирост и выживание больших песчанок по периодам становления популяции на вновь заселяемой части Западно-Казахстанской и Гурьевской областей

Период заселения	ИР	СЧЭ	ПИР	УПП	Прирост	Выживание	Автор
До 10 лет	50.73	6.6	334.82	Около 1000	5.0	0.4	УПЧС, 1962–1971
10–20	61.46.	6.56	402.85	Около 1611	4.48	0.267	То же, 1972–1981
Период становления в целом	57.49	6.5	373.66	1405	4.58	0.293	То же
20–40	69.72	6.95	484.55	2423	3.445	0.426	То же
41–44	85.8	7.08	610.4	4616.7	3.4	0.280	То же
Древние поселения в центре ареала	50.05	6.63	331.83	4977	нд	нд	1952–1957 по Ротшильду с соавт., 1967

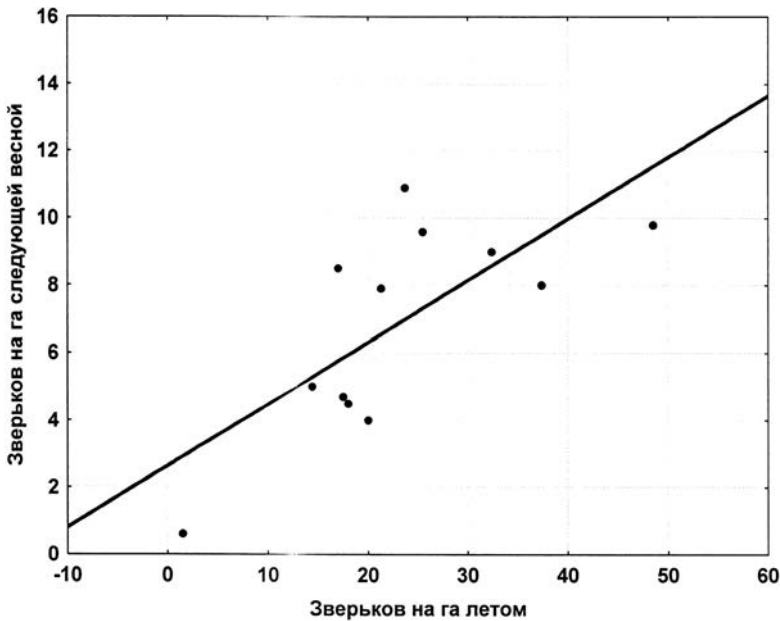


Рис. 154. Зависимость весенней численности большой песчанки от летней в предыдущем году

Из табл. 181 видно, что в начале периода заселения, когда зверьки имели низкую исходную плотность при практически неизменном размере выводка, размножение шло менее интенсивно, чем в последующий период, когда ПИР и особенно УПП резко увеличились. При этом как один из факторов стабилизации надо отметить некоторое улучшение выживания и снижение прироста. Как уже отмечалось, имеет место положительный тренд численности песчанок как весной, так и летом.

В 1-й период (до 10 лет) основная жизненная энергия песчанок была направлена на освоение новой территории, устройство нор; размножение в это время шло не очень интенсивно, несмотря на низкую численность. Затем оба основных параметра размножения, а за ними ПИР и УПП стали прогрессивно возрастать, а прирост уменьшался.

1.3.2.2. Выживание

В первое десятилетие выживание было довольно хорошим, а затем, в период от 10 до 20 лет после начала заселения упало. Ухудшение выживания шло до 1990 г.; в среднем за 1983–1990 гг. оно оказалось минимальным – 0.353, а от 1992 к 1997 г. возросло до 0.49. Не исключено, что улучшение выживания в 90-х гг. является случайным из-за высокого показателя выживания в 1992 г. В 1997 г. произошло новое снижение выживания. Это скорее всего связано с тем, что большая песчанка продолжала распространяться по территории, не особенно благоприятной для вида, как в отношении кормовых ресурсов, так и, особенно, в отношении температурных условий зимовки, что привело к постепенному росту зимней смертности и впоследствии (примерно с 1998–2000 гг.) приостановке процессов расселения.

В среднем за весь период заселения в Западно-Казахстанской области (1970–1998) интенсивность размножения больших песчанок составила 61.15%, размер выводка – 6.86, а ПИР – 431. Попутно отметим, что в оптимальных участках ареала – Каракумах и Северных Кызылкумах – даже в самые продуктивные месяцы (март – апрель) интенсивность

размножения не превышала 40–50% (Ротшильд с соавт., 1967; Бурлаченко с соавт., 2005). В целом по Казахстану даже в месяцы максимального размножения процент размножающихся самок редко превышал 54%, а среднее число эмбрионов – 6.8 (Млекопитающие Казахстана, 1978), а рассчитанный нами по этим данным максимальный показатель ПИР составил 331.8 для Северных Кызылкумов, и около 300–294.6 для Центральных Кызылкумов и 304.1 – для Илийской котловины. Таким образом, налицо гораздо более интенсивное размножение у больших песчанок, заселяющих новые территории вне оптимума ареала.

Установлена достоверная отрицательная корреляция выживания больших песчанок за зиму с уровнем летней численности зверьков в предыдущем году, а также положительная связь весенней численности с ИР и ПИР в год учёта. Выявлена также корреляция прироста с порядковым номером года; поскольку ряд данных по приросту отклоняется от нормального распределения, используется непараметрический критерий Спирмена: $r_{sp} = -0.664$ ($z = -2.17$, $p = 0.015$). Связь отрицательная, т.е. интенсивность прироста популяции постепенно уменьшается до 2002 г, затем возрастает. Для среднего числа эмбрионов получен противоположный результат: этот показатель с течением времени возрастает линейно: $y_3 = 5.807 + 0.1242x$; $R = 0.265$, $F = 2.52$; $p = 0.0385$. В итоге формируется отрицательный тренд репродуктивного усилия ПИР: $y_4 = 553.4 - 17.88x$ ($R = 0.271$, $F = 2.60$; $p = 0.0343$) до 2002 г.

1.3.2.3. Суточная активность

В Туркмении (Камнев с соавт., 1959) суточная активность большой песчанки имеет один дневной пик с 12 до 18 часов в случае прохладной погоды. С наступлением жары образуется перерыв активности в жару, а суточная кривая активности становится двухпиковой – с подъёмами в 8–10 ч. утра и 19–21 ч. вечера.

1.3.2.4. Факторы колебаний численности

Для Северного Приаралья Л. А. Дубянская и М. А. Дубянский (1990) выдвигают как наиболее важный фактор весенние осадки, тогда как для более южных популяций этот фактор не существен. В центре ареала вида большое значение имеет авторегуляторный фактор – уровень предшествующей численности. Там он на 60% определяет последующий уровень численности. Для северо-запада Мангистауской обл. Е. А. Стасенко с соавт. (2014) также приводят цифры, согласно которым уровень численности большой песчанки осенью предыдущего года на 77% определит уровень численности осенью следующего года. Во всех частях ареала важными факторами динамики численности являются хищники, эпизоотии, доля молодых в популяции. Л. А. Дубянская, М. А. Дубянский (1990) предлагают использовать специфику связей численности вида со средой как критерий оценки географических популяций. По этому принципу они объединяют 1) Приаральские Каракумы и Предустьюртье; 2) Зааральские и Северные Кызылкумы с северо-приаральской частью ареала.

К сожалению, мы не располагаем данными по метеорологическим условиям юго-востока Западно-Казахстанской области, поэтому не можем привести материалов о связи популяционной динамики вида с изменениями климата. В целом, глобальное потепление и иссушение климата, характерное для Средней Азии и пустынной части Казахстана в течение нескольких последних десятилетий, по-видимому, привело к изменению природных условий на юго-востоке области, что оказалось благоприятным для вселения и распространения больших песчанок.

1.3.2.5. Заключение к разделу о большой песчанке

Таким образом, в условиях становления популяции в первые 20 лет размножение больших песчанок идёт не очень интенсивно, со средним для Северо-Восточного Прикаспия темпом, затем интенсифицируется, слегка уменьшается только размер выводка; параллельно этому

растёт численность, улучшается выживание и снижается интенсивность прироста. Ограничивающее воздействие плотности в год учёта не выражено, а сказывается только в ограничении зимнего выживания к следующему году. Тренд прироста отрицательный.

По-видимому, такая ситуация характерна для видов, заселяющих новые пространства: низкая (но не крайне низкая, когда затрудняются встречи зверьков) численность и обилие ресурсов на 10–20-е годы после начала заселения стимулируют усиленное размножение, которое сопровождается высокой смертностью из-за недостаточной адаптированности зверьков к новым условиям. С ростом численности интенсивность размножения уменьшается. Можно предполагать, что дальнейшее расселение песчанок к северо-западу постепенно прекратится, во-первых из-за того, что условия для больших песчанок на более северных широтах постепенно ухудшаются, даже несмотря на потепление. А во-вторых, потому, что интенсивность процессов глобального потепления постепенно уменьшается, как следствие уменьшения скорости замедления вращения Земли, а этот последний процесс влияет и на уменьшение среднегодовых температур. Динамика климатических процессов постепенно переходит в другую фазу, когда прирост потепления сменяется его ослаблением. Некоторые знаки того, что расселение песчанок замедляется, были получены уже в 2006–2007 гг.

1.4. ОБЫКНОВЕННЫЕ ПОЛЁВКИ

Экология обыкновенной полёвки *Microtus arvlis* sensu lato изучена довольно подробно, особенно в Европейской части ареала (Башенина, 1962; Обыкновенная полёвка, 1994 и др.), однако на юге, в аридных и полуаридных условиях, многое остаётся неизученным. В связи с этим считаем полезным сообщить о полученных данных, несмотря на то, что дифференциацию этих видов-двойников в годы работ не проводили.

1.4.1. Изменения численности по годам

Западно-Казахстанская область в целом – мало благоприятная для обыкновенных полёвок часть ареала. Многолетние показатели численности здесь не достигают высоких значений, пики относительно невысоки (осенью до 20–25 экз./100 лс в оптимальных биотопах). Характеристика динамики численности приведена в табл. 182.

Из табл. 182 видно, что в изучаемой местности пики численности обыкновенных полёвок случаются раз в 6–7 лет, длительность периодов высокой численности составляет 1.57–2.67, в среднем примерно 2 года, а промежутки между пиками длятся в среднем 5.2 года. При этом заметно, что в более ранний, первый период учётов пики наблюдались реже, промежуток между ними был длиннее, хотя сами пики длились несколько дольше, чем во втором периоде наблюдений. Это происходило параллельно с ростом численности полёв-

Таблица 182. Характеристика хода динамики численности обыкновенной полёвки в Западно-Казахстанской области

Показатели	1937–1966	1967–2002	Всего
Лет учёта	30	36	66
Наблюдалось пиков численности	3	7	10
Длительность пиков, лет	2.67	1.57	1.9
Длительность периода между пиками	7.33	3.5	5.2
На сколько лет приходится один пик	10	6.1	6.6

ок и может быть связано с увеличением увлажнения в конце XX века на большей части области. Если в 1-й период (до 1966 г.) продолжительность между пиками была больше, чем в Среднем Поволжье (Саратовская обл., 6 лет), то в последней трети XX в. она стала сходной с аналогичным показателем в Тульской (5.2) и Рязанской (5.4) областях (сравнение по данным Н. В. Башениной, 1962).

Для получения общего представления о ходе изменений численности обыкновенных полёвок *M. arvalis* s.l. в различных биотопах и ландшафтах мы рассчитали многолетние средние показатели численности по двум ландшафтным зонам за десятилетия. Всего получено 6 таких отрезков: 1937–1949, 1950–1960, 1961–1969, 1970–1979, 1980–1989, 1990–2002 гг. Объём использованных нами данных по учётным работам составил за эти периоды около 1120 тыс. ловушко-ночей. Данные по численности зверьков для трёх типов местообитаний представлены в табл. 183 и на рис. 155.

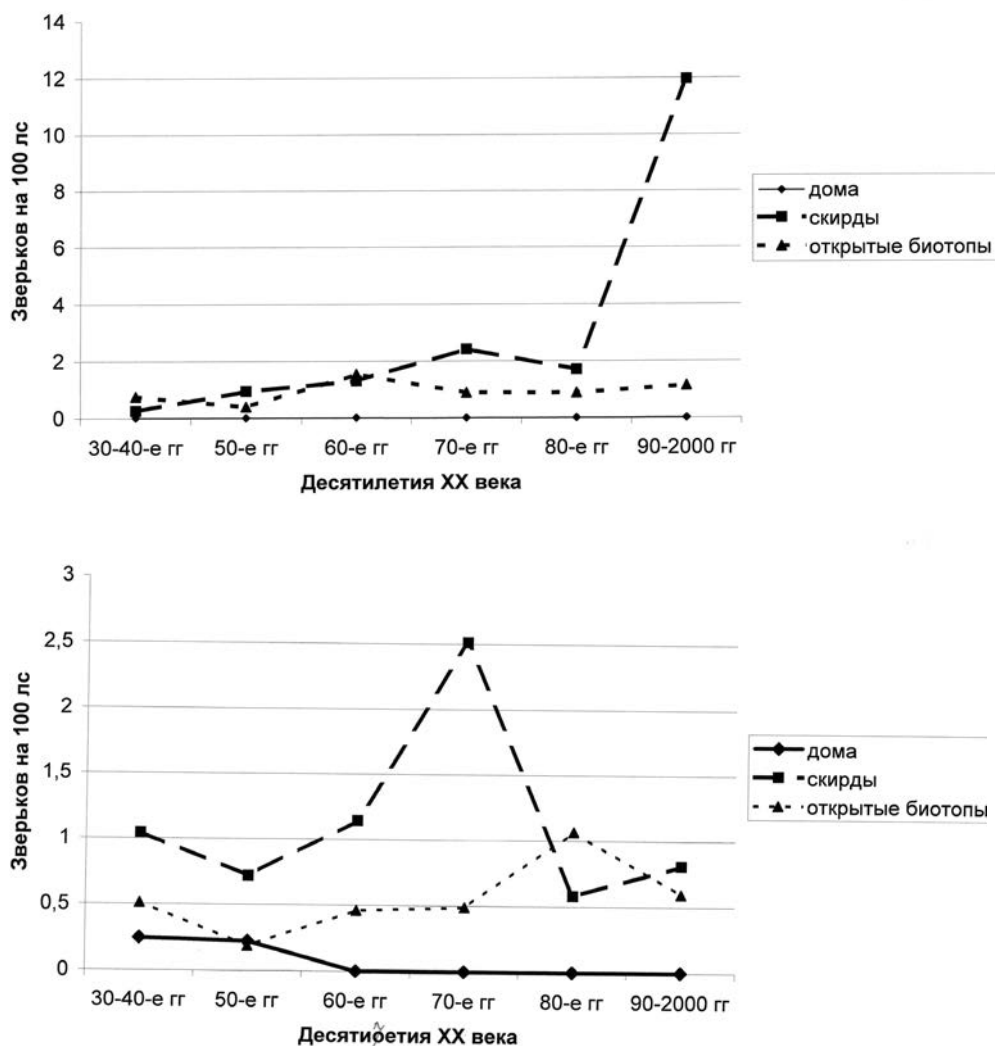


Рис. 155. Изменения численности обыкновенной полёвки по десятилетиям в трёх типах местообитаний области: сверху – пески; внизу – глинистая полупустыня; сплошная линия – жилища человека; крупный пунктир – скирды; мелкий пунктир – природные биотопы.

Из них видно, что численность обыкновенных полёвок в глинистой полупустыне выше, чем в песках. По-видимому, глинистая полупустыня – более благоприятный биотоп для изучаемой группы.

В поселениях человека численность обыкновенных полёвок была выше в песках, чем в глинистой полупустыне в первые десятилетия (до 60-х гг.). В глинистой полупустыне полёвки тоже встречались в поселениях человека, но уже с 50-х гг. практически отсюда исчезают. Большую приуроченность обыкновенных полёвок к населённым пунктам в песках в начале периода работ можно объяснить меньшими размерами поселений человека и большей их примитивностью, «мышепроницаемостью» строений, преобладанием землянок, наполовину погружённых в грунт, большей площадью надворных построек, в целом большим экологическим сходством поселений человека с окружающей средой в песках.

В скирдах численность обыкновенных полёвок в глинистой полупустыне почти в три раза выше, чем в песках. Это может быть связано с большей контрастностью внешних условий в открытых биотопах глинистых ландшафтов, а также, может быть, с большим преобладанием здесь в изучаемой группе восточно-европейской полёвки, предпочитающей скирды в большей степени, чем обыкновенная, хотя данными о соотношении видов в группе *M. arvalis* s.l. в разных ландшафтных зонах мы не располагаем.

Общая тенденция многолетних изменений численности полёвок положительная, но тренд численности значительно более интенсивный в глинистой полупустыне, чем в песках. В Южном песчаном ЛЭР численность зверьков в открытых биотопах к 80-м гг. сильно снизилась по сравнению с окраинами Волго-Уральских песков и в 1981–1988 гг. не превышала 0.16, хотя в целом по пескам она была выше 1.0 в открытых биотопах. В 90-х гг. на северо-востоке Волго-Уральских песков (стац. Кзыл-Капкан) численность этих зверьков не превышала 0.13, а в целом в песках за этот период составила 0.60. Особенно быстрое нарастание численности за период работ наблюдается в скирдах. Возможно, это говорит о том, что за 70 лет наблюдений зверьки лучше приспособились к обитанию в этом антропогенном биотопе в силу того, что он стал более распространённым и характерным, чем в начале XX в., особенно в глинистой полупустыне, где животноводство получило большое развитие. Не исключено, что освоение скирд происходило главным образом за счёт восточно-европейской полёвки, которая, как уже упоминалось, более приурочена к антропогенным местообитаниям (Обыкновенная полёвка, 1994)

При этом, если в открытых биотопах песков в 30–70-х гг. XX в. численность обыкновенных полёвок была всегда ниже, чем в глинистой полупустыне (табл. 183), то в 80-х гг. численность в песках превышала таковую в глинистой полупустыне, а позже снова упала. Это можно связать с тем, что в песках происходит иссушение климата, а в глинистой полупустыне условия несколько более влажные, что благоприятно для полёвок. В скирдах уже в 50-х гг. и позже численность обыкновенной полёвки в песках стала ниже, и она не возростала столь резко от десятилетия к десятилетию, как в глинистой полупустыне. В посёлках же песков численность обыкновенной полёвки дольше сохранялась более высокой, чем в глинистой полупустыне, и была выше. По-видимому, это связано с более мелкими размерами селений и большей примитивностью жилищ человека в песках, что создаёт в них условия, более близкие к природным.

1.4.2. Географические аспекты численности

Судя по рис. 156, многолетние данные (1937–2001 гг.) показывают более высокую численность обыкновенных полёвок в Зауральной части области, особенно в Кара-Тюбинском районе и песках Бийрюк-Тайсуган, а также на севере области (бывшие и современные районы Зелёновский, Серебряковский). В Приуральной части области численность выше на юго-западе, а к Новой Казанке постепенно снижается. В первой половине XX в. обыкновенных полёвок было довольно много в Волго-Уральских песках, но позже числен-

Таблица 183. Изменения осенней численности обыкновенных полёвок в Западно-Казахстанской области по десятилетиям (число зверьков на 100 лс)

Природная зона	Группа биотопов	30–40-е гг.	50-е гг.	60-е гг.	70-е гг.	80-е гг.	90-е гг. и 2000–2002 гг.	Многолетняя средняя
Песчаная пустыня	посёлки	0.247	0.225	0	0.024	0	0.001	0.083
	скирды	1.042	0.719	1.142	2.511	0.581	0.811	1.134
	открытые биотопы	0.513	0.19	0.461	0.489	1.066	0.595	0.552
	В среднем	0.535	0.524	0.404	0.586	0.908	0.627	0.665
Глинистая полупустыня	посёлки	0.012	0.008	0.0097	0	0	0	0.005
	скирды	0.260	0.948	1.310	2.415	1.696	11.967	3.099
	открытые биотопы	0.763	0.402	1.545	0.888	0.882	1.147	0.938
	В среднем	0.322	0.455	1.432	1.039	1.052	1.577	0.980

ность их там снизилась, что следует связать прежде всего с обеднением кормовой базы, ухудшением защитных условий из-за усиления антропогенной нагрузки – расширения поселений человека (количества и площади посёлков), увеличения пастбищной нагрузки из-за роста поголовья скота, заготовок семян кумарчика и кияка в тяжёлых условиях войны и послевоенных лет, когда растительность песков местами была почти полностью уничтожена. В связи с дальнейшими изменениями климата в песках (потепление и иссу-

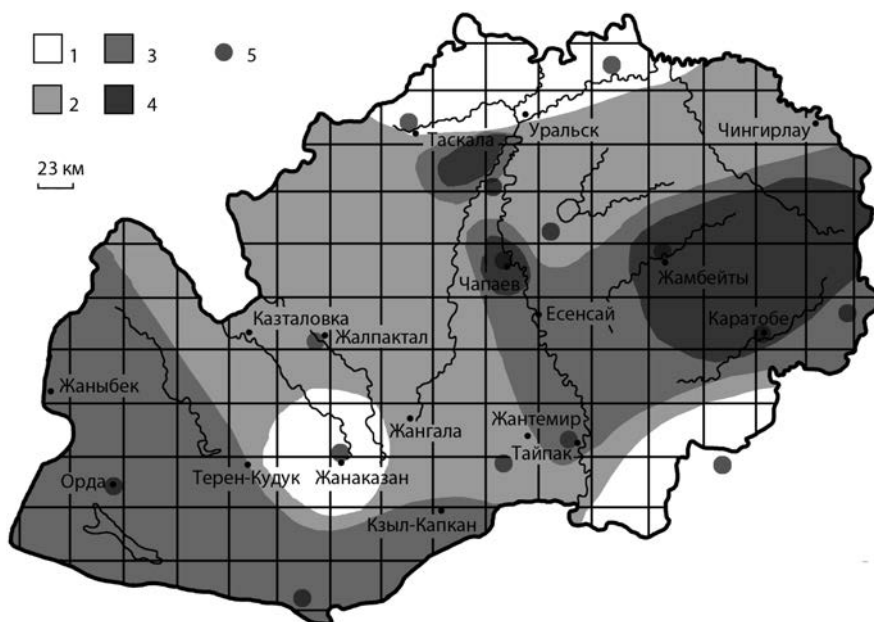


Рис. 156. Многолетняя численность обыкновенной полёвки (экз. на 100 лс) в Западно-Казахстанской области по районам: 1 – до 0.5; 2 – 0.51 – 0.99; 3 – 1.0 – 1.39; 4 – 1.4 – 1.99; 5 – 2 и более. Точки – стационары.

шение климата) условия для жизни этой, в целом мезофильной группы в песках ещё более ухудшились, а поэтому численность продолжает снижаться. В глинистой же полупустыне потепление сопровождается увеличением количества осадков, что способствует развитию зелёной массы растений; увеличение антропогенной нагрузки здесь ведёт к увеличению количества скирд, созданию береговых водоёмов из-за расширения оросительной сети, условия для полёвок улучшаются. Мезофильный облик этой группы видов проглядывает как в географическом распространении, так и в биотопической приуроченности и в экологических предпочтениях зверьков (см. далее).

Таким образом, следует считать глинистую полупустыню более благоприятной для обыкновенных полёвок по сравнению с современной песчаной пустыней. С годами различие в степени благоприятности этих природных зон увеличивается.

1.4.3. Биотопическая приуроченность

Сравнение численностей обыкновенных полёвок в разных группах биотопов (табл. 184, 185) показывает, что в песках меньшая доля обыкновенных полёвок ловится в стогах и скирдах, большая – в населённых пунктах и открытых биотопах, а в глинистой полупустыне напротив, основная доля зверьков сосредоточена в скирдах. Так, на стац. Байгазы (северо-восточная окраина Волго-Уральских песков) в 1958–1959 гг. обыкновенные полёвки составили в посёлках 0.48%, в открытых биотопах – 0.2%, а в скирдах – 28.5% от всех пойманных зверьков. На стац. Урда в открытых биотопах в 60-х гг. обыкновенные полёвки составили 15.2%, в скирдах – около трети от всех пойманных мышевидных грызунов.

В песчаной пустыне обыкновенные полёвки предпочитают селиться в мелкобугристых песках; в частности, излюблены ими участки, покрытые густыми зарослями растений, прежде всего, песчаной полыни, кияка, бурьянов. Особенно плотный слой отмерших стеблей кияка, образующийся в зарослях этого растения, оказывается удобным для защиты от непогоды и пернатых хищников, тогда как проростки, стебли, листья и семена дают животным пищу. Так, численность полёвок в зарослях кияка и поташника может в 10 раз превышать таковую на соседнем участке песков с разреженной растительностью. В крупнобугристых песках и ашиках численность полёвок обычно ниже, чем в мелкобугристых песках (табл. 184). На редко встречающихся посевах в северной части песков зверьки редки.

Таблица 184. Численность обыкновенных полёвок в различных вариантах биотопов песчаных ландшафтов Западно-Казахстанской области зверьков на 100 лс в среднем за год)

Стационар	Годы	Мелкобугристые пески		Крупнобугристые пески		Ашики		Посевы, бахчи	
		лс	% попадания	лс	% попадания	лс	% попадания	лс	% попадания
Камыш-Самарский	1941–1942	6695	0.388	300	0	800	0.75	3360	0.03
Южный песчаный	1937–1943	3297	1.365	6600	0,379	1076	0	-	-
Байгазы	1955–1959	2700	0.889	-	-	2150	0.093	-	-
Райгородок	1957	900	1.667	200	0.5	-	-	400	0*

* бурьян

Таблица 185. Численность обыкновенных полёвок в песчаных ландшафтах Западно-Казахстанской области по группам биотопов (1938–1959 гг.)

ЛЭР, стационар	Сезон (месяцы года)	биотоп	Число лс	Поймано зверьков	Зверьков на 100лс
Южный песчаный	Зима (январь-февраль)	скирды	4891	30	0.613
		посёлки	3953	3	0.076
		открытые биотопы	2070	39	1.884
	Весна-лето-осень (с апреля по ноябрь)	скирды	5732	97	1.692
		посёлки	7844	17	0.217
		открытые биотопы	2345	68	2.900
Урда	С февраля по декабрь	скирды	320	16	5.0
		посёлки	320	0	0
		открытые биотопы	4200	5	0.119
Камыш-Самарский	Лето (с июля по сентябрь)	открытые биотопы	9445	237	2.509
		посёлки	200	1	0.5
		открытые биотопы	2000	24	1.20
	Осень-зима (сентябрь-декабрь)	скирды	4200	10	0.238
		посёлки	1159	0	0
		открытые биотопы	6925	1	0.014
Райгородок	Осень (октябрь)	открытые биотопы	1500	16	1.067

Полёвки придерживаются также скирд, копен и других скоплений сена и топлива – сухих стеблей песчаной полыни и других растений. Как видно из табл. 185, в открытых биотопах песков их численность может превосходить таковую в стогах (Южный песчаный ЛЭР), или, напротив, численность в стогах иногда выше, чем в открытых биотопах (стац. Урда, Байгазы). Доля обыкновенных полёвок в населении зверьков очень изменчива, но, как правило, она максимальна в скирдах, особенно весной, т.к. зверьки лучше переносят холода и выживают зимой лучше, чем мыши. Во влажных биотопах (берега озёр, прудов, рек, лиманов) численность всегда выше, чем в более сухих (табл. 186).

В глинистой полупустыне станциями переживания для обыкновенных полёвок являются защищённые берега водоёмов с густыми зарослями тростника, камыша, а также лесостарничковые биотопы (с тополем, ивняками, зарослями тамариска, шиповника, крушины) и бурьяны (табл. 187). Иногда в глинистых ландшафтах полёвок много и на сенокосных угодьях, и на плантациях культурных растений. В поймах рек после высокого паводка их численность резко падает, но к осени, вследствие хорошего отрастания трав возрастает снова. Такое явление наблюдалось, например, в 1970 г. в «калмыковской» пойме р. Урал, когда в мае (до половодья) численность полёвок составляла 5.4 на 100 лс (на 3400 лс), затем упала до 1.1 (1000 лс), а после паводка, к осени вновь возросла до 10% попадания (400 лс).

Таблица 186. Численность обыкновенных полёвок в различных типах биотопов песчаных ландшафтов Западно-Казахстанской области

Стационар	Годы	Биотоп	Число лс	Поймано зверьков	Зверьков на 100лс
Камыш-Самарский	1965	Влажные	6800	74	1.088
		Пески	29053	14	0.048
		Посёлки	1847	0	0
		Скирды	2132	48	2.25
	1971–1977	Влажные	12500	238	1.904
		Пески	55458	51	0.092
Скирды		13747	325	2.364	
Кара-Тюбинский	1971	Влажные	4450	351	7.888
		Пески	2700	54	2.0
Байгазы	1990	Влажные	300	5	1.7
		Пески	400	5	1.25
		Скирды	700	0	0
Калмыково	1971–1976	Влажные	7520	31	0.412
		Пески	110700	93	0.084
		Посёлки	420	3	0.714
		Скирды	11590	162	1.400
		Сухие	17130	0	0
Всего		Влажные	13526	699	5,168
		Пески	198311	217	0.109
		Посёлки	2267	3	0.132
		Сухие	17130	0	0
		Скирды	30010	535	1,782

Особенно сильно влияет на обыкновенных полёвок засуха, т.к. в это время во влажных биотопах усиливается выкашивание трав и выпас скота, уменьшается фитомасса кормов. Так, в 1974–1976 гг. в пойме р. Урал возле пос. Калмыково после засухи 1975 г. численность обыкновенных полёвок упала сильнее, чем других видов. В периоды засух обыкновенные полёвки практически исчезают на значительных пространствах полупустыни, сохраняясь только в стациях переживания.

На Кара-Тюбинском стационаре излюбленным биотопом, по данным за 1970–90-е гг. XX в., являются заросли тростника и камыша возле водоёмов, где численность полёвок составила, по среднегодовым данным, около 7.2 зверька на 100 лс при объёме работ около 2000 лс. Много зверьков было также в бурьянниках на валах оросительной системы (около 6 на 100 лс, 600 лс), меньше – по берегам водоёмов (1.6 на 100 лс, 800 лс) и в чивьниках (2.5 на 100 лс, 500 лс). В сухих биотопах обыкновенные полёвки были гораздо малочисленнее: 4 на 100 лс на старых сенокосах (200 лс), 1.8 на 100 лс (500 лс) – в мелкобугристых песках, 0 – в супесчаной степи.

На стационаре Райгородок максимальная численность отмечалась также в зарослях тростника и камыша (около 1.5 на 100 лс; меньше – 0.8 – в скирдах, ещё меньше – 0.36 – в пойме р. Урал и 0.018 – в сухих биотопах.

Таблица 187. Численность обыкновенных полёвок в различных вариантах биотопов глинистой полупустыни Западно-Казахстанской области зверьков на 100 лс в среднем за год, 1942–1980 гг.)

Стационар	Год	берега		лес		бурьян		плантация		луг		Выпас, сенокос		степь	
		лс	Зв. на 100лс	лс	Зв. на 100лс	лс	Зв. на 100лс	лс	Зв. на 100лс	лс	Зв. на 100лс	лс	Зв. на 100лс	лс	Зв. на 100лс
Зелёновский	1942	-	-	100	0	200	10.5	356	0	170 ¹	1.176	44	18.18	100	0
	1962	6000	4.367	5000	2.18	3800	5.921	1700	1.941	400	0.5	-	-	-	-
Чапаево	1950	-	-	-	-	1100	0.09	-	-	-	-	3600	0	-	-
	1951	-	-	-	-	700	0	-	-	-	-	900	0.11	-	-
Калмыково, Приуральный полупустынный ЛЭР	1971–76	7520	0.412	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20550	0
	1974	900	1.556	300	0	100	0	-	-	100 ²	0	100	0	100	0
Калмыково, Приуральный пустынный ЛЭР	1974	500	0.600	550	0.182	200	1.5	-	-	100 ³	0	100	0	-	-
	1961	-	-	900 ⁴	0.44	400	0.75	150	0.667	-	-	-	-	200	0
Фурманово	1942	516	0	75 ⁵	0	99 ⁶	2.874	245	4.49	440 ⁷	0.227	125	0.015	40	0
	1965	6060	0.386	3100 ⁸	4.742	3200	3.34	-	-	-	-	1300	0.615	400	0
	1967	нд ⁹	1.972	нд	2.563	нд	1.916	-	-	нд	0.13	-	-	нд	0.087
Кара-Тюбе	1974	нд	8.83	-	-	нд	5.89	-	-	нд	2.5	-	-	-	-
	1980	800	1.625	950 ¹⁰	5.368	600 ¹¹	6.167	-	-	-	-	200	4	200	0

¹ сад

² сад

³ Заросли кустарников

⁴ Заросли кустарников

⁵ поле

⁶ сад

⁷ кладбище

⁸ Заросли кустарников

⁹ Нет данных

¹⁰ Заросли тростника

¹¹ Валы оросительной системы

Таблица 188. Изменение осенней численности разных видов грызунов под влиянием засухи в пойме р. Урал в окр. пос. Калмыково (зверьков на 100 лс)

Вид	1974	1975	1976
Лесная мышь	8.7	1	0.9
Домовая мышь	5.3	1	2.8
Обыкновенная полёвка	1.1	0.6	0.2

Таблица 189. Численность обыкновенных полёвок в различных типах биотопов глинистой полупустыни в Западно-Казахстанской области

Стационар	Год	Тип биотопа			
		сухие	влажные	Всего от-крытые	скирды
Чапаево (Приуралье)	1965	-	-	0.059	3.464
	1981–1983	0.162	14.633	7.398	-
Чапаево (Зураулье)	2000	0	0.667	0.667	-
Зелёновский	1951	-	0.526	-	-
Серебряковский	1962	0.5	3.206	3.733	-
Фурманово	1965–1967	0.329	2.487	2.816	3.434
	1981–1983	0.241	8.938	4.549	-
Джамбейта	1966	0	1.209	0.604	-
	1970–1974,1976	-	-	3.958	5.1
Кара-Тюбе	1966	0	0.535	0.268	-
	1970–1976,1978	-	-	1.18	1.89
	1980	1.888	-	-	3.0
Райгородок	1980	0.068	0.906	0.974	0.84
Калмыково	1976	0	1.665	0.832	1.242
	1980	0,08	1.2	0.64	0.824
В среднем		0.291	3.27	2.129	2.474

На юге Зауральной части области, как и в пойме р. Урал, на численность и размещение этого вида сильно влияют паводки на реках Уил, Жаксыбай, Кузьдакаре и др. В случаях, когда паводки не регулируются, большие воды затопляют прибрежную растительность, зверьки тонут или вытесняются на возвышенности в малоблагоприятные биотопы. При регулировании паводковых вод полёвки сохраняются лучше. Так, в 1983 г. осенью численность всех зверьков в участке с зарегулированным стоком в районе р. Уил была высока (23.4% попадания всех мышевидных). Весной 1984 г. не был проведён спуск паводковых вод из водохранилища в пески Бийрюк, как это бывало в предыдущие годы. Тростники стояли сухие, численность зверьков в них упала более чем в 6 раз – от 31.7 до 4.9% попадания. Полёвки составляли здесь около четверти от всех мышевидных. Вдвое упала их численность и в песках Бийрюк.

Таблица 190. Средняя численность обыкновенных полёвок при учётах ловушками Геро в Приуральной части Западно-Казахстанской области

Год	Скирды сена и соломы		Открытые биотопы	
	весна	осень	весна	осень
1950	0.2	0.7	0.02	0.1
1951	2.4	0.8	0.06	0.04
1952	0.1	0.36	0.0	0.07
1953	1.2	1.2	0.22	0.23
1954	2.5	1.8	0.7	0.9
1955	0.7	0.7	0.23	0.16
1956	-	0.16	0.0	0.03
1957	2.1	0.13	0.02	0.05
1958	0.5	0.91	0.03	1.1
1959	4.6	2.2	1.9	1.8
1960	4.0	1.0	1.1	0.7
1961	2.3	2.9	1.0	1.2
1962	4.1	1.2	0.5	1.6
1963	4.8	0.6	0.5	1.3
1964	1.1	1.2	1.2	1.1
1965	1.8	1.7	0.6	1.7
1966	3.1	0.5	0.07	0.25
среднее	2.2	1.1	0.48	0.73

Во влажных биотопах численность обыкновенных полёвок, особенно осенью, часто бывает выше, чем в скирдах. (табл. 189) – Джангалинский стационар, Райгородок и др.). В скирдах зверьки чаще встречаются в Джамбейтинском, Кара-Тюбинском, Фурмановском и Чапаевском районах, реже – на юге, в Тайпакском и на прилегающей территории северо-востока Гурьевской области (стац. Райгородок). В глинистой пустыне контраст между уровнями численности обыкновенных полёвок в сухих и влажных биотопах больше, чем в песках: кратность различий составляет 8.5 на глинистых участках и 4.5 – в песчаных. Кратность же колебаний показателей численности между открытыми и закрытыми биотопами (дома, скирды) в песках больше, чем в глинистой полупустыне: пески – 1.34 и 1.59, а на глинистых грунтах – 1.16 и 1.11 соответственно (табл. 189–190, 191).

Роль группы обыкновенных полёвок в населении мелких мышевидных млекопитающих рассматривается в разделах о населении различных выделов, а также в разделе о гильдиях.

1.4.4. Выживание и прирост численности обыкновенной полёвки

Для оценки зимнего выживания и прироста численности полёвок в скирдах были использованы данные по численности полёвок за 1950–1966 гг. по всему Волго-Уральскому междуречью А. А. Лисицына с соавторами (архивные данные), табл. 190. Выживание или коэффициент изменения численности (КИЧ) полёвок за зиму рассчитывали как отношение осенней численности в количестве полёвок на 100 лс весной к такому же показателю

телю за осень предыдущего года. При этом оказалось, что этот показатель практически всегда в природе менее 1, т.е. мы можем говорить о степени выживания животных, тогда как в скирдах он может быть и больше, и меньше 1, т.е. в некоторые годы зверьки не только выживают, но и наращивают численность в скирдах за зимний период. В этом случае мы употребляли сокращение «КИЧ» (коэффициент изменения численности). Данные по выживанию и приросту показаны в табл. 191.

По этим материалам видно, что в природе выживает за зиму около половины полёвок, тогда как в скирдах численность за тот же зимний период возрастает вдвое. Летнего же прироста в скирдах нет, а в природе он примерно двукратный.

Из табл. 192 видно, что скирдах численность возрастает в среднем вдвое, иногда до 5 крат, а в некоторые годы снижается до нуля. При этом оба показателя достоверно связаны друг с другом ($r = 0.582$, $R = 0,339$; $F = 7.18$, $p = 0.018$). Чем лучше полёвки переносят зиму в природе, тем сильнее они увеличивают свою численность за зиму в скирдах. Выявить зависимость выживания и прироста за зиму от условий погоды осени и зимы перед годом учёта удалось с помощью метода «кусочно-линейной регрессии» (табл. 193).

Так, зависимость выживания полёвок в природе от температуры предыдущего ноября описывается как комбинация двух линий регрессии – благоприятное воздействие роста температур; при низких и средних температурах ноября выживание тем лучше, чем теплее погода; при тёплых условиях в ноябре выживание тоже улучшается с ростом температур, но не столь быстрыми темпами. Линии регрессии для температур ноября и КИЧ в скир-

Таблица 191. Показатели выживания и прироста обыкновенных полёвок в Западно-Казахстанской области в 1950–1966 гг. за весенне-летний период

Год	Скирды		Открытые биотопы	
	прирост	выживание	прирост	выживание
1950	3.5	-	5.0	-
1951	0.33	3.43	0.67	0.6
1952	3.6	0.13	-	0.025
1953	1.0	0.33	1.05	1
1954	0.72	2.08	1.29	1
1955	1.0	0.39	0.7	0.26
1956	-	-	-	0.006
1957	0.06	1.31	2.5	0.67
1958	1.82	3.85	3.67	0.6
1959	0.48	5.05	0.95	1
1960	0.25	1.82	0.64	0.61
1961	1.26	2.3	1.2	1
1962	0.29	1.41	3.2	0.42
1963	0.12	4.00	2.6	0.31
1964	1.09	1.83	0.92	0.92
1965	0.94	1.5	2.83	0.55
1966	0.16	1.82	3.57	0.41
В среднем за все годы	1.07 ± 0.27	2.14 ± 0.36	2.05 ± 0.36	0.584 ± 0.085

Таблица 192. Связь условий зимовки с показателями выживания и изменением численности (КИЧ) обыкновенных полёвок в Волго-Уральском междуречье (средние по Волго-Уральскому междуречью, 1950–1966)

Год	Температура в °С		Изменение численности за зиму, %	
	Ноября	Средне-месячная за зиму перед годом учёта	В природных биотопах	В скирдах
1950	-2.3	-14.92	-	-
1951	-4	-9.03	60	343
1952	-2.9	-11.03	0	12.5
1953	-9.4	-	100	333.33
1954	-	-	100	208.33
1955	-3.65	-	25.6	38.89
1956	-4.3	-13.67	0	0
1957	-4.8	-10.25	66.7	131.25
1958	-3.45	-5.95	60	384.6
1959	-6.1	-10.68	100	505.49
1960	-4.75	-10.7	61.11	181.81
1961	-2.1	-7.35	100	230
1962	-0.95	-7.08	41.67	141.38
1963	-0.45	-9.63	31.25	400
1964	-0.05	-12.07	92.31	183.33
1965	-1.4	-8.85	54.54	150
1966	-1.65	-5.48	41.18	182.35
В среднем за все годы	-3.26 ± 0.59	-9.76 ± 0.73	58.4 ± 8.51	214.14 ± 36.29

дах: в случае очень холодных или очень тёплых условий ноября предыдущего года зверьки в скирдах сохраняются лучше, чем при средних. Пессимальны в этом случае средние условия ноября. Если рассматривать связь КИЧ за зиму в скирдах и выживание полёвок за зиму с температурами зимы (среднее за декабрь, январь и февраль), то видно, что в диапазоне более холодных условий более тёплые условия зимы благоприятны для полёвок в природе и в скирдах, а при более теплых условиях показатели численности и выживания начинают снижаться, т.е. в обоих случаях с зимними температурами благоприятны средние условия.

Прирост численности в скирдах (табл. 191) оказался более высоким после лет с сухой осенью и после лет, когда зверьков весной в скирдах было мало. Выживание в открытых биотопах, как следует из той же таблицы, зависит от численности весной как в предыдущем году, так и в год учёта: оно тем выше, чем была выше численность полёвок. Кроме того, зверьки хуже выживают в годы с малоснежной зимой.

Таким образом, выживание обыкновенных полёвок в природе оптимально в случае максимально высоких температурных условий ноября предыдущего года и в средних условиях зимы перед годом учёта. Прирост численности зверьков в скирдах за зимний период также бывает максимальным в годы после более высоких температур предшествующей

осенью и средних – зимой. Эти связи являются одним из механизмов положительного влияния глобального потепления на численность обыкновенной полёвки в регионе.

1.4.5. Факторы динамики численности

Расчёты факторных воздействий на численность обыкновенных полёвок были проведены на основе 17-летних данных за 1950–1966 гг. (Лисицын, Шевченко, рукопись из архива УПЧС). При этом использованы среднеобластные показатели численности и погоды. За указанный период выявлены следующие тренды погодных условий: постепенно снижались температуры лета ($r = -0.66$) и соответственно возрастал ГТК за тот же сезон ($r = 0.66$). Показатели численности по годам в скирдах и открытых биотопах приведены в табл. 190. Из неё видно, что численность полёвок как в скирдах, так и в открытых биотопах может быть выше весной, чем осенью, что отмечалось ранее (Млекопитающие Казахстана, 1978), т.к. размножение может быть круглогодичным. В среднем в скирдах численность выше весной, чем осенью, а в открытых биотопах наблюдается обратная картина. Расчёт трендов численности показал, что за 1950–1966 гг. осенняя численность полёвок в области постепенно возрастала ($r = 0.74$, $p < 0.05$).

Из табл. 194, где показаны достоверные коэффициенты корреляции численности с различными факторами, можно видеть, что численность обыкновенных полёвок весной в годы наблюдений была в открытых биотопах тем меньше, чем холоднее были осень предыдущего года и зима, предшествовавшая году учёта (т.е. декабрь предыдущего и январь – февраль текущего года) ($r = 0.82$, $p < 0.05$).

В скирдах же весенняя численность зависит от температуры и ГТК предыдущей зимы, а также от ГТК весной предыдущего года и от ГТК весной года учёта (табл. 193, рис. 157–158).

Таблица 193. Зависимость переживания зимы обыкновенными полёвками от температурных условий (1950–1966 гг., среднее по Волго-Уральскому междуречью). Метод кусочно-линейной регрессии





x – погодный фактор в °С	y – показатель изменения численности	1-е уравнение	2-е уравнение	Точка перелома	Форма связи	R	% объяснённой дисперсии
Температура ноября предыдущего года	Выживание в природе за зиму	$y = 47.84363 + 4.888783x$	$y = 91.09274 + 0.59144x$	60.58		0.814	66.3
	КИЧ за зиму в скирдах	$y = 124.2375 - 2.3115x$	$y = 421.8929 + 17.4899x$	225.82		0.841	70.7
Среднемесячная температура зимы перед годом учёта	Выживание в природе за зиму	$y = 78.69834 + 5.95845x$	$y = 50.6229 - 2.533x$	54.52		0.881	77.7
	КИЧ за зиму в скирдах	$y = 272.586 + 15.141x$	$y = 108.0738 - 31.0207x$	218.90		0.895	80.1

Таблица 194. Связи показателей численности обыкновенных полёвок с различными факторами

Зависимый показатель (на что влияет, y)	Независимый, воздействующий фактор (x)	Время действия фактора	r
Численность полёвок весной в скирдах	Температура зимы, °С	Предыдущий год	0.75
	ГТК зимы	То же	-0.58
	ГТК весны	В год учёта	-0.54
То же в открытых биотопах	Температура зимы, °С	Предыдущий год	-0.50
	Температура зимы, °С	В год учёта	-0.67
Численность полёвок осенью в скирдах	Осадки лета, мм	Предыдущий год	0.68
	Численность полёвок осенью в открытых биотопах	В год учёта	0.64
	Численность полёвок весной в скирдах	То же	0.68
Численность полёвок осенью в открытых биотопах	Численность полёвок осенью в скирдах	То же	0.61
	Осадки зимой	Предыдущий год	0.68
	ГТК зимы	То же	-0.83
Выживание в открытых биотопах	Численность полёвок весной в открытых биотопах	Предыдущий год	0.64
	Численность полёвок весной в открытых биотопах	В год учёта	0.60
	Среднемесячная сумма осадков зимой, мм	То же	-0.59
Прирост в скирдах	Осадки осенью	Предыдущий год	-0.59
	Численность полёвок весной в скирдах	То же	-0.75

Таким образом, весенняя численность везде зависит от температур осени и зимы, а в скирдах – также от ГТК предыдущей зимы и весны года учёта (в открытых биотопах благоприятны холодные осень и зима, а для зверьков в скирдах – тёплая и сухая зима, сухая весна в год учёта).

Осенняя численность в открытых биотопах была тем выше, чем больше снега было зимой предыдущего года, но чем меньше был ГТК за тот же период, т.е. в мягкие зимы. В скирдах осенняя численность бывала тем выше, чем больше осадков выпадало летом предыдущего года. Осенняя численность в скирдах и открытых биотопах положительно взаимосвязаны ($r = 0.64$), также как в скирдах – весенняя и осенняя численности в год учёта. Это свидетельствует о том, что происходит постоянный обмен зверьками, живущими в открытых биотопах и скирдах, а уровень весенней численности в скирдах влияет на таковой осенью там же, но в открытых биотопах такой связи нет.

Кроме того, выявлено воздействие колебаний уровня Каспийского моря на осеннюю численность полёвок в открытых местообитаниях ($r = 0.53$ с показателем в год учёта и $r = 0.64$ – с показателем в предыдущем году).

На основе выявленных зависимостей были составлены уравнения регрессии, описывающие факторные воздействия на численность обыкновенных полёвок Западного Казах-

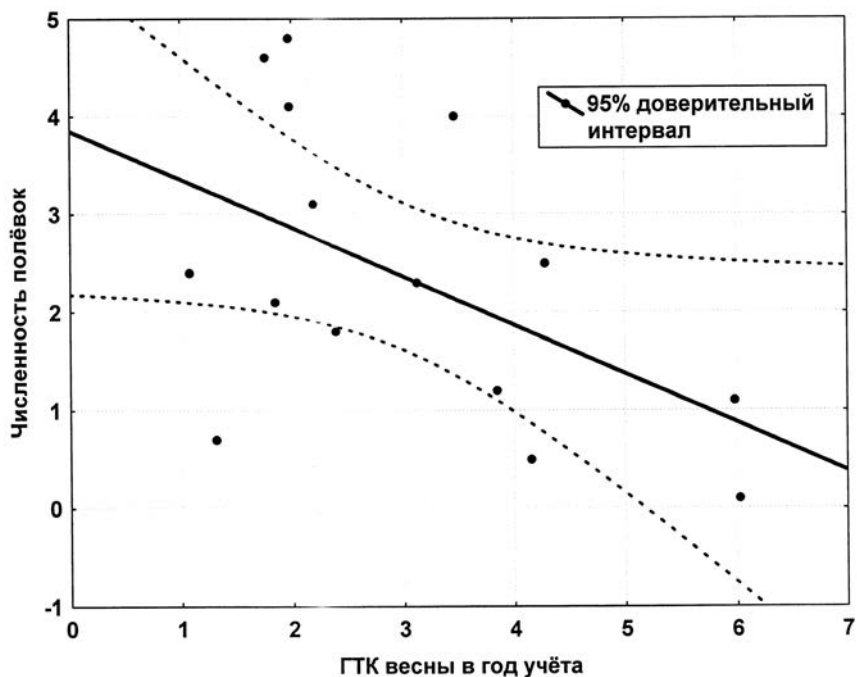


Рис. 157. Зависимость весенней численности обыкновенных полевков в скирдах от ГТК весной в год учёта.

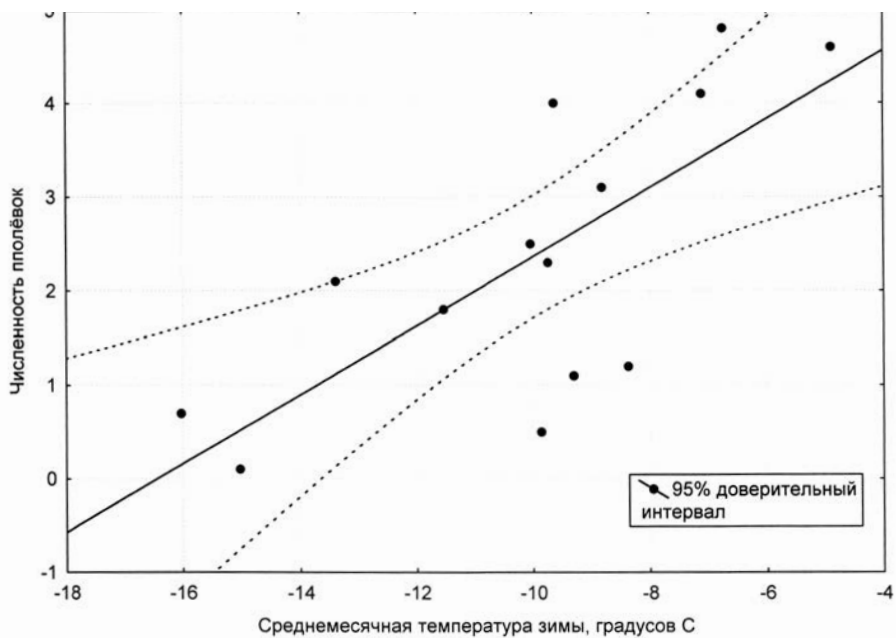


Рис. 158. То же от среднемесячной температуры зимы, град. С (среднеобластные данные, 1950 – 1966 г.).

Таблица 195. Уравнения, описывающие факторные воздействия на численность обыкновенных полёвок

у	Сезон	биотоп	х, воздействующий фактор	уравнение	r	F	p<	Станд. ошибка
Ч*	весна	Скирды	Температура зимы (x_1) и ГТК весной в год учёта (x_2)	$y = 7.0978 + 0.3311x_1 - 0.4503x_2$	0.847	13.91	0.001	0.906
	осень	открытые	ГТК зимы предыд. года (x_3)	$y = -0.3941 - 0.6354x_3$	0.829	28.54	0.0001	0.373
В**	За зиму	То же	Численность полёвок в открытых биотопах весной предыд года (x_4) и то же в год учёта (x_5)	$y = 0.1994 + 0.4047x_4 + 0.3833x_5$	0.937	43.53	0.0000	0.369
П***	За лето	скирды	Численность полёвок весной в скирдах (x_6)	$y = 2.2037 - 0.525x_6$	0.746	17.547	0.0009	0.755

* Численность, ** выживание, *** Прирост

стана (табл. 195). В ряде случаев эти уравнения могут быть использованы для прогноза численности, выживания и прироста полёвок.

1.4.6. Климатические предпочтения, эколого-физиологические особенности

Наиболее детальная характеристика эколого-физиологических особенностей обыкновенных полёвок дана Н. В. Башениной (1962). Для Западно-Казахстанской области материал получен Н. А. Мокриевичем (1966). Потребление кислорода у обыкновенной полёвки при температуре критической точки обмена (в марте, июне и июле +30, в январе +25, в октябре +35 °С) составляло в 1955 г.: в январе 3523, марте – 3589, в июне – 3164, июле 2544, и в октябре – 3773 мл на 1 кг веса тела за 1 час. При 10 °С обмен был более интенсивным: до 6706 в октябре. Эти показатели ниже таковых у степной пеструшки в тех же условиях. Интенсивность химической терморегуляции менялась от 127% в марте до 227% в июле. Летом при температуре +30 °С уже возможно перегревание полёвок. Показатели гемоглобина максимальны в июне – июле (16.8–17г/%), минимальны – в январе (14.7г/%). Число лейкоцитов у отдельных зверьков по сезонам колеблется от 1100 до 1700 на 1 мл крови. Предпочитаемая температура составляет в июне +31.6 °С, в октябре +24 °С, что ниже, чем у домово́й мыши (Мокриевич, 1966). Эти показатели выше, чем приводит Н. В. Башенина (1962) для более северных популяций, что отражает адаптацию вида к более высоким температурам среды на юге ареала.

В целом обыкновенная полёвка относительно хорошо адаптирована к холоду, но очень чувствительна к перегреву. Климатические предпочтения см. в ч.1. Центроид оптимальных для вида условий в месте работ расположен примерно при среднегодовых значениях температуры +6.5 °С и 320 мм осадков.

Норы в Волго-Уральском междуречье имеют глубину от 10–15 до 50–60 см, длина их до 5–6 м. В песках норы длиннее и глубже. При высокой численности отдельные норы могут сливаться в сложные норовые комплексы.

1.4.7. Питание

Подробное исследование питания обыкновенных полёвок в различных частях ареала проведено Н. В. Башениной (1962). Ею показано, что список видов кормовых растений максимален на юге Европейской части России (98 видов), меньше – в степных ландшафтах Кустанайской области (55 видов), минимален – на крайнем юге ареала в Гурьевской области (23 вида). Основу питания обыкновенных полёвок составляют вегетативные части растений (40–100% встреч желудков с таким видом пищи); доля семян в Гурьевской области меньше, чем в более северных частях ареала: здесь они встречены в 5.55% желудков, а севернее – в 12–19%. Животные корма практически не поедает.

В скирдах необмолоченного хлеба обыкновенные полёвки, как и домовые мыши, засегают с апреля по октябрь все слои и подскирдовую почву. Позднее, осенью и зимой, они концентрируются в нижних слоях и в подскирдовой почве (Лисицын, Коннова, 1956). Анализируя состав желудков зверьков из скирд, эти же авторы отметили, что зверьки, обитавшие на одном месте до 10 месяцев, наряду с травянистым кормом употребляли в пищу и зерно. Л. И. Слинко (1959) показала, что при неограниченном количестве зелёного корма в лабораторных условиях обыкновенные полёвки охотно едят и зерно, особенно увлажнённое (при 89–98% влажности зерна). Так, весной в неволе они поедали за день 32–41 г влажного риса, или 5–13.6 г ячменя, 17.8–22.6 г пшеницы, 14.8–16.9 г ржи, 12.2–18.2 г кукурузы. Летом и осенью количество поедаемой кукурузы и риса даже увеличивалось. Сухое зерно (до 10% влажности) поедалось реже, но постоянно.

1.4.8. Соотношение полов

В. П. Теплов (1954) приводит данные, что у новорожденных полёвок на 100 самок приходится 122 самца. При добыче в давилки зверьков в Волго-Уральском междуречье в 1950–1966 гг. было выявлено, что в скирдах сена самцы составляли 41% весной, по 46% летом и осенью и 56% – зимой. В открытых биотопах в тех же условиях доля самцов была выше: 52, 50, 46 и 52%, соответственно. По Н. В. Башениной (1962) обычно соотношение полов близко к равному (1:1) с небольшим перевесом в сторону самок, особенно у старых зверьков.

1.4.9. Размножение

Продолжительность жизни обыкновенной полёвки в природе достигает трёх лет; многие зверьки доживают только до 7–12 месячного возраста. Способность к размножению у самцов возникает с 2–3-месячного и длится до 980 дневного (более 2,7 лет) возраста. У самок в неволе размножение может длиться до 2–2.5 лет. За это время они дают 10–15 помётов, с размером выводка в 5–7 детёнышей, максимально 15 (Башенина, 1962). Длительность беременности 16–18 дней, лактация заканчивается на 16–18 день, расселение начинается на 21–25 дни жизни.

1.4.9.1. Сезонность размножения

Н. В. Башенина (1962; 1994) указывает, что непрерывность размножения обыкновенных полёвок в течение сезона характерна главным образом для самцов, тогда как самки на большей

части ареала размножаются строго сезонно, главным образом в тёплое время года (апрель – сентябрь). Для лабораторных условий тем же автором (1996) установлено, что у восточноевропейской полёвки спад размножения наступает летом, а у обыкновенной – осенью.

В наших условиях, на юге ареала видов, как и в Азербайджане (Башенина, 1962), выявлен длительный период размножения. В целом по области, для 24 лет, когда наблюдения за размножением вида вели круглогодично (табл. 196), весь год размножение самок отмечено в 8.3% лет. Летний перерыв в размножении более обычен, он отмечался в 29,2% случаев. При этом средняя протяжённость сезонного перерыва в размножении составила 2.4 месяца (от 1 до 4). Случаев, когда полёвки не размножались осенью, отмечено всего два – в 1956 и 1957 гг., после крупного пика численности 1952–1955 гг. Учитывая указанные выше различия в сезонности размножения видов – двойников, можно предположить, что в области преобладает восточноевропейская полёвка. В январе – феврале размножение шло в 65.5% лет, а в декабре – только в 37.9% из 29 точек-лет. В апреле полёвки обычно размножаются всегда, в мае размножение отмечено в 92.5% точек-лет, в июне – в 76.6% (из 47 точек-лет), в июле – в 73% (37), в августе – 76.1% (29). В среднем размножение идёт в трети лет с декабря до ноября следующего года, две трети лет – с января до ноября (а затем наступает зимний перерыв), и в трети лет – с апреля до ноября, причём каждый четвертый сезон характеризуется летним перерывом в размножении. Длительность непрерывного размножения составила от 3 до 11 месяцев на каждом конкретном стационаре, хотя в целом по области этот период может быть больше. Так, для области в целом максимально длинный период размножения обыкновенных полёвок наблюдался с июля 1964 по июль 1966 г., т.е. 23 месяца. В среднем за 24 года наблюдений период размножения длился 8.5 месяцев. На конкретных участках такого длинного периода обычно не бывает, там он чаще составляет от 6–7 до 3–4-х месяцев весной и 3–4 – осенью. Годы, когда размножение длится в апреле – мае и сентябре – октябре, наиболее типичны и случаются в 95.8% лет. На протяжении 24 лет наблюдений (1942–1974 гг.) более длительный сезон размножения отмечен для 1942–1953 гг. (51 месяц): при этом размножение шло в 88.2% месяцев. В дальнейшем (1954–1962 гг., 72 месяца) – в 34.7% (резкое укорочение сезона размножения), а позже (1963–1974 гг., 92 мес.) сезон размножения снова стал продолжительным – 96.7% месяцев. При этом доля месяцев холодного периода (январь, февраль, ноябрь, декабрь), когда происходило размножение, составляла до 1962 г. включительно 36.2% (47 месяцев учёта), а позже увеличилась до 76.9% (13 месяцев). Таким образом, во второй половине периода наблюдений, в связи с общим потеплением и увлажнением климата на большей части ареала вида в области сезон размножения увеличился, что, видимо, способствовало росту численности полёвок.

Сезонные изменения показателей размножения в разных типах биотопов. Сезонный ход изменения интенсивности размножения происходит несколько по-разному в открытых биотопах и скирдах (табл. 197, рис. 159). В открытых биотопах все показатели размножения снижены глубокой осенью и зимой: в ноябре минимален процент размножающихся самок и ПИР; среднее число эмбрионов низко, но минимума этот показатель достигает только в феврале. В скирдах среднее число эмбрионов минимально в декабре, а прочие два показателя – в феврале. В марте начинается рост всех трёх показателей размножения во всех типах биотопов. Максимальное размножение наблюдается в апреле и мае, затем, в июне, происходит снижение размера выводка и интенсивности размножения, особенно в скирдах. В июле размножение в открытых биотопах возрастает, тогда как в скирдах остаётся по-прежнему низким. Новый, осенний подъём процента размножающихся самок наблюдается в скирдах в июле – августе, и ещё один, более слабый – в октябре, тогда как в открытых стациях осенний подъём невысок и только один – в октябре, после чего размножение не возрастает уже до января. Размер выводка возрастает в скирдах в июле, тогда как в открытых стациях понемногу снижается. В целом, по показателю ПИР, размножение имеет два пика – более обширный и высокий, весенний, и осенний, более низкий в открытых стациях (ПИР в августе – сентябре составляет 245–260), и более протяжённый и высокий – в скирдах (ПИР равен в июле – сентябре 183,6–443). ПИР в целом оказывается выше в марте – августе в открытых биотопах, а в сентябре – феврале – в скирдах.

Таблица 196. Сезон размножения обыкновенных полёвок в области (относительно полные годы наблюдений)

Год	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1942	нд	нд	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-
1948	+	+	+	+	+	нд	нд	нд	+	+	+	нд
1949	нд	нд	нд	+	+	+	-	-	+	+	+	+
1950	-	нд	нд	+	+	+	+	+	+	+	+	+
1951	нд	нд	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
1952	нд	нд	нд	нд	нд	-	+	нд	+	+	+	+
1953	нд	нд	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
1954	нд	нд	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-
1955	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	-
1956	нд	-	-	нд	нд	-	-	-	-	+	-	-
1957	нд	нд	нд	+	+	+	-	нд	-	-	-	-
1958	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
1959	-	-	нд	+	+	нд	-	+	+	+	-	нд
1962	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
1963	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	нд
1964	нд	нд	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
1965	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
1966	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-
1967	нд	+	+	+	+	+	нд	+	+	+	+	нд
1970	нд	нд	нд	+	+	+	+	+	-	+	нд	нд
1971	нд	нд	нд	+	+	+	+	+	+	+	+	нд
1972	нд	+	нд	+	+	+	+	нд	+	+	+	+
1973	нд	нд	нд	+	+	нд	нд	нд	+	+	+	+
1974	нд	нд	+	+	+	нд	+	+	+	+	нд	+

Примечание. нд – нет данных; + размножение имеет место; – нет размножения.

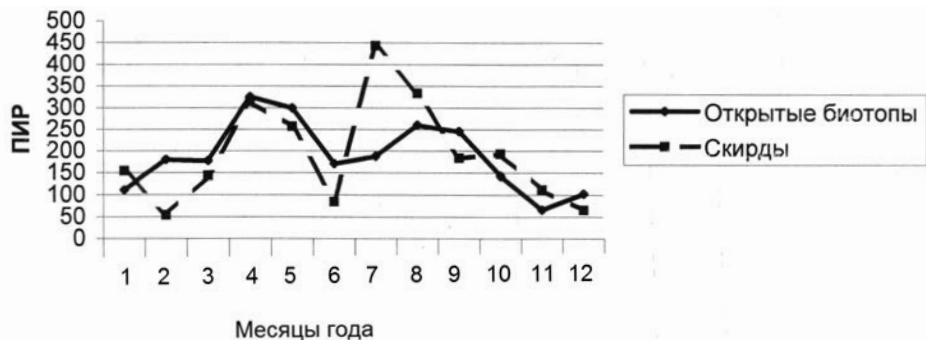


Рис. 159. Сезонные изменения ПИР обыкновенной полёвки в открытых местообитаниях и скирдах

Таблица 197. Среднемесячные показатели размножения обыкновенных полёвок в глинистой полупустыне и песках

Месяц	% размножающихся самок			Среднее число эмбрионов			ПИР		
	n	M ±m	CV	n	M ±m	CV	n	M ±m	CV
Глинистая полупустыня									
1	4	21.7±9.01	83.09	3	4.10±0.7	1.21	3	110.53± 74.12	128.38
2	9	34.71±8.43	67.09	9	4.77± 0.26	0.79	9	179.53± 51.20	153.59
3	9	33.09±6.97	63.2	9	5.29±0.38	1.13	9	177.18± 38.66	115.98
4	39	51.58±4.94	59.75	23	5.97±0.22	1.06	24	324.95± 35.36	173.21
5	24	52.08±5.98	56.28	23	5.67±0.19	0.90	26	298.83± 34.32	175.0
6	33	31.35±3.80	69.67	27	5.58±0.15	0.79	29	170.32± 20.40	109.86
7	23	32.16±4.23	63.12	17	5.30±0.13	0.52	19	187.92± 19.24	83.88
8	16	29.34±6.32	86.20	8	5.30±0.23	0.64	8	259.75± 43.23	122.26
9	41	38.19±4.07	68.20	26	5.29±0.14	0.73	28	245.21± 19.42	102.75
10	50	29.63±3.17	75.63	35	5.16±0.17	0.99	38	142.63± 15.97	98.46
11	30	10.4±1.70	89.71	14	4.36±0.32	1.20	14	65.54± 13.45	50.32
12	7	16.57±9.32	148.9	2	6.15±2.15	3.04	2	101.91± 98.5	139.3
Пески									
1	4	32.05±11.64	72.61	4	4.5±0.29	0.59	4	153.65±66.2	132.4
2	3	12.32±4.41	61.93	3	4.67±0.48	0.83	3	53.53±17.26	29.9
3	5	37.74±16.42	97.3	5	4.40±0.26	0.59	6	143.33±65.36	160.1
4	17	54.14±5.51	41.95	16	5.41±0.24	0.98	17	313.44±37.92	156.35
5	3	49.40±25.53	89.50	3	5.37±0.23	0.40	3	256.83±123.62	214.12
6	3	23.23±7.83	58.42	2	4.9±0.9	0.127	2	84.0±42.0	59.40
7	1	71.4	-	1	6.2	-	1	443	-
8	2	66.65±33.35	70.76	2	5.0	-	2	333.5±166.5	235.47
9	10	33.77±4.99	46.76	10	5.42±0.43	1.36	10	183.63±30.67	97.0
10	9	41.62±5.41	38.97	9	4.59±0.27	0.82	9	193.09±28.98	86.94
11	7	24.37±3.21	34.8	7	4.50±0.22	0.58	7	111.13±16.84	44.57
12	2	20.35±12.95	89.98	2	3.5±0.5	0.71	2	64.8±35.2	49.78

Таким образом, обыкновенные полёвки имеют преимущество при размножении в скирдах только в летний период, а в остальное время характеристики размножения в скирдах и открытых биотопах сходны. Различия в летнем размножении связаны, по-видимому, с различиями в питании: для зверьков из открытых биотопов оно ухудшается летом из-за выгорания растительности и выкоса растений, а в скирдах кормовая база остаётся неизменной.

Коэффициент вариации показателей размножения несколько выше для интенсивности размножения самок в скирдах (77.57%) по сравнению с открытыми биотопами (63.86%). Особенно различаются в этих двух типах биотопов осенние показатели в сентябре-ноябре: в открытых биотопах коэффициент вариации CV этого показателя составляет 77.85%,

а в скирдах – 40.18%. Вариабельность размера выводка колеблется по типам биотопов почти неразличимо (20.46% и 17.18% соответственно). Резких сезонных различий в колебаниях размера выводка также не выявлено.

В итоге коэффициент вариации показателя ПИР в скирдах гораздо ниже: с октября по февраль он равен 60.8% в среднем за 5 месяцев, тогда как в открытых биотопах – гораздо больше и в те же сроки составляет 96.84%. С марта по сентябрь в скирдах колебания суммарного показателя размножения остаются такими же (62.74%), а в открытых биотопах снижаются до 53.64%, что, скорее всего, связано с большей стабильностью условий в открытых биотопах летом по сравнению с холодным периодом года. Ландшафтные различия в сезонном ходе размножения состоят в том, что в песках летний перерыв в размножении выражен слабее, длится меньше, а второй, осенний, пик выражен лучше, чем в глинистой полупустыне и не ниже весеннего.

Таким образом, в размножении обыкновенных полёвок в изучаемых условиях наблюдается два пика – весенний и летне-осенний, что особенно проявляется в показателях ПИР. (весенне-летний пик выше, чем осенний).

В показателях интенсивности размножения самок осенний пик выражен слабо в открытых биотопах и резче – в скирдах. Вариация показателей размножения выше в открытых биотопах.

1.4.9.2. Размер выводка

1.4.9.2.1. Биотопические и сезонные вариации размера выводка

Н. В. Башенина (1962; Обыкновенная полевка, 1994) приводит для Среднего Поволжья размер выводка 5.5, для прикаспийских полупустынь Гурьевской области – 5.92, Зауральских и Кустанайских степей – 6.6. В более северных и западных частях ареала размер выводка меньше (5.2–5.5), в Предкавказье – 5.16. В наших условиях за более чем 60 лет наблюдений размер выводка был ниже цифры, приводимой в литературе для прикаспийских полупустынь, и составил 5.22 ± 0.09 для песчаной части ($n = 272$) и 5.18 ± 0.01 ($n = 447$) – в ландшафтах глинистой полупустыни (табл. 197, 198). При этом средний размер выводка статистически не различался ни в разных природных зонах, ни в скирдах по сравнению с открытыми местообитаниями.

Вариационные ряды размера выводка всегда имеют распределение, близкое к нормальному (по данным табл. 198).

1.4.9.2.2. Географическая изменчивость размера выводка

Географические вариации процесса размножения в пределах области показаны в табл. 199:

Более детальные и более полные данные относительно размера выводка приведены в табл. 200:

На рис. 160 средние значения величины выводка нанесены на карту области. Из неё видно, что минимальный выводок – до 5 – наблюдается в центре глинистой полупустыни – в Фурмановском, Чапаевском, Джембейтинском районах, а также на юго-востоке области и там же за её пределами (стац. Райгородок). Максимальный размер выводка отмечен в районе стационара Калмыково – в пограничной зоне между песками и глинистой полупустыней, а также на западе области. Южнее, в районе стационаров Кзыл-Капкан, Новый Уштаган размер выводка также снижается до 4.8. Сопоставление средних показателей численности с размером выводка не показывает зависимости этого показателя размножения от численности.

1.4.9.3. Факторы, влияющие на интенсивность размножения обыкновенных полёвок

Таблица 198. Вариационные ряды размеров выводка у обыкновенных полёвок в Западно-Казахстанской области

Сезон	Биотоп	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	n	M ±m
Пески													
Весь год	Открытые	-	1	3	16	30	27	9	9	1	1	97	5,58±0.14
	Скирды	-	-	3	3	-	6	2	1	-	-	15	5.27±0.42
	Без указания биотопа	-	4	15	43	43	33	16	4	1	1	160	5.01±0.11
	всего	-	5	21	62	73	66	27	15	2	2	272	5.22±0.09
Глинистая полупустыня													
Скирды													
Январь-март	все	-	-	4	10	9	7	6	2	2	1	41	5.49±0.27
Апрель-май		-	-	2	4	2	4	5	-	-	-	17	5.35±0.35
Сентябрь-октябрь		1	1	3	12	17	7	5	1	1	-	48	4.98±0.21
Ноябрь		-	2	3	1	1	2	-	2	-	-	11	4.55±0.67
Весь год		1	3	12	27	29	20	16	5	3	1	117	5.17±0.15
Открытые													
Май-июль	Северные р-ны	-	-	3	3	7	8	8	4	-	-	33	5.82±0.26
Апрель-июль	Приуралье	-	3	25	37	68	51	20	1	-	-	205	4.98±0.09
Май-июль	Зауралье	-	2	4	20	21	26	11	6	2	-	92	5.43±0.15
За все годы открытые биотопы		4	9	57	81	108	92	47	10	6	-	330	5.19±0.07
За все годы все биотопы		5	15	72	120	159	129	66	19	10	1	447	5.18±0.01
За все годы по области													
Скирды		1	3	15	30	29	26	18	6	3	1	132	5.18±0.14
Открытые биотопы		-	6	35	76	126	112	48	20	3	1	427	5.28±0.06
Всего		5	20	93	182	232	195	93	34	12	3	719	5.20±0.03

Географическая изменчивость интенсивности размножения вида в пределах изучаемой территории показана на рис. 160 а ПИР – на рис. 161. Из них видно, что наиболее интенсивно размножаются обыкновенные полёвки на юге области. Основываясь на материалах неопубликованной статьи В. Л. Шевченко, А. А. Лисицына с соавт., сохранившейся в архивах УПЧС о колебаниях численности и размножении некоторых видов грызунов в приуральной части области за 17 лет (1950–1966 гг., мы провели оценку взаимосвязей между численностями, интенсивностью размножения и сопоставили их с показателями погоды в этот период. Все приводимые коэффициенты связи статистически достоверны при $p < 0.05$.

Таблица 199. Среднегодовые показатели размножения обыкновенной полёвки по данным с отдельных стационаров (1958–1974 гг.).

Стационар	Год	Биотоп	Число самок	ИР	СЧЭ	ПИР
Джамбейга	1966	скирды	34	22.65	4.71	106.68
		открытые	303	23.76	4.96	117.85
	1971	скирды	56	21.43	5.0	107.15
		открытые	544	13.6	4.77	64.88
	1972	скирды	53	5.66	4.0	22.64
		открытые	74	56.76	5.24	297.42
	1973	скирды	5	40.0	7.0	280.0
		открытые	345	20.58	5.46	112.37
	1974	скирды	76	15.8	5.3	83.74
всего			1490	19.8	4.90	93.1
Кара-Тюбе	1971	открытые	300	24.0	5.3	127.2
		скирды	44	15.9	4.86	77.32
	всего		344	17.95	5.24	94.08
Чапаево	1963	открытые	109	27.52	4.91	135.12
		скирды	215	29.77	4.82	143.49
	1964	открытые	118	23.73	5.36	127.19
		скирды	14	42.86	5.5	235.73
	1965	открытые	133	28.57	5.17	147.66
		скирды	245	20.82	4.63	96.38
	1966	открытые	80	20	4.5	90.0
		скирды	142	25.35	4.51	114.33
всего		1400	24.62	4.93	121.47	
Тайпак	1965	открытые	210	32.86	5.74	188.59
Фурманово	1963	открытые	486	33.54	5.5	184.47
		скирды	72	30.56	4.68	143.02
	Всего		558	33.16	5.39	178.73
Урда	1958	открытые	33	42.4	5.7	241.7
		скирды	24	33.3	4.3	143.3
	всего		57	38.57	5.11	197.03
Всего по области скирды		открытые	3035	28.94±3.32	5.22±0.11	152.87±18.93
		1056	25.34±3.07	4.94±0.22	129.48±20.05	
Итого по области			4091	28,01±2.60	5.08±0.10	146.83±14.97

1.4.9.4. Взаимосвязи численностей во времени

Расчёты вели отдельно по скирдам и открытым биотопам. Установлено, что в год учёта в скирдах уровень осенней численности линейно и положительно зависит от такового

Таблица 200. Географическая изменчивость размеров вывода обыкновенной полёвки по типам биотопов

Стационар	Годы	Скирды	Открытые биотопы	Всего
Джангала	1940–1980	-	-	5.64
Новый Уштаган	1937–1950	5,70	-	4.80
11-й а/совет	1950–1953	-	5.5	5.5
Урда	1950–1971	5.7	5.5	5.68
Всего пески	1937–1980	5.7	5.5	5.41
Джамбейта	1961–1977	5.09	4.98	4.85
Кара-Тюбе	1940–1975	5.57	5.19	5.18
Тайпак	1950–1975	4.95	5.38	5.66
Райгородок	1984	-	-	4.3
Зеленовский	1941–1950	-	-	5.27
Чапаево	1950–1966	5.0	4.93	4.97
Фурманово	1942–1976	4.1	5.4	4.71
Казталовка	1942	-	-	5,08
Всего глинистая полупустыня	1940–1984	4.94	5.18	5.00
Итого по области	1937–1984	5.16	5.27	5.14

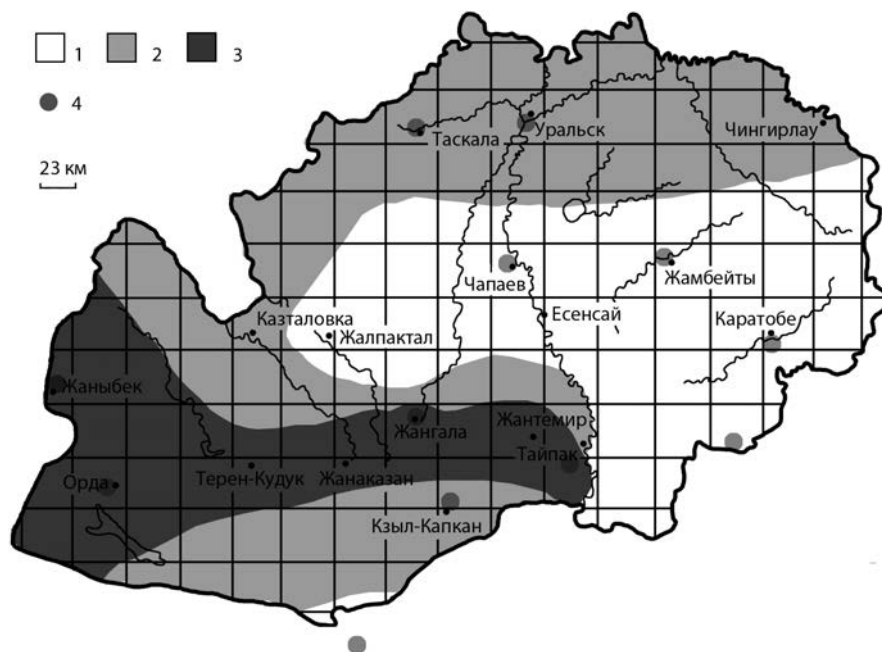


Рис. 160. Значения среднего числа эмбрионов (СЧЭ) обыкновенной полёвки на карте области: 1 – до 5.2; 2 – 5.1 – 5.4; 3 – 5.5 и более; 4 – стационары

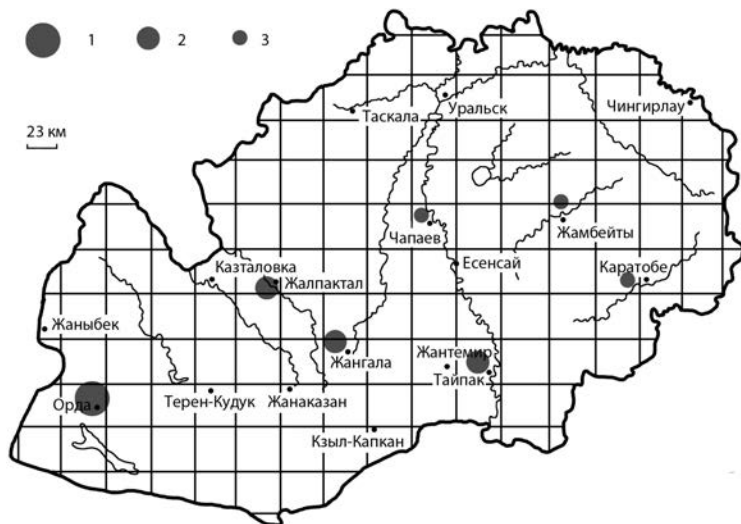


Рис. 161. Значения ИП обыкновенной полёвки на карте области в процентах: 1 – высокая (41 и более), 2 – средняя (31 – 40), 3 – низкая (до 30)

весной ($r = 0.62$), а также от уровня численности этой же осенью в открытых биотопах ($r = 0.60$). Весенняя численность в скирдах тем выше, чем выше была численность вида в открытых биотопах осенью предыдущего года ($r = 0.63$). Таким образом, уровни численности полёвок в скирдах и открытых биотопах взаимосвязаны. Отрицательного влияния предыдущего уровня численности вида на последующий уровень (авторегуляция) не отмечено, везде наблюдается позитивная интенсификация размножения.

1.4.9.5. Влияние погодных условий на размножение обыкновенных полёвок

Рассмотрение зависимости среднегодовых показателей размножения в среднем по области от показателей годовой суммы осадков и температур (также средних по области) показало, что воздействие температур весны положительно, но недостаточно при данном объёме материала, а годовое количество осадков в год учёта значимо положительно влияет на интенсивность размножения полёвок. (рис. 162, $r = 0.67$); табл. 201 и на ПИР (рис. 161). Совместное воздействие погодных условий на размножение этих зверьков показано на рис. 162, 163. Из этих рисунков видно, что более интенсивное размножение обычно случается в условиях повышенных годовых температур и осадков, а более крупные выводки случаются в условиях больших тепла и сухости.

Таблица 201. Воздействие колебаний годовой суммы осадков в мм в год учёта, x на параметры размножения обыкновенной полёвки, y (средние для области показатели, 1950–1966 гг.)

Показатели размножения (y)	Уравнение	$R=r^2$	F	$p <$
Процент беременных самок в скирдах	$y = -4.5915 + 0.11267x$	0.396	9.833	0.0068
Среднее число эмбрионов на одну беременную самку в скирдах	$y = 3.494 + 0.00631x$	0.257	5.201	0.0376
ПИР, скирды	$y = -45.558 + 0.6612x$	0.458	12.646	0.0028
ПИР, открытые биотопы	$y = 43.1117 + 0.29597x$	0.296	6.315	0.0239

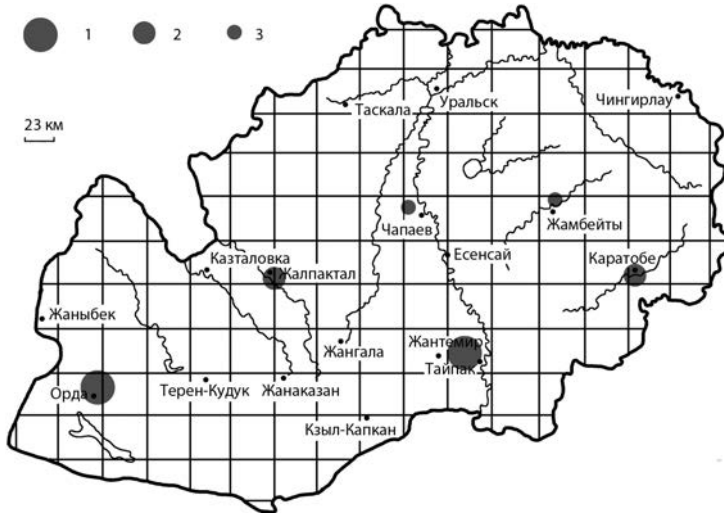


Рис. 162. Значения ПИР обыкновенной полёвки на карте области в числе эмбрионов на 100 беременных самок: 1 – высокое (201 и более), 2 – средняя (151 – 200), 3 – низкая (до 150)

Из таблицы 201 видно, что наиболее чёткая зависимость от внешних условий наблюдается в скирдах. В открытых биотопах для данного объёма материала зависимость оказалась достоверной только для суммарного показателя размножения ПИР, к тому же влияние слабее, тогда как в скирдах все показатели размножения достоверно, линейно и положительно зависели от годовой суммы осадков. Размер выводка оказался в наименьшей степени зависящим от количества осадков (минимальный R); рост числа эмбрионов в зависимости от роста увлажнения происходит значительно медленнее, чем других параметров размножения, что можно видеть по показателю наклона прямой

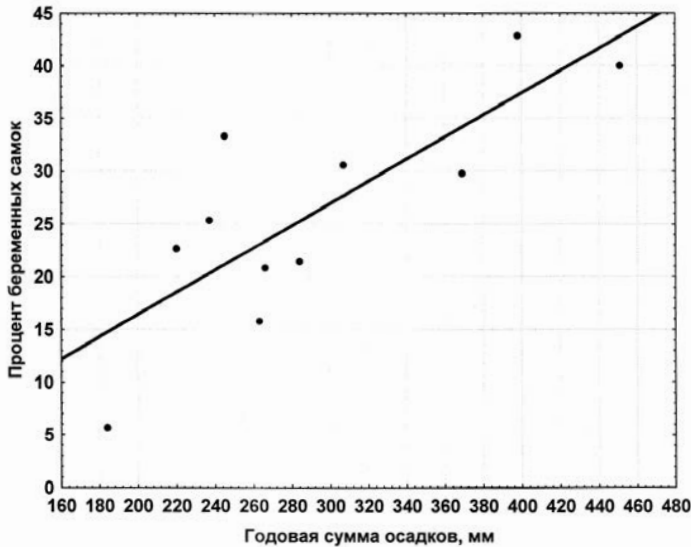


Рис. 163. Зависимость интенсивности размножения ИР (процент беременных самок за месяц) от годовой суммы осадков, мм

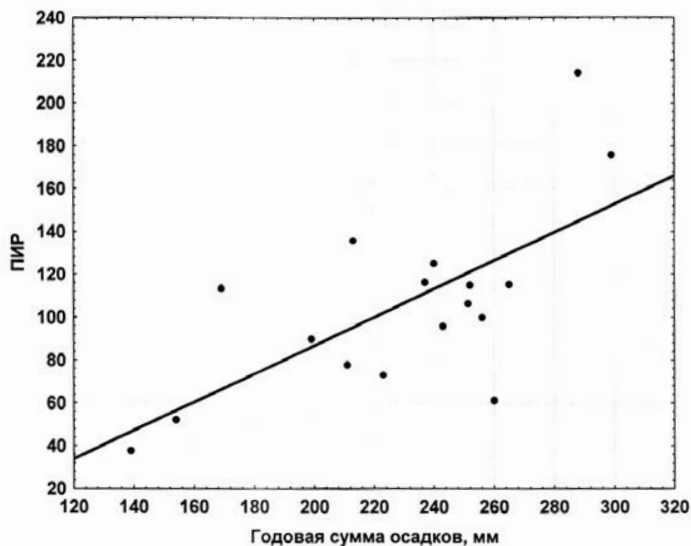


Рис. 164. То же – для ПИР

к оси x (судя по коэффициенту при x : для размера выводка он гораздо меньше, чем для остальных показателей размножения). По этим данным, в скирдах размер выводка на 25.7, а процент размножающихся самок – на 39.6% определяются количеством осадков, выпавших за год учёта, тогда как ПИР в скирдах определяется этим фактором на 45.8, а в открытых биотопах – на 29.6%. Условия предыдущих лет и сезонов значимо не влияют на размножение полёвок.

Чтобы проверить полученные результаты на более конкретном материале, мы выбрали аналогичные данные по отдельным стационарам и сопоставили их с соответствующими погодными условиями. Было выявлено по 11 наборов таких данных для скирд и открытых биотопов. По этим материалам оказалось, что, прежде всего, различия средних показателей размножения в разных биотопах статистически недостоверны (t везде менее 1.2). Расчёт зависимости колебаний параметров размножения от среднегодовых показателей количества осадков и температуры воздуха показал, однако, что различия в особенностях размножения в скирдах и открытых стациях всё же существуют. Так, в открытых биотопах при данном объёме материала все связи с годовыми показателями осадков и температуры оказались недостоверными, но зависимость от сочетания обоих факторов (температуры и осадков) в год учёта достоверна: $r=0.824$. При этом максимальная интенсивность размножения y (процент беременных самок) наблюдается в годы, когда высокие температуры (x_2) сочетаются с обильными осадками (x_1), а минимально полёвки размножаются в наиболее сухие и прохладные годы (рис. 163–167). Уравнение для показателя в открытых биотопах имеет вид: $y = -55.5778 + 0.1008x_1 + 8.5266x_2$. Уравнение достоверно при $F(2,8) = 8.4589$; $p < 0.01062$. Средняя ошибка уравнения составляет 7.577.

Достоверного влияния названных внешних условий на среднее число эмбрионов на 1 беременную самку не выявлено, а ПИР в открытых биотопах также, как в случае процента размножающихся самок, значимо зависит от совместного воздействия обоих параметров погоды: $y = -311.761 + 0.522x_1 + 48.283x_2$ и достоверно при $F(2,8) = 6.243$; $p < 0.02326$; средняя ошибка уравнения составляет 47.68, $r = 0.781$. Коэффициенты при x достоверны при $p < 0.05$.

Подобное воздействие абиотических условий на размножение полёвок можно объяснить благоприятностью теплых и влажных условий для кормовой базы зверьков, а улучшенное питание способствует интенсификации размножения.

Воздействие внешних факторов на размножение (ПИР) выявлено и для населения скирд, однако роль среднегодовых температур оказалась незначимой, для годовой суммы осадков удалось получить достоверное уравнение регрессии: $y = -4.58941 + 0.10505x_j$; $r = 0.799$, $F(2,8) = 6.243$; $p < 0.023$. Таким образом, в более влажные годы и в скирдах, и в открытых биотопах размножение обыкновенных полёвок идёт более интенсивно.

Размещение показателей ПИР в климатическом поле области также позволило заключить, что высокие итоговые показатели размножения наблюдаются чаще при высоких температурах и при количестве осадков выше 300 мм в год. Процент размножающихся самок и ПИР чётко увеличиваются в области более высоких внешних температур и большего

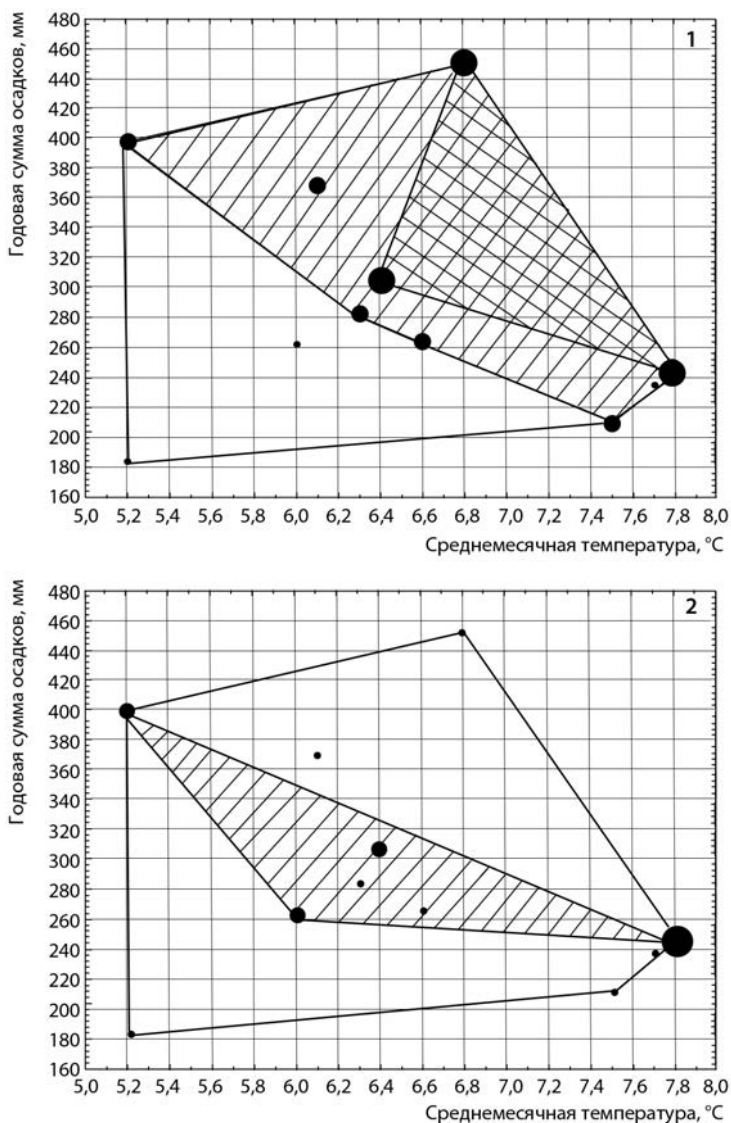


Рис. 165. Показатели ИР (1) и СЧЭ (2) обыкновенной полёвки в климатическом поле. Двойная штриховка – оптимум (ИР=31% и более, СЧЭ = 5.51 и более; кося штриховка – средние условия, ИР=21 –30% и более, СЧЭ = 5,3 – 5.5; без штриховки в пределах климатического поля – ИР=до 20%, СЧЭ = 5.2 и менее

увлажнения как в скирдах, так и в открытых биотопах (рис. 165, 166). Для размеров выводка эта зависимость выражена менее чётко (рис. 165).

Кроме того, выявлено влияние некоторых региональных и космических факторов на размножение обыкновенных полёвок. Так, в годы, когда показатели колебаний уровня Каспийского моря (УК) высоки (уровень опускается сильно), процент беременных самок в скирдах, а также средний размер выводка полёвок и в скирдах, и в открытых биотопах бывает более высоким: $r=0.68-0.69$, в итоге от УК зависит и ПИР в скирдах ($r=0.76$). От такого глобального фактора как СЗВЗ значимо и отрицательно ПИР зависит только в открытых биотопах ($r=-0.67$).

Таким образом, размножение обыкновенных полёвок идёт интенсивнее в тёплые и влажные годы, когда уровень Каспия низок, а СЗВЗ мала. Поскольку в годы работы указанные геофизические показатели снижались, они способствовали возникновению значимых положительных трендов численности осенью в открытых биотопах ($r=0.86$) и весной – в скирдах ($r=0.67$). Сравнение показателей размножения обыкновенных полёвок в различных районах области (рис. 159–161) показало, что в среднем в песчаных ландшафтах процент беременных самок в среднем за год значительно выше, чем в глинистой полупустыне; в итоге ПИР, целостно характеризующий размножение (хотя и без учёта числа выводков), в песках оказывается почти вдвое выше, чем в глинистой полупустыне. Таким образом, вид в песках не может интенсифицировать размножение с тем, чтобы повысить численность, т.к. основной фактор, регулирующий размножение – количество осадков – на юге области минимален и с годами уменьшается ещё сильнее. К тому же, как показала Н. В. Башенина (1962), в песках резко сужается видовой спектр растений, пригодных для питания обыкновенной полёвки (прежде всего, из-за того же недостаточного количества осадков). Всё это в совокупности приводит к тому, что экологическая ниша вида в песках сильно сужается, поселения полёвок всё более инсуляризируются и постепенно к югу численность вида сходит на нет. Подъёмы численности вида в песках редки и невысоки, и со временем становятся ещё ниже.

Таким образом, в изучаемом регионе количество осадков оказывается решающим фактором для размножения обыкновенной полёвки.

1.4.10. Заключение к разделу 1.4. об обыкновенных полёвках

Западно-Казахстанская область – южная периферия ареала обыкновенных полёвок. Пики численности здесь не особенно высоки, часто ограничены небольшими участками оптимальных биотопов, промежутки между пиками значительны. В результате работы установлено, что обыкновенная полёвка *Microtus arvalis* s.l. более многочисленна в глинистой полупустыне области, чем в Волго-Уральских песках. Освоение поселений человека в 30–40-х гг. XX в. обыкновенной полёвкой проходило более активно, чем в более поздние годы. В скирдах, стогах и омётах численность изучаемого вида выше в глинистой полупустыне, чем в Волго-Уральских песках. Многолетние тренды численности во всех рассмотренных случаях были положительными, при этом в глинистой полупустыне прирост численности шёл более интенсивно. С ростом численности и увлажнения в глинистой полупустыне промежутки между пиками сократились.

В Зауралье, особенно на юге его, численность зверьков выше, чем в других частях области. Обыкновенная полёвка в районе работ предпочитает в песках берега водоёмов и мелкобугристые пески, в глинистой полупустыне – берега водоёмов, бурьяны, заросли костарников. В засуху они сохраняются только в стациях переживания – в увлажнённых поймах рек и других низинах. Чем лучше зимнее выживание полёвок в скирдах, тем выше весенняя численность. Выявлена зависимость зимнего коэффициента изменения численности (КИЧ) – выживания или прироста от погод в ноябре: наилучшим он бывает в случае средних условий; при холодном ноябре предыдущего года выживание в скирдах ухудшается, как и в случае необычно тёплых условий в ноябре. Для зимнего выживания полёв-

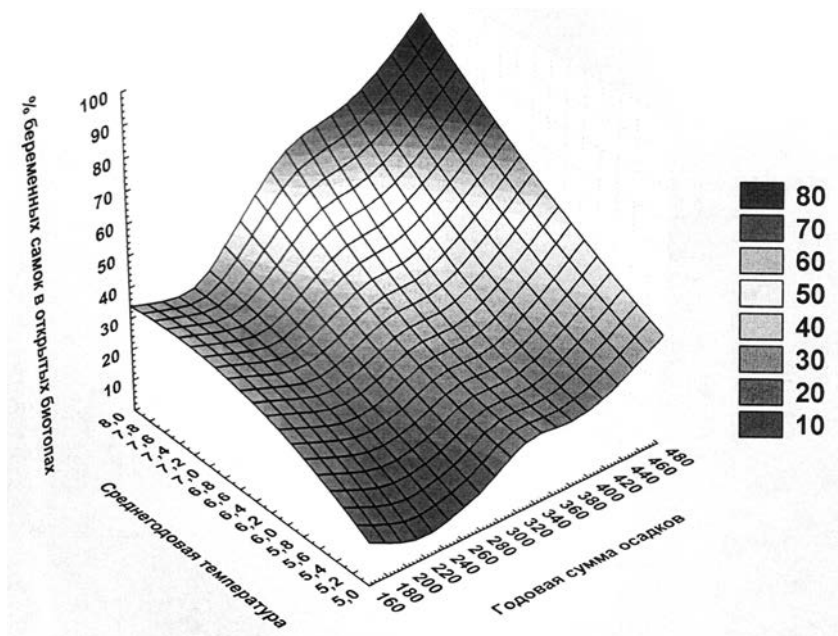


Рис. 166. Интенсивность размножения обыкновенной полёвки в %% в климатическом поле области.

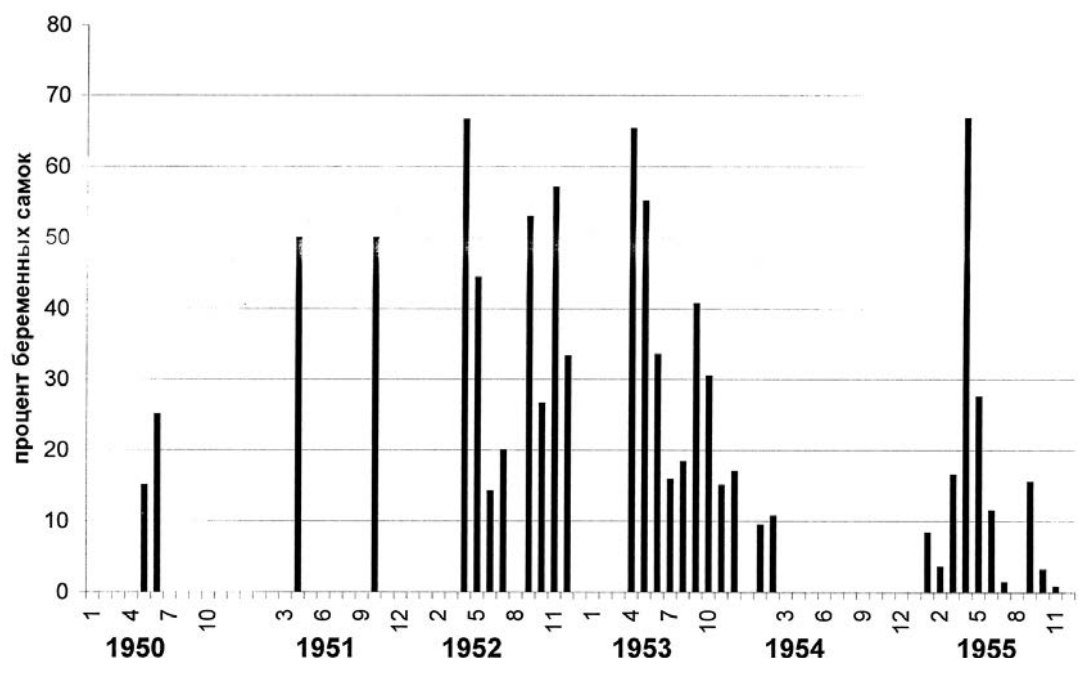


Рис. 167. Сезонность размножения степной пеструшки при разном уровне численности. 1952 – 1954 гг. – пик численности, далее – спад. Арабские цифры на оси абсцисс – номера месяцев года

ок в скирдах всегда благоприятны наиболее тёплые зимы: средние температуры зимы (декабря, января и февраля в целом) благоприятны высокие, а наиболее резко выживание снижается в случае особенно холодных температур. В природных биотопах выживание полёвок зимой лучше также в случае максимально тёплых условий как в ноябре предыдущего года, так и зимой. Максимальный зимний прирост наблюдается в случаях тёплого предшествующего ноября и после зимы средней морозности. В скирдах весенняя численность полёвок зависит от ГТК предыдущей весны и зимы перед годом учёта, а также от ГТК весны в год учёта. Осенняя численность полёвок в природных биотопах тем выше, чем больше было снега предыдущей зимой, но при низком зимнем ГТК, а в скирдах осенняя численность тем выше, чем больше была сумма осадков летом предыдущего года.

Уровни осенней численности в природных биотопах и скирдах связаны положительной связью: чем выше численность в природе, тем выше она и в скирдах. На численность полёвок осенью в природных биотопах влияют также колебания уровня Каспийского моря в предыдущем году и в год учёта. В скирдах летний прирост выше после лет с низкой весенней численностью и после сухой осени. Выживание положительно связано с предшествующим осенним уровнем численности. Длина сезона размножения составляет в данных условиях в среднем 8.5 месяцев. Круглогодичным было размножение в 8.3% лет (из 24), в одной трети лет оно длилось 11 мес., в почти двух третях лет – 8 месяцев. Непрерывное размножение за тот же промежуток времени наблюдалось в отдельно взятой точке до 11 месяцев, в целом по области – до 23 месяцев. В связи с возможностью зимнего размножения весенняя численность может быть выше осенней, особенно в скирдах. Во второй половине многолетнего периода наблюдений отмечены рост увлажнения и потепление климата в глинистой полупустыне, что способствовало удлинению сезона размножения и вследствие этого – увеличению численности. Летом размножение в некоторые годы прерывается, но продолжается в скирдах. В скирдах параметры размножения более устойчивы. В песках летний перерыв в размножении короче, а осенний пик численности выше.

Минимальный выводок наблюдается в центре глинистой полупустыни Волго-Уральского междуречья, где численность полёвок средняя, в отличие от домовый мыши, тамарисковой песчанки, у которых минимальный выводок наблюдается в оптимуме ареала (где численность максимальна). Для обыкновенных полёвок здесь характерна позитивная интенсификация размножения (чем выше численность, тем интенсивнее размножение). Для размножения благоприятны большие осадки в год учёта. ПИР в открытых биотопах положительно зависит от совокупного воздействия температуры и осадков (среднегодовые данные), а в скирдах – только от годовой суммы осадков (положительная связь). В песках показатели размножения выше, чем в глинистой полупустыне.

Выживание в природе и зимний прирост в скирдах связаны с температурными условиями предшествующей осени и зимы, б.ч. связь положительная: зимой благоприятны средние, осенью – максимальные температуры.

Итак, потепление и увлажнение климата наряду с развитием животноводства в XX веке привело к улучшению условий и резкому возрастанию численности обыкновенных полёвок в глинистой полупустыне, тогда как в песках рост потепления и иссушение климата, связанные с этим изменения растительности и увеличение антропогенной нагрузки привели к уменьшению площади пригодных для зверьков биотопов, сужению экологических ниш. Численность обыкновенных полёвок почти не возрастала, а местами (в южной части) даже снизилась за рассмотренный период XX в. Степень связи зверьков с посёлками во всей области с годами уменьшалась, а сейчас они там вообще почти не встречаются. В стогах же и скирдах их количество возрастает, особенно в глинистой полупустыне, что может означать как адаптацию полёвок обоих видов к скирдам, так и постепенный рост доли восточноевропейской полёвки в изучаемой группе.

1.5. СТЕПНАЯ ПЕСТРУШКА

1.5.1. Биотопы и питание

Подробное описание экологии вида в Западном Казахстане дано В.Л. Шевченко (1965). Так, им показано, что в годы пика (1954–1955 гг.) в Джангалинском районе пеструшка обитала чаще всего в ашиках в песчаной зоне (39–82 экз./га), много её было и в джунглильниках со злаково-полынной растительностью (35), меньше, но достаточно много – на выгонах, кочковатых, а также бугристых закреплённых песках, в чернополынно-злаковых и злаково-кокпековых ассоциациях на суглинках (12–18 экз./га). В других местообитаниях пеструшки были более редки: на сорах (9), разнотравно-злаковых лугах (2) и на мелких участках голых песков (2). При низкой численности зверьки концентрируются в разнообразных злаково-белопопынных участках возле мелко-бугристых песков, в степи – в злаковых ассоциациях, возле лугов и лиманов. С экологических позиций оптимальной для пеструшек в этих краях оказывается переходная область от песчаной пустыни к полупустыне, где они лучше выживают и быстрее наращивают численность. Это обусловлено тем, что растительность здесь богаче и разнообразнее, меньше подвержена выгоранию.

На плотных суглинках в изучаемой области степная пеструшка роет сравнительно неглубокие простые норы. В среднем количество нор на га в годы пиков (1954–1955) составляет 64, средняя глубина гнездовой камеры – 26 (до 54) см, число отверстий норы – 4. В песках же норы встречаются чаще (118 на га), они глубже, гнездовая камера располагается в среднем на глубине 38 (до 102) см, в среднем в норе имеется 6 входов. Соответственно, в глинистой полупустыне одна нора занимает площадь 1–8 кв. м, диаметр входного отверстия равен 2.4 см, число колен в норе в среднем 7. В песках эти показатели возрастают соответственно до 1–14, 3.5 и 12. Общая длина ходов норы может достигать 28 м. Из 2890 нор, раскопанных В.Л. Шевченко, 98.8% имели одно гнездо, 1.07 – два и только 0.13% – три гнезда. Размер камер достигает 5000 куб. см.

Питание пеструшек характеризуется исключительной зеленоядностью, особенно весной и летом. Излюбленные корма – полынь *A. maritima* и луковичный мятлик, хотя полный список кормовых растений в районе исследований насчитывает около 90 видов. В экстремальных трофических условиях пеструшки нередко поедают насекомых (летом – 5%), чаще встречается каннибализм (зимой – в среднем 4%). Семена встречаются в 13% желудков летом, в 9 – осенью, в 5 – зимой, не отмечены весной. Зелень встречается во всех желудках летом и осенью, в 96% – весной и в 93% – зимой. За сутки зверёк поедает 15.5 г зелёной массы растений. Запасы делает очень редко. В неволе степные пеструшки могут жить более 2 лет, в природе основная масса их гибнет в первый же год жизни.

1.5.2. Климатические предпочтения

Анализ климатических предпочтений представлен в ч.1. Оптимальной оказалась область от 4 до 10 °С и от 130 до 300 мм осадков, при этом центроид помещается примерно в области 7 °С и 200 мм, что характеризует более сухие и прохладные условия, чем у общественной полёвки. Размещение данных по доле вида в отловах мышевидных грызунов в 16-клеточной таблице (табл. 202) и в климатическом поле (рис. 110) позволяет видеть, что оптимальными для степной пеструшки являются условия при среднегодовой температуре 7.1–8.5 °С и годовой сумме осадков 251–400 мм.

Говоря о широте использования видом ресурсов местности, можно заметить, что степная пеструшка использует 8 из 14 вариантов абиотических условий (клеток таблицы), тогда как, например, общественная полёвка – меньше – 6 из 14 (см. далее).

Активность зверька круглосуточная, с октября по март преимущественно дневная, с апреля по сентябрь – преимущественно ночная. Зимой пеструшки нередко скаплива-

ются в норах. Летом под прямыми лучами солнца гибнут через 5–14 минут, но к холоду устойчивы более, нежели домовые мыши или обыкновенные полёвки в тех же условиях. Например, на морозе – 23–28° С домовые мыши гибли через 22–56 минут, обыкновенные полёвки – через 78–118 минут, а степные пеструшки – через 230–316 минут, иногда выжили и дольше этого срока (Шевченко, 1962).

Химическая терморегуляция вида была изучена Н. А. Мокриевичем (1966). Так, при температуре критической точки обмена (при 20° С в январе и 30° С в июле) потребление кислорода в мл на 1 кг веса тела зверька за 1 час составляло 4919 в январе 1955 г., 3927 – в апреле, 3800 – в июле, 5169 – в октябре 1955 г. и 4868 – в октябре 1956 г. Интенсивность химической терморегуляции в процентах составила 132–188% при максимуме в июле. Предпочитаемая температура, по измерениям в термоградиент – приборе, тёплой осенью 1955 г. составляла 30,5°, в более холодном 1956 г. – 24,6°. Число лейкоцитов с апреля по октябрь колебалось от 1900 (октябрь) до 2800 (июль) в 1 мм³ (индивидуальные колебания 900–3800). Таким образом, терморегуляция степной пеструшки довольно лабильна.

1.5.3. Размножение

1.5.3.1. Общая характеристика размножения

По данным В. А. Попова (1960), средний размер выводка составляет у степной пеструшки в Татарии 5.57±0.57, n=7; на Нижней Волге – 3.95±0.20, n=20; в окрестностях Харькова – 5.0±0.45, n=10; на юге Украины – 5.70±0.12, n=119, в среднем по всем этим территориям – 5.42±0.11, n=156. По Е. И. Страутману И. Г. Шубину (1960), на севере Казахстана степная пеструшка имеет средний выводок в 8.5 (5–12) молодых. Максимальные значения плодовитости отмечаются весной у старых особей (9), минимальные – у молодых в июне (6.07). По наблюдениям за выводками число недавно рождённых молодых составляет около 84%, а до момента достижения зверьками веса в 7–10 г доживает 58.8% от числа эмбрионов, отмеченных у самок. К размножению молодые самки приступают по достижении веса 10–14 г, самцы – позже. Зверьки, рождённые в апреле – июне, созревают в течение 21.9–29.8 дней, рождённые в феврале, марте, июле – в течение 43.2–56.3 дней, в остальные месяцы они созревают в течение 84.5–140.9 суток, особенно долго – родившиеся в октябре (Покровский, 1967).

Наиболее полное исследование размножения пеструшек в Западно-Казахстанской обл. проводилось в 1930–1960-х гг. По данным В. Л. Шевченко (1965), половая зрелость в наших условиях наступает в возрасте 30–35 дней у самок и 40–45 дней у самцов. Период беременности длится 22–24 дня, через 22–24 дня может наступить следующая беременность. На 6–7-й день жизни детёныши степной пеструшки покрываются шерстью, на

Таблица 202. Многолетние средние показатели доли степной пеструшки в населении мелких млекопитающих (по отловам) в разных условиях температуры и увлажнения, в целом по области

Параметры климата		Среднегодовая температура, °С			
		4.5–5.5	5.6–7.0	7.1–8.5	8.6–10
Годовая сумма осадков, мм	401 и более			0	0
	251–400	1.0	3.02	9.8	0
	126–250	1.86	7.39	1.36	5.23
	до 125	0.2	0	0	0

Таблица 203. Размер выводка степной пеструшки в 1937–1955 гг. (данные по всей области)

Э	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	n
В	8	62	239	506	551	373	204	144	48	20	6	3	1	2163

Э – размер выводка; В – число встреч выводка такого размера; n – число беременных самок.

Таблица 204. Размножение степных пеструшек на юге области по месяцам года в 1953–1955 гг. (по Шевченко, 1965)

Месяц	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
ИР	1.4	8.6	6.7	76.7	55.6	27.6	17.5	29	63	42.6	25.3	17.3
СЧЭ	5	4.9	5.5	6.4	5.4	4.7	3.7	4.2	4.3	5	4.3	нд
ПИР	7	42.1	32.8	490,9	300.2	129.7	64.8	12.1	270.9	213	108.8	67.5

*ИР – процент размножающихся самок; СЧЭ – среднее число эмбрионов; ПИР- репродуктивное усилие (ИР*СЧЭ); нд – нет данных.

12–13 день прозревают, и на 15–17 день становятся самостоятельными. У старых животных выводки крупнее, как и на севере Казахстана. Промежуток между выводками составляет 20–38 дней, чаще 26. Беременность длится 18–25, в среднем 22–24 дня.

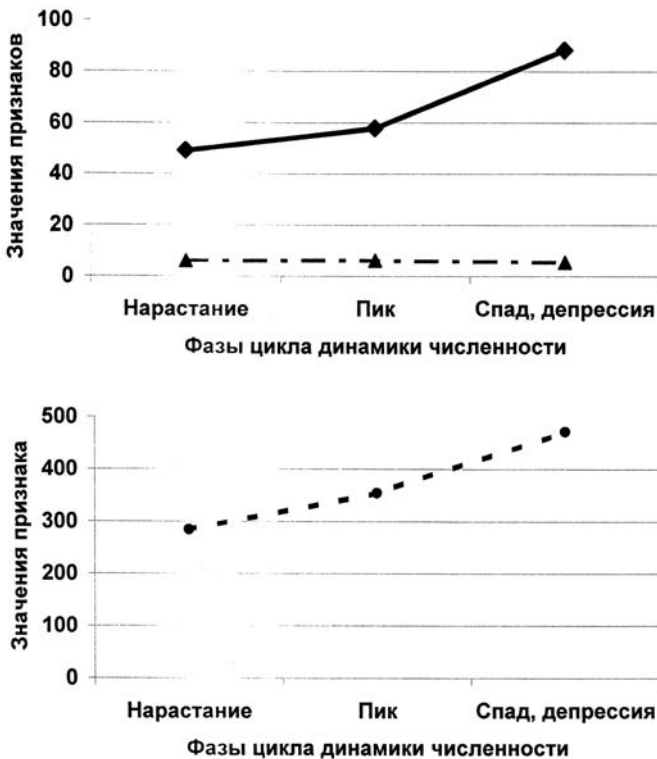


Рис. 168. Размножение степной пеструшки в различные фазы цикла динамики численности. Показатели в среднем за сезон по областным данным. Вверху: 1 (сплошная линия) – процент беременных самок; 2 (прерывистая линия) – СЧЭ на одну беременную самку. Внизу: интегральный показатель размножения ПИР степной пеструшки за сезон в числе эмбрионов на 100 лс

Размер выводка степной пеструшки по материалам за 1937–1955 гг. приводится в табл. 203.

Если рассмотреть распределения рядов по размеру выводка пеструшки в годы низкой численности, в годы невысоких пиков и в годы максимума численности, то оказывается, что нормальное распределение наблюдается только в годы депрессий численности, остальные ряды отклоняются от нормального распределения и имеют «хвост» в правой части, т. е. обладают тенденцией к росту размера выводка. Среднее за все годы по области значение размера выводка составило 5.95 ± 0.43 , в годы депрессии – 4.42 ± 0.26 ($n=38$), в годы невысоких пиков и нарастания численности – 4.76 ± 0.35 ($n=25$), в годы пика – 5.15 ± 0.04 ($n=2175$).

Характеристика размножения в годы пика представлена в следующей табл. 204. Необходимо отметить, что период повышенной численности 1953–1955 гг. включал: 1953 г. – нарастание численности, 1954 г. – собственно пик; 1955 г. – начало спада численности.

Из этой таблицы, как и из рис. 168, видно, что усреднённые ряды показывают наличие двух сезонных пиков размножения – весной (апрель – май) и осенью (сентябрь – октябрь). Наибольшая продуктивность характерна для апреля. В усреднённом виде связь показателей размножения с фазами цикла численности степной пеструшки показана на рис. 168. Из этого рисунка видно, что от года пика к году спада у степной пеструшки происходит заметное увеличение интенсивности размножения (гл. обр. через ИР), а в год нарастания численности показатели размножения минимальны. Последовательность хода размножения в годы пика для Джангалинского района показана на рис. 169 и 170. Из них видно, что в годы пиков (1953–1955 гг.) сезонных перерывов в размножении практически не наблюдалось, есть только периоды его снижения, тогда как перед годами пика перерывы на зиму и лето были регулярными.

Летняя жара угнетает размножение пеструшек, при чём в песках менее значительно, чем в степных ландшафтах, поскольку здесь лучше сохраняется растительность. Зимой же, даже при температурах воздуха до -25 – -27°C , если снег достаточно глубок (более

Таблица 205. Интенсивность размножения различных весовых групп степных пеструшек в разные фазы цикла динамики численности (по В. Л. Шевченко, 1964)

Год, фаза цикла	Показатель	Самки с весом тела, г					
		До 14 г	14.1–20	20.1–26	26.1–32	32.1–38	Всего
1953 нарастание	Исслед. самок, из них:	249	584	465	149	45	1492
	Беременных	11	117	193	89	30	440
	Кормящих	-	24	90	28	2	144
	% размнож.	4.42	24.14	60.86	78.52	71.11	39.14
1954 пик	Исслед. самок, из них:	278	316	305	89	12	1000
	Беременных	5	55	111	50	11	232
	Кормящих	7	41	76	16	-	140
	% размнож.	4.32	30.38	61.31	74.16	91.67	37.2
1955 спад	Исслед. самок, из них:	120	276	143	31	8	578
	Беременных	1	36	25	10	3	75
	Кормящих	-	15	17	5	1	38
	% размнож.	0.83	14.86	29.73	48.39	50.0	19.55

20–30 см), размножение может продолжаться. Существенное значение в его интенсивности имеет фаза многолетней динамики численности. Так, в пик численности 1948 г. оно длилось с марта до декабря со средним числом эмбрионов в марте – апреле 7, июне – сентябре 4.45, в октябре – декабре – 4.36 (n=25).

Из табл. 205 видно, что размножение обеспечивается главным образом самками весом выше 20 г. В годы нарастания и пика численности оно шло с одинаковой интенсивностью, а различия в приросте обуславливались, скорее всего, различиями в величине исходного (родительского) поголовья, продолжительности репродуктивного периода и степени выживания молодых. В период спада численности произошло не только сокращение величины выводка и продолжительности сезона размножения, но и резкое снижение самой интенсивности (почти вдвое), немного в большей степени за счёт молодых зверьков, чем более старых.

Из табл. 205 видим, что 1955 г. (спад численности после крупного пика в 1954 г.) характеризовался резким спадом интенсивности размножения, что говорит о значительном ухудшении условий существования зверьков. В табл. 205 объединены все годы низкой численности, как спада, так и депрессии. Видно, что в этом случае процент размножающихся самок, напротив, гораздо выше, чем в годы подъёма и пика. Это можно объяснить тем, что, существуя в состоянии длительной депрессии популяции, зверьки интенсивно размножаются (т.к. низкая численность стимулирует размножение). Низкое исходное поголовье и недостаток ресурсов не создают, однако, условий для хорошего выживания сеголеток и численность остаётся низкой. Как только эти ресурсы появляются (в виде удачного сочетания благоприятных погодных и кормовых условий), плотность начинает возрастать, популяция переходит в фазу подъёма численности, в прочих же случаях остаётся на уровне депрессии. В годы спада при ещё значительной плотности зверьков (как в 1955 г.) истощённая популяция не даёт необходимой интенсивности размножения, что в неблагоприятных условиях усугубляет снижение (и даже создаёт условия для краха) численности популяции за счёт усиленной гибели того небольшого приплода, который всё-таки продолжает появляться на свет. Для старых животных характерны более крупные выводки.

Длительность периода непрерывного размножения составляет от 1 до 33 месяцев (1953–1955 гг.). Сезонные спады в интенсивности размножения обычно наблюдаются в ноябре – феврале и июле

Среднее значение процента размножающихся самок ИР по области за все годы составило 63.95 ± 3.41 (n=39), в годы спада и депрессии – 88.31 ± 6.13 , подъёма и малых пиков –

Таблица 206. Характеристика размножения степной пеструшки в годы различных фаз динамики численности степной пеструшки (n – число точек-лет наблюдений)

Показатель	подъём		пик		спад, депрессия		Среднее	
	n	M±m	n	M±m	n	M±m	n	M±m
Длина периода размножения ДПР, мес.	3	6.33 ± 2.67	19	7.32 ± 0.56	9	3.0 ± 0.93	31	5.97 ± 0.59
Среднее число эмбрионов СЧЭ	9	6.05 ± 0.49	19	6.10 ± 0.31	14	5.50 ± 0.30	42	5.89 ± 0.20
Процент размнож. самок ИР	4	49.06 ± 7.82	26	57.80 ± 3.33	9	88.31 ± 6.13	39	63.95 ± 3.47
ПИР	3	284.51 ± 104.67	17	354.59 ± 35.58	6	471.97 ± 75.47	26	373.59 ± 32.55
УПП	2	2834.98 ± 1562.4	10	3424.44 ± 475.88	3	1930.0 ± 874.81	15	3046.95 ± 408.91

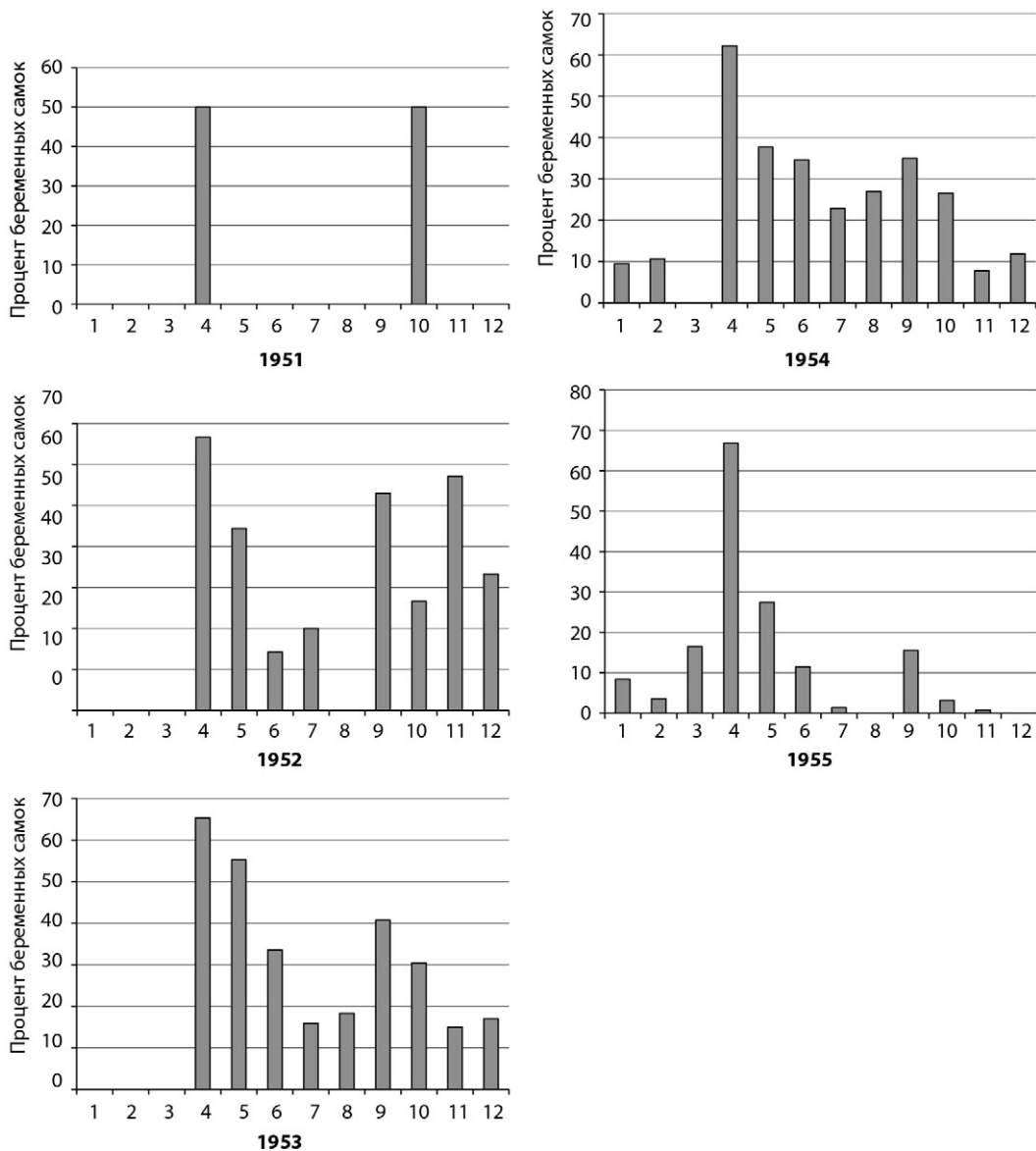


Рис. 169. Ход размножения степной пеструшки в Джангалинском районе в период пика (1950 – 1955 гг.), процент беременных самок. Ось абсцисс – месяцы года

49.06±7.82, большого пика – 57.8±3.33. Интенсивность размножения зависит не только от уровня плотности, но и от внешних условий (ресурсов питания и выживания, создаваемых благоприятным сочетанием погодных условий). На основе сводки данных о размножении нескольких видов грызунов в 1950–1966 гг., составленной В. Л. Шевченко и А. А. Лисицыным (архив ПЧС) было построено представление о сезонном ходе размножения степной пеструшки. Оказалось, что показатель СЧЭ в среднем от начала к концу сезона снижается, тогда как остальные характеристики сезонных трендов не имеют. В год пика в оптимальной части ареала по сравнению с многолетней средней за 1950–1966 гг. в целом по области интенсивность размножения была выше, особенно в осенний период. Среднее же число

эмбрионов в период пика в начале года было ниже среднего, но выше среднего – в осенний период.

В итоге условный показатель размножения ПИР ($\text{ПИР} = \text{ИР} \cdot \text{СЧЭ}$) был ниже практически во все сезоны года, особенно осенью. Если сравнивать интенсивность размножения степной пеструшки с обитающими здесь же домовою мышью и обыкновенной полёвкой, то, судя по ПИР, она минимальна у степной пеструшки, и максимальна – у обыкновенной полёвки. Эти показатели составляют около 0.01% потенциала размножения. А. А. Лисицын (1964б) указывал, что в 1932 г. на территории южного Заволжья, в том числе во многих районах Волго-Уральского междуречья численность мелких млекопитающих достигала нескольких тысяч на га, т.е. в тот год был почти реализован потенциал размножения.

Следует отметить, что для степных пеструшек большое значение имеет продолжительность сезона размножения, когда не только зимовавшие, но и сеголетки включаются в размножение. Поскольку беременность у этого вида длится около 23 дней, можно считать, что в каждом месяце беременность наблюдается у новых самок, т.е. чем дольше длится сезон размножения, тем больше продуктивность, как видно из табл. 206.

В годы депрессий при минимальной длине периода размножения и СЧЭ процент размножающихся самок ИР максимален, в итоге, несмотря на максимальное репродуктивное усилие ПИР (число эмбрионов на 100 беременных самок), УПП минимален из-за малого исходного поголовья. В годы подъёма при удлинении сезона размножения и росте СЧЭ интенсивность размножения самок ИР минимальна, отчего минимально и ПИР, но, поскольку исходная численность выше, возрастает и УПП. В год пика максимальная длина периода размножения и СЧЭ при средней интенсивности размножения достигается высокой ПИР и максимальный УПП.

Судя по таблице, период размножения бывает наиболее длительным в периоды пика, а минимальным – в годы спада и депрессии численности. Среднее число эмбрионов выше в годы нарастания и пиков численности, тогда как процент размножающихся самок, напротив, минимален в годы нарастания, выше – в годы пиков и резко возрастает в годы спада и депрессий численности пеструшки. ПИР для месяца максимального размножения минимален в годы подъёма, выше – годы пика и максимален (т.е. максимальны усилия популяции по размножению) – в годы спада и депрессии. УПП, тесно связанный с продолжительностью сезона размножения, как уже отмечалось, максимален в годы пика, а минимален – в годы спада и депрессий, для которых характерно резкое снижение продолжительности сезона размножения.

Таким образом, интенсификация размножения (увеличение ПИР) у степных пеструшек, хотя и имеет место, но не приводит к резкому росту численности. Минимальный ПИР наблюдается в случае благоприятных условий и хорошего выживания потомства, что характерно для лет подъёма численности. При этом к году пика возрастают процент размножающихся самок и длина сезона размножения, а в годы спада и депрессий снижение продуктивности идёт за счёт среднего числа эмбрионов и особенно – продолжительности сезона размножения, когда размножение не может компенсировать высокую смертность зверьков из-за дефицита ресурсов.

1.5.3.2. Географические аспекты размножения

Данные по среднему числу эмбрионов на одну беременную самку (СЧЭ) за 1937–1962 гг., распределённые по 7 территориям, дали следующие результаты: максимальный размер выводка отмечен на стационарах Джамбейты (8.50), меньше – на стац. Новая Казанка, Фурманово, Чапаево, Урда, Байгазы (6,03–6.25); небольшой размер выводка зарегистрирован на северо-востоке песков – территории бывших 5-го и 11-го аулсоветов (5.57), а минимальный – в районе Нового Уштагана (5.22), табл. 207 и рис. 170.

Таким образом, в условиях географического оптимума (максимальной численности) размер выводка оказался минимальным.

Минимальная продолжительность сезона размножения (3.8–4.4 мес.) отмечена в наименее благоприятных для вида районах (Тайпакском, Урдинском, Чапаевском и Фурмановском), средняя – на стац. Новая Казанка и на северо-востоке Волго-Уральских песков (по 8.3 мес.), а максимальная – на стац. Новый Уштаган (8.5 мес.). Процент размножающихся самок оказался максимальным на стац. Новая Казанка и Урда (72.7–66.63), а минимальным – в районе Нового Уштагана и стац. Джамбейты (42.9–47.96). Таким образом, в Новом Уштагане при максимальном сезоне размножения СЧЭ и процент размножающихся самок ИР оказались минимальными.

Если судить по УПП, соотношение параметров размножения, ведущее к максимальной интенсивности размножения, имеет место на стац. Новая Казанка (УПП= 3880.4), довольно велико оно также на северо-востоке Волго-Уральских песков (2570.4) и в Новом Уштагане (1990), ниже – на стац. Урда (1408.7), Чапаево и Фурманово (400). В центре локального пятна высокой численности (район северо-востока и центра Волго-Уральских песков) прирост поголовья идёт главным образом за счёт длинного сезона размножения, в то время как другие параметры снижены. На севере и окраине Волго-Уральских песков (стац. Новая Казанка) условия ухудшаются, поэтому все параметры размножения максимальны. В более пессимальных районах сезон размножения краток, возможно, здесь же повышена смертность. Поэтому, несмотря на увеличение среднего числа эмбрионов и процента размножающихся самок, прирост популяции в большую часть времени не позволяет поднять численность её до высоких значений.

Таким образом, у степной пеструшки в условиях местного оптимума размножение снижено, но длится долго, тогда как в пессимуме оно идёт наиболее интенсивно, но в течение короткого периода. В условия оптимума, таким образом, здесь входят не только собственно значения благоприятности местообитаний и условий года, но и особенности местности, допускающие более длительный сезон размножения.

Расчёт коэффициентов корреляции позволил установить, что ПИР определяется колебаниями процента размножающихся самок на 65.6%, а колебаниями среднего числа эмбрионов – в меньшей мере – на 40%. Уровень численности (в трёх градациях: мало – до 1

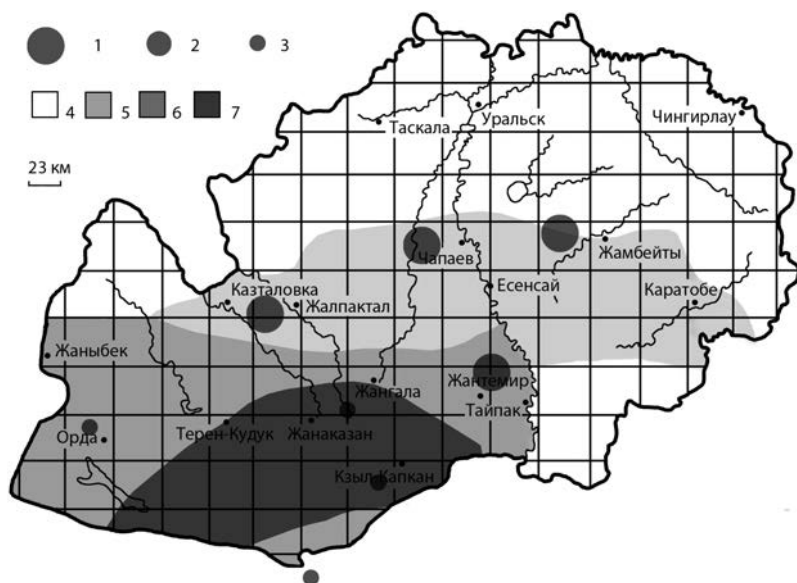


Рис. 170. Картосхема численности и СЧЭ степной пеструшки. Круги – размер выводка: 1 – низкая, до 4.7; 2 – средняя, от 4.8 до 5.9; 3 – высокая, 6.0 и выше. Фон – численность (4 – низкая, до 905 экз/га; 5 – средняя, 5.1–2.0; 6 – высокая, от 21–100 экз/га и более; 7 – очень высокая: 101

Таблица 207. Коэффициенты вариации показателей размножения степной пеструшки в Западно-Казахстанской области (1937–2002 гг.)

Показатели	Коэффициенты вариации признаков CV, в %				
	Среднее число эмбрионов	% размнож. самок	Длина сезона размнож.	ПИР	УПП
По фазам цикла динамики численности					
Нарастание	24.3	31.86	72.99	63.78	77.92
Пик	21.97	29.34	33.2	42.53	43.94
Спад и депрессия	20.18	20.84	92.67	39.17	78.51
По участкам территории					
Новая Казанка	14.53	27.8	31.64	30.81	34.98
Фурманово и Чапаево	32.79	29.48	80.25	51.12	-
Урда	25.21	24.99	77.63	-	-
Северо-восток Волго-Уральских песков	22.26	29.48	6.06	55.24	52.57
Новый Уштаган	20.5	41.37	8.35	61.38	50.99
По всей области	22.07	33.89	55.10	44.43	51.98

экз./га, средне – от 1 до 10 и много – более 10) значимо связан с процентом размножающихся самок ($R=0.48$) и продолжительностью сезона размножения ($R=0.40$). Влияние процента размножающихся самок на колебания ПИР оказалось незначимым, тогда как наблюдается максимальное воздействие колебаний среднего числа эмбрионов ($R=0.59$); значимо и довольно велико также воздействие на численность ПИР ($R=0.48$) и продолжит.

Коэффициенты вариации средних значений параметров размножения (табл. 207) минимальны для среднего числа эмбрионов, выше – для доли размножающихся самок и максимальны – для продолжительности сезона размножения. Возможно, это связано с не всегда точным его определением (учёты не всегда проводили в течение всех месяцев года, особенно при депрессиях численности). Расчётные параметры (ПИР, УПП) наиболее изменчивы. В годы пика почти все параметры наиболее устойчивы. Наиболее изменчивы параметры сезона размножения и УПП в годы спада и депрессий численности, тогда как устойчивость ПИР и процента размножающихся самок ИР падает от года нарастания к году пика и затем – к году спада или депрессии. В географическом аспекте выделяется связь варьирования продолжительности сезона размножения с оптимальностью участка: в оптимуме (Новый Уштаган, северо-восток Волго-Уральских песков) это варьирование минимально, в менее благоприятных участках, на периферии песков и в глинистых ландшафтах – максимально.

Из представленных расчётов можно заключить, что одна пара пеструшек в годы пика может произвести 34 молодых за год; учитывая хорошую выживаемость зверьков в условиях оптимума, при исходном поголовье 80 экз./га, к концу года популяция может вырасти до 2700–3000 экз./га, что и наблюдалось А. А. Лисицыным в выше приведённом случае за 1932 г.

1.5.3.3. Связь показателей размножения с различными факторами

Рассмотрение связи СЧЭ с базовыми метеорологическими характеристиками местности (рис. 171) показало, что максимальный размер выводка у степной пеструшки бывает в условиях средних температур и высокого увлажнения. Сопоставление всех имеющихся данных по размножению с уровнем численности в год учёта показало также, что значимо

связан с ним только УПП: $r = 0.81$. Выявлены также другие взаимосвязи показателей размножения с внутрипопуляционными факторами: ПИР – с процентом размножающихся самок: $r = 0.81$ и со средним числом эмбрионов – $r = 0.69$, т.е. процент размножающихся самок определяет значение ПИР на 65.6%, а среднее число эмбрионов – на 47.6%. Для УПП оказались значимыми воздействия среднего числа эмбрионов ($r = 0.74$) и ПИР ($r = 0.81$).

Прирост от года низкой численности к пику, если он происходит за один год, может достигать 50–80 и более крат; от лет подъёма до лет пика – 3–10, от одного года пика к следующему – 2–3. Спад от года пика к депрессии не поддаётся расчёту, т.к. после года пика численность может упасть до нуля в 10 и более раз (например, в Новом Уштагане за зиму 1948/1949 гг.).

Рассматривая факторы динамики численности степной пеструшки, В.Л. Шевченко (1965) придаёт ведущее значение климатическим условиям. Он отмечает, что летняя жара угнетает пеструшек. Зимой они выносят морозы до $-23-27\text{ }^{\circ}\text{C}$; если высота снега достаточна (более 20 см), то размножение может продолжаться. Летнее размножение снижается из-за угнетения растительности, поэтому в песках оно выражено меньше. Депрессии численности бывают в годы с оттепелями, гололёдом и ливнями. Условия для роста численности создаются в результате нескольких влажных лет, следующих друг за другом. А.В. Парфёнов и А.К. Гражданов (2002) считают, что весенняя численность пеструшек бывает выше, если зима для них благоприятна. Например, этим авторы объясняют подъёмы численности в 1980, 1994 и 2001 гг. Возрастание численности пеструшек от весны к осени наблюдается в годы с мягким влажным летом (подъёмы численности осенью 1981 и 1984 гг.).

Болезням и хищникам В.Л. Шевченко (1965) отводит второстепенную роль. Пеструшку уничтожают совы, лисица, пустельга, кобчик, в меньшей степени балобан, коршун, луни (Строганова, 1954; Млекопитающие Казахстана, 1978). Значительное воздействие хищников заметно лишь на пике численности. В.Л. Шевченко (1965) внимательно проследил роль хищников в снижении численности пеструшек в период пика 50-х годов. В результате было выявлено, что в это время резко повысилась численность как четвероногих

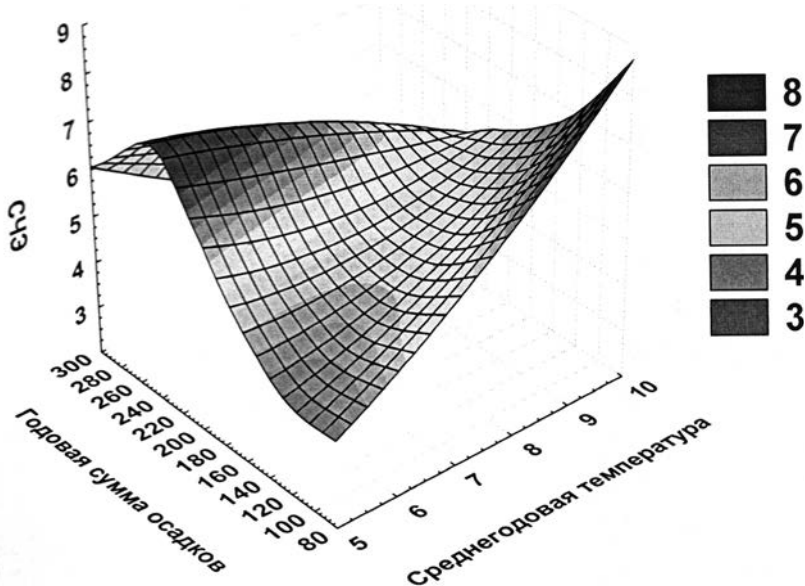


Рис. 171. СЧЭ степной пеструшки в климатическом поле области

Таблица 208. Географические аспекты размножения степной пеструшки в Западно-Казахстанской области

Район работ	СЧЭ		% размнож. самок		Длина сезона размнож., мес.		ПИР	УПП
	n	M±m	n	M±m	n	M±m	M±m	M±m
Фурмановский и Чапаевский	11	6.13± 0.82	11	68.75± 8.16	7	4.0± 1.22	452.66± 103.49	1232.1
Новая Казанка	12	6.02± 0.25	10	72.7±6.38	8	8.25± 0.92	429.29± 41.82	3880.4 ± 480.0
Урдинский	6	6.03± 0.62	3	66.63± 9.61	5	3.8± 1.32	±	1408.7
Северо-восток Волго-Уральских песков	5	5.57± 0.55	4	55.8± 8.22	4	8.25± 0.25	316.17± 87.33	2570.36± 675.63
Новый Уштаган	9	5.22± 0.36	5	47.96± 8.87	2	8.5± 0.5	245.57± 55.94	1990± 717.44
Тайпакский	3	6.25± 0.38	5	60.98± 6.48	5	4.4± 1.44	-	-
Джамбейтинский	1	8.5	1	42.9	Нд	-	364	-
По области	42	5.89± 0.20	39	63.95± 3.47	31	5.97± 0.59	373.59± 32.55	3046.95± 408.91

(ласка, хорь степной, лисица и др.), так и пернатых хищников-миофагов – в основном луней, пустельг, сов. Так, в 1955 г. в лаборатории стационаров на юге области попал 191 четвероногий хищник, в другие годы – не более 12. Отмечено также известное ранее для других ситуаций запаздывание пиков численности хищных зверей от пиков численности жертв на 2–3 года и сохранение их высокого обилия ещё в течение ряда лет. А. А. Парфёнов и А. К. Гражданов (2002) также отметили, что в период роста численности пеструшек в 2001 г. в песках стали встречаться степной хорь и корсак, которые не регистрировались там с 90-х годов. Впервые за ряд лет была отмечена ласка, днём встречались мышкующие лисы. В этот же год заметно возросла и численность хищных птиц-миофагов – болотных сов и степных луней, которые задержались в этой местности до декабря.

В периоды пиков численности и после них (1955 г.) от степных пеструшек выделяли возбудителей туляремии, кишечных инфекций, диплококки.

Таким образом, рассматривая Волго-Уральское междуречье в целом, можно резюмировать, что подъём численности пеструшек в 50-х гг. XX в. был максимальным за прошедшее столетие; участок повышенной численности охватил тогда максимальную площадь. В 1948, 1962 и 1995 гг. имели место лишь локальные подъёмы численности, тогда как в остальные годы зверьки были либо крайне малочисленны, либо вообще практически отсутствовали, хотя, несомненно, не исчезали вовсе, сохраняясь в видовых рефугиумах (станциях переживания) в минимальном количестве, обеспечивающем выживание популяции.

1.6. ВОДЯНАЯ ПОЛЁВКА

1.6.1. Изменения численности и размещения во времени

Состояние численности вида в области представлено в табл. 209.

Судя по данным, усреднённым по двадцатилетиям, при генеральной средней в 6.12 экз./км самая высокая в области численность водяной полёвки наблюдалась в Зауралье (кроме поймы р. Урал) и на стационаре Кисык-Камыш. Минимальная численность водяной полёвки отмечается по обоим берегам в пойме р. Урал, особенно на юге Зауралья (Чапаевский, Тайпакский районы) и в Фурмановском районе. В остальной части области численность была средней. Будучи чуть выше среднего уровня в начале периода учётов, в 50–70-х гг. она резко возросла, а в последующие два десятилетия снижалась. Таким образом, в течение последних 40 лет в области наблюдалось снижение численности вида. Эта общая тенденция снижения численности вида от 30-х гг. XX к началу XXI в. была отмечена А. А. Максимовым (2001) и в других частях ареала вида как для поселений озёрно-займищного, так и долинно-ручьевого типа (Архангельская, Томская, Новосибирская, Горно-Алтайская области). При этом снижение началось раньше всего – с 70-х гг. – в Тайпакском районе, позже – в Чапаевском, Джангалинском и Фурмановском районах и ещё позже – в Джангалинском, Кара-Тюбинском и северных районах. Судя по численности и её трендам, Джамбейтинский район, по-видимому, наиболее благоприятен для водяной полёвки, тогда как пойма р. Урал – наименее благоприятна.

Пик численности водяной полёвки по средним за 20 лет (табл. 209) в большинстве районов обитания в пределах области пришёлся на 50–70-е гг., за исключением Тайпакского (30–50-е гг.) и Джамбейтинского районов, а также стационара Кисык-Камыш (1971–1989 гг.). В 30–40-х гг. XX столетия водяная полёвка в области была обычна и местами многочисленна. В 1938–39 гг. при высыхании Камыш-Самарских озёр полёвка исчезла с низовий Кушума и Узеней, а в 1940 г. с появлением воды в озёрах вновь стала расселяться от верховий рек к низовьям. В 1942 г. зоологи ПЧС отмечали нарастание, а в 1943 г. –

Таблица 209. Численность водяной полёвки в Западном Казахстане в различные периоды учётов (зверьков на 1 км береговой линии, в скобках – число лет наблюдений)

Места учётов	1930–50 гг.	1952–70 гг.	1971–1989 гг.	1990–2002 гг.	В среднем
Камыш-Самарские озёра	4.35 (3)	7.09 (18)	5.8 (21)	2.63 (9)	5.53 (51)
Окрестности посёлка Кисык-Камыш	-	2.1(6)	10.4 (3)	6.02 (3)	9.71 (12)
Калмыковский р-н	5.06 (5)	5.01 (5)	0.53 (6)	3.08(6)	3.27 (22)
Чапаевский р-н, Приуралье	42.4 (2)	8.14 (38)	3.91 (42)	2.28 (20)	5.91 (102)
Чапаевский р-н, Зауралье	-	3.88 (4)	2.19 (19)	-	2.48 (23)
Северные районы (Зелёновский, Приуральный, Теректинский)	6 (3)	8.55 (2)	6.71 (4)	0 (1)	6.19 (10)
Фурмановский р-н	7.2 (1)	10.45 (11)	3.23 (43)	2.51 (14)	4.29 (69)
Джамбейтинский р-н	-	13.78 (22)	17.64 (16)	3.93 (24)	10.96 (62)
Юг Зауральной части области	-	9.6 (2)	9.08 (11)	3(1)	8.72 (14)
В среднем по области	11.09 (14)	8.53 (108)	5.43 (165)	2.95 (78)	6.12 (365)

пик численности водяной полёвки. В 1944 г. началось снижение численности. В те годы учёты зверьков проводили капканами в пересчёте на 100 капкано-суток (кс). В 1945–47 гг. в Джангалинском районе учтено 2.5–2.8 зверьков на 100 кс в подходящих биотопах, в 1948 г. – 7.7. Сходные цифры были получены для Фурмановского и Чапаевского районов (7.2; 7.9); в Тайпакском районе численность водяных полёвок была ниже (1.1). В 1949 г. численность вида в области продолжала нарастать до 8.9 в Зеленовском районе и до 6.7 на 1 км береговой линии или 22.9 на 100 кс в Тайпакском районе. К 1951 г. в Джангалинском районе численность возросла до 14.6 экз. на 1 км береговой линии.

В целом численность водяной полёвки в 50-х гг. возросла (табл. 209) на Камыш-Самарских озёрах и в Фурмановском районе, по рекам Малый Узень, Кушум. Весной 1955 г. в этих краях численность зверька составила 21.4 экз./км, или 30.4 экз./100 капкано-суток (кс). Зоологи Джангалинского стационара отлавливали за год: в 1945 г. – 25 экз., в 1946–49 гг. – по 1–8 экз., в 1950 г. – 11, в 1951–14, в 52–1, в 1953–54 гг. – по 13–14 экз., в 1955 г. – 6. В целом в 1951 г. численность оставалась высокой также на стационарах Кисык-Камыш, Чапаево, Джамбейта, Новая Казанка, Калмыково, снизилась в Фурмановском районе. В Зелёновском же районе (северная часть области) в 1951 г. было добыто 512, а в Чапаевском – 385 зверьков. Численность водяных полёвок в этом году составила в среднем за год 16.8 на 100 кс, однако, к осени из-за засухи резко снизилась от 15.2 до 2.4 экз./км. (32.1 и 2.0 на 100 кс соответственно). Весной 1952 г. численность водяных полёвок стала ещё ниже – 0.5 на 1 км, но к лету несколько возросла (7.1 на 1 км). В Чапаевском районе к весне 1952 г. упала до 0.4 на 1 км, в Тайпакском районе – до 0, на стац. Новая Казанка – до 1.0. После небольшого подъёма численности в 1953 г. в 1955–56 гг. вновь возникла глубокая депрессия. Небольшой подъём численности наблюдали затем в 1957 г.: до 0.8–3 на стац. Новая Казанка, до 7–12 в Фурмановском районе; в 1958 г. численность повысилась далее до 39.3 – в Чапаевском и Фурмановском районах, с тем, чтобы вновь снизиться в 1959 г. По берегам водоёмов на стац. Урда в 1958 г. поддерживалась численность в 2–3 экз./1км.

В 60-х гг. XX столетия численность водяной полёвки на правом берегу р. Урал в пределах Чапаевского района составляла в среднем 6.4 весной и 3.8 экз. осенью на 1 км береговой линии при учёте капканами. По Узеням она составляла в среднем 6.6, на юго-западе района (Кисык-Камыш) – 11.5. Южнее, по берегам водоёмов в песчаной части области численность водяной полёвки была ниже (2.8), чем в степи (6.5). На левобережье р. Урал в северной половине области численность вида была выше: до 31 экз./км в пойме р. Урал и 15.2 – по степным речкам. Росту численности и освоению территории водяной полёвкой в области способствовало создание Урало-Кушумской оросительной системы в конце 50-х – начале 60-х гг. (см. выше), берега которой водяная полёвка быстро заселила. В Фурмановском районе произошло удвоение численности.

В 70-х гг. численность водяной полёвки сильно колеблется, например, на юге поймы Урала – от 28.5 до 0.1 экз./км. В 80-е гг. произошло снижение численности водяной полёвки. Так, по Узеням учтено 1.3, при повышении численности в некоторые годы до 6.02 экз./км на Кушуме, в целом на Кушуме и Мухорке численность была невелика – 3.45 экз./км., около 7 – на левобережье. Тем не менее, на юге области полёвка осваивает новые территории. Так, в 80-х гг. в районе Байгазы (юго-запад Тайпакского района) в точке Косауз впервые отмечено появление водяной полёвки в песках (0.6 экз./км.), а на протоке Быгырлай их было отмечено даже 1.5 экз./км. В 1981 г. с обводнением песков Бийрюк водяная полёвка распространилась до северной кромки песков (пос. Эмиркстау, Рабатайбат, Саршоп).

В 90-х гг. численность водяной полёвки в целом по области остаётся низкой, но постепенно нарастает. В Фурмановском районе численность составляет около 0.07 экз./км в Чапаевском и Тайпакском – около 6, в Джамбейтинском – в среднем около 3, при годовых колебаниях от 0.5 до 6.2 экз./км. В 1999–2002 гг. численность остаётся по-прежнему низкой. Так, на правом берегу р. Урал в пределах Чапаевского района в этот период учтено всего 1–2, на Кушуме и по Урало-Кушумскому междуречью, по каналам оросительной системы – 2–4, по Узеням – около 1 и менее, по левобережью р. Урал – 4.3 экз./км.

Для пойм крупных рек Западного Казахстана характерны в основном популяции пойменно-речного типа (Водяная полёвка, 2001), где динамика численности зависит главным образом от высоты паводковых вод, и озёрно-займищные, где полёвки населяют тростниковые крепи и другие околводные биотопы по берегам степных озёр (Камыш-Самарские, Челкар и др.). Колебания численности водяных полёвок в популяциях озёрно-займищного типа, по А. А. Максиму (Водяная полёвка, 2001) определяются циклами наполненности озёр протяжённостью в 35–40 лет. По-видимому, к последнему или промежуточному типу следует отнести поселения водяной полёвки по берегам каналов оросительной системы в Чапаевском и Фурмановском районах, наполненность которых зависит, с одной стороны, от уровня р. Урал, а с другой – от общих закономерностей, определяющих колебания уровня водоёмов в области, в частности, от уровня Каспия, годового количества осадков, многолетних циклов колебания уровня местных озёр, определяемых комплексом природных гидрологических, геологических и климатических причин.

1.6.2. Биотопы и факторы динамики численности

В Западно-Казахстанской обл. водяная полёвка обитает только по берегам водоёмов или лиманам. По берегам р. Урал численность зверьков может достигать 50 и более на 1 км береговой линии, а в Чижинских разливах число нор и гнёзд – до 170 на 1 км берега (Демяшев, 1964). На западе области водяная полёвка появилась с развитием орошения. Обнаружена по берегам солёных речек у оз. Эльтон, а также по притокам реки Аще-Узек, в Шеремет-сае, где весной вода пресная, а к осени засоляется. В 1986 г. была обнаружена также в лесополосе в 5 км от канала (Линдеман с соавт., 2005).

Вдоль берегов водоёмов в прибрежной полосе растительности шириной от 10–15 м. водяная полёвка образует линейные поселения. В благоприятных условиях и низком половодье водяные полёвки могут уходить далеко от берега водоёма. Так, например, в 1950 г. в пойме р. Урал уровень воды практически не поднимался. Полёвки уходили вглубь степи на 18 км, где их находили у наклонных нор малого суслика, в 10–15 км – мёртвыми в колодцах, землянках, лужах воды. В предыдущем, 1949 г. они не уходили далеко от водоёмов, их встречали не далее 300–400 м на лугах. Весной 1955 г. в благоприятных условиях, при численности более 20 экз./км по берегам в Джангалинском районе вновь отмечали водяных полёвок вдали от водоёмов, например, в песках Северо-Восточного песчаного района (территория бывшего 5-го аулсовета).

Высокий снег благоприятен для выживания зверьков зимой и весной; низкий паводок иногда благоприятен, но слабое нарастание трав после него неблагоприятно для последующих периодов жизни водяной полёвки. Значительный паводок и весенние дожди вызывают затопление обычно узкой береговой линии растительности и губят водяных полёвок. Такое явление наблюдалось, например, в 1978 г. в районе Камыш-Самарских озёр. В Джангалинском районе периодическое усыхание водоёмов, сокращение длины и ширины береговой линии сопровождаются усиленным выпасом скота на узкой кромке прибрежной растительности, что лишает водяную полёвку жизненных ресурсов. Резкое снижение численности водяной полёвки наблюдалось, например, в 1977 г. в пойме р. Большой Узень, когда пересохли озёра Актай, Павел куль, Журта. В том же году из-за засухи резко снизился (до 8.7) процент размножающихся самок, величина выводка (до 4.5 эмбрионов) и ПИР (до 39.2 на 100 самок) на стационаре Кзыл-Капкан (Северо-восточный песчаный район). В 1978 г. снижение численности, вызванное затоплением местообитаний весной, усугубилось уничтожением местообитаний из-за усиленного выпаса скота по берегам из-за засушливости лета; в итоге к осени водяные полёвки полностью исчезли из этих мест. Регулирование поступления воды из Узеней в систему Камыш-Самарских озёр в начале 80-х гг. стабилизировало уровень вод, и полёвки там вновь появились, а местами их численность возросла до 6–14 экз./км. Гибель их вызывают также сильные весенние дожди, выжигание прибрежной растительности, сброс

воды зимой на Кушуме (например, в 1966 г.). Подобным образом высокий паводок на Большом Узене привёл к затоплению берегов, а повторные заморозки в марте-начале апреля 1958 г. с понижением температур воздуха до -16°C также вызвали массовую гибель водяных полёвок.

Для поймы Волги (Тропин, Кондрашкин, 1959) отмечено, что водяных полёвок бывает больше после лет с небольшим паводком, но с большими весенними осадками. Высокие паводки губительны. В мягкие зимы водяные полёвки могут здесь продолжать размножаться (Кондрашкин, 1959). Так, например, в феврале 1955 г. размножалось 77.6% самок. В декабре 1954 г. у беременных самок было по 3.8 эмбрионов, в январе 1955 г. – 3–4.8, в феврале – по 4.5–5.6, в марте – 6–7.3. Зимнее размножение было и в 1957/58 гг.

И. И. Стогов (1959), изучая колебания численности водяной полёвки на севере Казахстана, отметил, что ход численности одинаков на значительной территории. Весной (в начале половодья) он близок к таковому предыдущей осенью. В годы подъёма максимальная численность наблюдается осенью, а в годы спада – в начале половодья. Высокую численность этот автор отмечает для 1927–1929, 1936–1939, 1947–1949 и 1953–1954 гг. Автор считает, что рост численности полёвок происходит на севере Казахстана после тёплых, а депрессия – после очень холодных зим, когда промерзание почвы мешает водяной полёвке питаться подземными частями растений, которые зимой составляют её главную пищу. Эпизоотии туляремии – тоже важный фактор, способствующий возникновению депрессий численности, особенно после холодных зим, когда зверьки ослаблены.

В. А. Крафт (1965) для Центрального Казахстана отмечает, что перед пиками численности бывает многоснежная зима с высотой снега 45 см и несильными морозами. После холодных многоснежных зим, когда почва промерзает на 62–71 см, гибель зверьков больше, возникает депрессия численности, а весеннее размножение идёт слабее: после тёплых зим процент беременных самок равен 91–100%, а после суровых – до 82%. Высокий паводок и весенние осадки также благоприятны для размножения и роста численности водяных полёвок. Эпизоотии туляремии рассматриваются как фактор, усугубляющий депрессию численности.

Рассматривая территории, охватываемые подъёмами численности полёвок, П. А. Пантелеев (2001) отмечает, что десятилетние циклы охватывают огромные территории, а короткие – небольшие. В качестве факторов развития массовых размножений водяной полёвки на больших территориях этот автор выдвигает два фактора: 1) гипотетический фактор – теория влияния повышенной солнечной активности на рост содержания токоферола в растениях и отсюда – стимуляция размножения полёвок и 2) раннее начало весеннего размножения, тогда как дегидратация в периоды засух снижает интенсивность размножения. А. А. Максимов (2001), анализируя динамику численности водяных полёвок в сибирской части ареала, показал, что в поймах крупных рек (Обь, Иртыш, Конда) массовые размножения водяных полёвок бывают после больших паводков с максимальным затоплением поймы. Для сибирских лугово-болотно-полевых популяций водяной полёвки отмечено чёткое соответствие хода солнечной активности с фазами увлажнения биотопов и численностью вида. Так, в Барабе периоды низкой солнечной активности совпадают с сухими фазами климата и спадами численности зверьков, а периоды высокой солнечной активности совпадают с фазами увлажнения и подъёма численности водяных полёвок. На спаде кривой СА после пика её начинается и идёт период массового размножения водяных полёвок. В Казахстане для озёрно-займищных популяций зверька ещё А. Н. Формозов (1987) отмечал связь численности с циклами водности степных водоёмов. По А. В. Шнитникову (1950, 1969) в Западной Сибири и на севере Казахстана циклы колебания водности озёр составляют около 30 лет. В годы пиков СА в Западной Сибири за период 1955–1968 гг. наблюдается значительная обводнённость озёр и низкая численность водяной полёвки, на спаде СА – обсыхание озёр и рост численности зверька. (Максимов, 2001).

Колебания численности водяных полёвок в популяциях озёрно-займищного типа, по Максиму (Водяная полёвка, 2001) определяются циклами наполненности озёр

протяжённостью в 35–40 лет. По-видимому, к последнему или промежуточному типу следует отнести поселения водяной полёвки по берегам каналов оросительной системы в Чапаевском и Фурмановском районах, наполненность которых зависит, с одной стороны, от уровня вод в р. Урал, а с другой – от общих закономерностей, определяющих колебания уровня вод в водоёмах в области, в частности, от уровня Каспия, годового количества осадков, многолетних циклов колебания уровня местных озёр, определяемых комплексом природных гидрологических, геологических и климатических причин. Можно отметить, что общие изменения численности вида в Западно-Казахстанской области, с максимумом в 30–50-е гг. и минимумом в 1971–1984 гг. соответствуют (но в перотивоположном направлении) изменениям СЗВЗ. Если учесть, что СЗВЗ связана положительно со среднегодовыми температурами воздуха (Сидоренков, 2004), то можно полагать, что периоды более прохладных лет при низкой СЗВЗ были благоприятны для водяной полёвки.

1.6.3. Климатические предпочтения и экологическая физиология

В дельте Волги летом и осенью водяная полёвка при 5–6 °С потребляет 1700–2200 мл/г веса/ час, при 15–20° – 1500–1800. При сравнении с другими видами хомякообразных это меньше, чем у полёвки-экономки и больше, чем у обыкновенного хомяка. Длина волос у водяной полёвки меньше, чем у ондатры, но больше, чем у полёвки-экономки и сибирского лемминга, а число волос на 1 кв. см кожи гораздо меньше, чем у всех перечисленных видов. Частота сердечных сокращений (559 сокращений/мин), как и скорость кровотока (0.20), в соответствии с массой тела, имеют промежуточные значения у водяной полёвки по сравнению с обыкновенной полёвкой (625 и 0.58 соответственно) и ондатрой (310 и 0.09, Ердаков, 2001). Переваримость кормов водяной полёвки снижена по сравнению с другими полёвками и обыкновенным хомяком; при вдвое меньшей, по сравнению с обыкновенным хомяком, массе тела усвоенная и метаболизированная энергия у неё почти вдвое ниже. Суточный рацион зверька составляет 28.8 ккал/100 г. Крупные размеры позволяют водяной полёвке поддерживать энергетический баланс при довольно скромных энергетических возможностях.

Изучение водно-солевого обмена (Иванова, 2001) показало, что обитание водяной полёвки в околородных условиях сопряжено с существенными изменениями в выделительной системе. Механизмы, связанные с концентрацией и сохранением воды в организме, у водяной полёвки редуцированы, а таковые, связанные с гидроуретической функцией (удаление воды из организма) получили преимущественное развитие как в микроанатомическом, так и особенно в физиологическом отношении.

Размещение данных по численности полёвки области в 16-клеточной таблице (табл. 210) показывает, что в районе работ зверьки бывают наиболее многочисленны в условиях, ког-

Таблица 210. Численность водяных полёвок по Западно-Казахстанской области в целом в разных абиотических условиях, 1950–1989 гг. (В скобках – число точек-лет наблюдений)

Годовая сумма осадков, мм	среднегодовая температура, °С				
	4–5.9	6–6.9	7–7,9	8–9.3	4–9.3
401–451	–	7.25 (2)	–	–	7.25 (2)
301–400	9.09 (8)	10.6 (6)	5.2 (1)	–	9.43 (15)
201–300	4.21 (9)	10.38 (12)	5.03 (11)	3.67 (7)	6.24 (39)
102–200	20.45 (2)	0.9 (5)	7.32 (6)	2.13 (4)	5.76 (17)
102–451	7.97 (19)	8.29 (25)	5.80 (18)	3.11 (11)	–

да среднегодовая температура составляет 4–5,9 °С, а годовая сумма осадков – 102–200 мм. Однако в трёхмерном графике климатического поля области (рис. 172) максимальная численность этих полёвок отмечена при сочетании максимальных значений температуры и влажности, реже – при минимальных значениях, что, вероятно, отражает сохранение численности с предыдущих лет. В пойме крупной реки (Урал) предпочтения водяной полёвки располагаются в области более низких температур и меньшего количества осадков, чем в сухих районах по берегам степных водоёмов.

1.6.4. Враги, болезни

Главные враги водяной полёвки – горностай, коршун, камышовый лунь, болотная сова (Строганова, 1954). Её остатки находили в гнёздах филина и степного орла в районе Джаныбекского стационара (Линдеман с соавт. 2005).

Зверёк активно участвует в циркуляции возбудителя туляремии и не раз был источником выделения туляремийных культур. В некоторые годы и в некоторых частях области наблюдается снижение численности водяных полёвок от года к году вследствие эпизоотии туляремии, например, от 1964 г. к 1965 г. по Узеньям в Чапаевском районе, или в Фурмановском районе от 1965 к 1966 г. (табл. 211).

1.6.5. Размножение

Водяная полёвка способна к размножению с 40-дневного возраста, на фазе подъёма численности зверьки созревают раньше, чем на пике или спаде численности. Беременность длится 20–23, в среднем 22 дня. Сезон размножения на юге длиннее: в Азербайджане – с февраля по октябрь, на севере Волго-Ахтубинской поймы – с начала апреля до начала октября, на северо-востоке Европейской России – с конца апреля – середины мая до середины августа. В Новосибирской области сезон размножения длится от середины апреля до середины сентября, а в Якутии – с начала мая до конца июля, т.е. от 3 до 9 месяцев в году (Пантелеев, 2001). Известны случаи зимнего размножения. Так, в 1965 г. на Камыш-Самарских озёрах (Западно-Казахстанская обл.) была поймана беременная

Таблица 211. Изменения численности водяных полёвок из-за эпизоотий туляремии (зверьков на 1 км береговой линии)

Место	месяц	1964	1965	1966
Чапаевский район				
Сакрыл	май	16.4	5.4	-
Верблюжья ферма	май	20	12	-
Узек	май	24.6	16.3	-
Айткали-кул	сентябрь	14	9	-
Кзыл-ту-Бугуть	сентябрь	39	5	-
Фурмановский район				
Участок 1	Апрель	-	15.7	1.6
	Май	-	14.6	3.5
	Август	-	13	5,5
Участок 2 за сезон		22.9	9.54	-

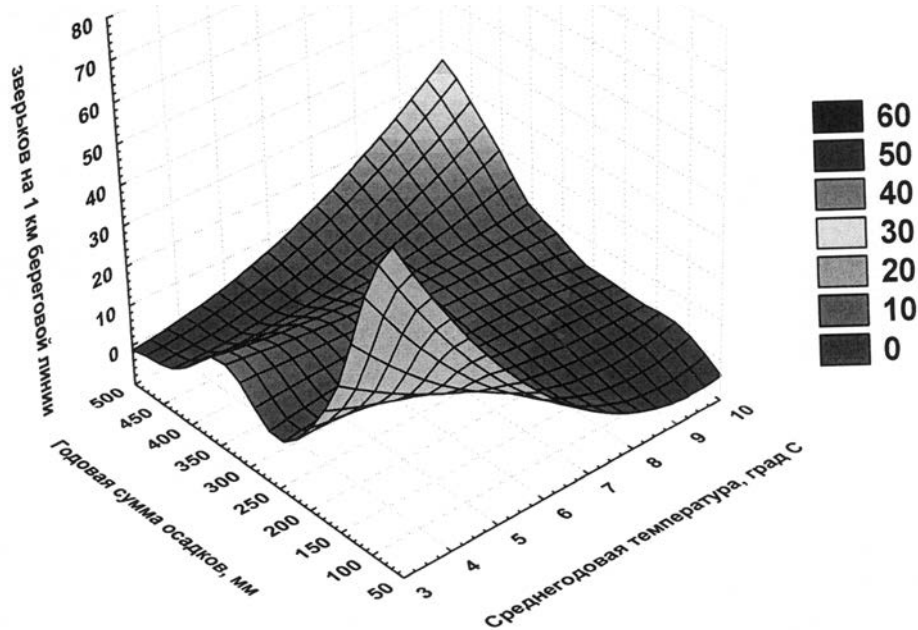


Рис. 172. Водяная полёвка: численность в климатическом поле

самка в январе. Г. А. Кондрашкин (1959) для дельты Волги отмечает размножение водяной полёвки в зимы 1954/1955 гг. и в 1957/1958 гг. Подобные единичные случаи январского размножения водяных полёвок отмечает и П. А. Пантелеев (2001) для дельты Волги и в Западной Европе.

И зимовавшие самки, и самки-сеголетки способны давать до трёх помётов в год. Максимальное число помётов П. А. Пантелеев (2001) отмечает для севера Волго-Ахтубинской поймы, Западно-Казахстанской области (поймы Урала и Кушум, оз. Бирказан), Азербайджана (оз. Аггёль). Так, в Волго-Ахтубинской пойме практически все зимовавшие и сеголетки 1-й генерации, а также две трети сеголеток последующих генераций дали по два помёта. Наиболее крупные выводки наблюдаются в начале размножения у зимовавших самок. По расчётам П. А. Пантелеева (2001), потенциальный подъём численности популяции на Нижней Волге за сезон мог быть 58-кратным, но фактически оказался лишь 3.7-кратным. Спустя 20 лет, после зарегулирования стока Волги и прекращения промысла водяной полёвки потенциальная кратность прироста оказалась равной 40. На севере Новосибирской области, в болотно-луго-полевой популяции расчётное умножение численности популяции оказалось равным примерно 30, в Азербайджане – 50, причём доля сеголеток в воспроизводстве там в 10 раз больше, чем зимовавших особей, в низовьях Волги – в 19, в Новосибирской области – в 3 раза больше.

Наиболее подробно размножение водяной полёвки в Западно-Казахстанской области изучали в 60-х гг. XX в. Сезон размножения водяной полёвки в области длится с апреля по август, реже до сентября, пик размножения наблюдается в мае. В сентябре размножаются единичные самки, но это происходит достаточно регулярно, в октябре – реже, чем раз в 4 года. Водяная полёвка, как все полёвки – полиэстральный вид, поэтому применение показателя ПИР не столь полно характеризует сезонную интенсивность размножения, а тем более – сезонную продуктивность популяции. Однако ПИР позволяет одной цифрой охарактеризовать эффективность размножения в месяц максимального размножения, т.е. получить данные для сравнения видов или сезонов.

Таблица 212. Интенсивность размножения водяной полёвки в Западном Казахстане (1950–1998)

Район	п, число лет	% размнож. самок M±m	СЧЭ*	ПИР**
Чапаевский	17	62.63±5.33	6.98±0.39	445.39±65.35
Фурмановский	12	78.83±4.93	6.84±0.51	513.14±58.03
Тайпакский	1	16.2	-	-
Северная группа (Приуральный, Пригородный, Бурлинский, Зеленовский, Теректинский)	2	44.9±35.1	7.55±0.05	672.4±72.0
Джангалинский	11	55.5±4.15	6.16±0.17	335.24±53.28
Кисык-Камышский	3	97.67±2.33	5.77±0.12	563.60±23.09
Джамбейтинский	17	61.24±4.62	6.77±0.30	382.56±16.58
Кара-Тюбинский	4	65.35±7.05	6.65±0.85	399.25±44.1
По области	62	64.41±2.70	6.72±0.17	443.76±23.50

*СЧЭ – среднее число эмбрионов.

** ПИР – репродуктивное усилие (СЧЭ*% размножающихся самок)

Как видно из табл. 212, в среднем в месяц максимального размножения размножаются 64.4% самок; среднее число эмбрионов составляет 6.72, а по более обширным, но более ранним данным табл. 213–6.34. В Волжско-Камском крае, по данным В. А. Попова (1960) размер выводка составляет 6.638±0.172 (n=116), в Печоро-Илычском заповеднике –

Таблица 213. Распределение данных по числу эмбрионов у водяной полёвки в 1945–1962 гг. в различных районах Западно-Казахстанской области

Район	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Среднее число эмбрионов, M±m (n)
Северная группа (Приуральный, Пригородный, Бурлинский, Зеленовский, Теректинский)		1	8	8	22	15	21	8	8	2	6.62±0.21 (93)
Чапаевский	7	10	40	37	67	89	44	14	4	2	6.22±0.01 (314)
Фурмановский		4	11	21	52	67	49	19	4	-	6.81±0.09 (227)
Казталовский		1	-	7	6	16	7	8	-	-	7.07±0.21 (45)
Джамбейтинский	1	3	8	24	17	9	7	4	2	-	5.92±0.19 (75)
Тайпакский (оба берега)		-	-	3	3	8	1	4	-	-	7.0±0.31 (19)
Джангалинский	1	8	34	19	47	15	7	1	1	-	5.41±0.35 (133)
В целом по области за этот год		15	47	79	129	126	80	41	9	2	6.45±0.07
Итого по области	9	27	101	119	214	219	136	58	19	4	6.34±0.06 (906)

7.138±0.218 (n=58, Бобрецов с соавт., 2004). П. А. Пантелеев (2001) для Северного Казахстана и Западной Сибири отмечает более крупные выводки (до 7.5–7.6). Коэффициент вариации параметров размножения (процента размножающихся самок и РУ) составляет 30–40%, а среднего числа эмбрионов – 16.9.

В Западном Казахстане, по нашим данным, процент беременных самок в различные годы составляет в месяц максимального размножения (обычно май) 8.7–100%, в среднем 62.4±2.60 (n= 68) при числе эмбрионов от 2 до 16, в среднем 6.51± (n= 761). Это больше, чем приводимые П. А. Пантелеевым (2001) цифры для Западного Казахстана (СЧЭ=6.2 по первым, самым крупным помётам зимовавших самок).

Наблюдаемая нами интенсивность размножения в показателях ПИР – от 36 до 790 эмбрионов на 100 половозрелых самок в месяц максимального размножения, в среднем 390.16 ±22.33 (n=51).

Наиболее интенсивное размножение отмечено в Фурмановском районе и на соседнем стационаре Кисык-Камыш, а минимальная – на севере области и в Тайпакском районе; невелика интенсивность размножения и в Джангалинском районе (Камыш-Самарские озёра), рис. 173, 174. Картина размещения ИР и СЧЭ в области идентична.

В табл. 213 показаны наши данные по рядам распределений числа выводков у водяной полёвки в 1945–1949 и в 1962 гг., когда был проведён большой объём работ. Некоторые районы, где нет статистически достоверных различий в размере выводка, объединены. Из табл. 212 видно, что средние показатели числа эмбрионов на 1 беременную самку колеблются в различных районах области. Максимальный размер выводка был отмечен в Зелёновском и Тайпакском районах, наименее благоприятном для водяной полёвки. Значительные размеры выводка отмечены также в Чапаевском, Джамбейтинском и Фурмановском районах. Минимальные размеры выводка характерны для Джангалинского района (Камыш-Самарские озёра), Кара-Тюбинского района и стационара Кисык-Камыш;

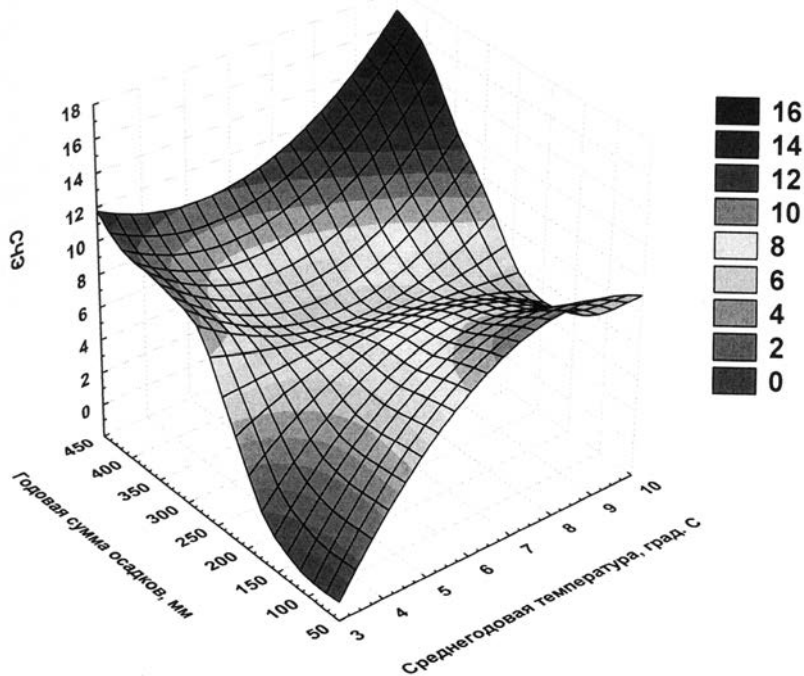


Рис. 173. Многолетнее среднее число эмбрионов (СЧЭ) водяной полёвки в климатическом поле.

Таблица 215. Прирост и выживание водяной полёвки в Западно-Казахстанской области

Район	Точко-лет		Прирост за лето	Выживание за зиму
	прирост	выживание		
Чапаевский	10	6	3.275±1.694	0.60±0.176
Фурмановский	7	5	2.071±0.460	0.601±0.214
Джамбейтинский	7	9	1.071±0.167	0.851±0.195
Джангалинский	2	-	5.45±2.35	-
Зелёновский	2	1	7.175±7.025	2.08
Кара-Тюбинский	1	1	0.76	0.76
По всей области	29	22	3.241±0.843	0.844±0.166

Таблица 216. Многолетние средние показатели прироста водяной полёвки в разных условиях температуры и увлажнения

Параметры климата 4.5–5.5		Среднегодовая температура, °С			
		5.6–7.0	7.1–8.5	8.6–10	10.1–12
Годовая сумма осадков, мм	401 и более		1.35		
	251–400	6.81	1.39		
	126–250	1.21	0.29	1.3	
	До 125				

Таблица 217. Многолетние средние показатели выживания водяной полёвки в разных условиях температуры и увлажнения

Параметры климата 4.5–5.5		Среднегодовая температура, °С			
		5.6–7.0	7.1–8.5	8.6–10	10.1–12
Годовая сумма осадков, мм	401 и более				
	251–400		1.04		
	126–250	0.47	0.84	0.56	
	до 125				

гибнут за зиму, наблюдается после более увлажнённых и довольно тёплых лет. Все эти данные подтверждают более северный и гигрофильный экологический облик водяной полёвки.

Сопоставление годового количества осадков и среднегодовых температур с приростом и выживанием водяной полёвки показало, что имеет место значимая зависимость прироста зверьков от количества осадков: чем более увлажнён год, тем больше будет прирост за летний период. Зависимость имеет вид параболы с резким возрастанием прироста y в годы со значительным количеством осадков (более 300 мм) x : $y=25.69-0.201x + 0.0003999x^2$; $r=0.656$; $R=0.431$; $F=4.921$; $p=0.0251$.

Общее снижение численности водяной полёвки в области в последние 40 лет следует считать результатом роста среднегодовых температур и снижения уровня грунтовых вод

в связи с падением уровня Каспийского моря (Соколова с соавт., 2001); вследствие этого происходило сокращение площади озёр и длины их береговой линии, т.е. жизненные ресурсы водной полёвки сокращались, особенно на юге области. В пойме р. Урал неблагоприятность условий усугублялась разливами р. Урал, губительными для зверька. Рост численности наблюдался только в 1951–1970 гг. в связи с введением в строй системы оросительных каналов. Засушливость климата в изучаемых условиях – главный фактор, регулирующий численность и распространение водной полёвки. Определённое воздействие оказывают и антропогенные факторы – ирригация (устройство оросительных каналов, регулирование стока вод). Влияние на численность в периоды пиков оказывают эпизоотии туляремии, на некоторое время снижающие численность.

1.7. ДОМОВАЯ МЫШЬ

1.7.1. Численность и биотопическое размещение в соседних участках ареала

Домовая мышь – жизненная форма грызунов открытых пространств. Сезонные миграции и синантропность – наиболее характерные черты этого вида. К северу от степи она обитает в основном в населённых пунктах, выселяясь из них в летний период на берега водоёмов, в поля и огороды (табл. 218).

В Якутии лишь единичные особи обнаруживаются в летнее время в природных биотопах (Романова, 1984). На окраинах г. Пермь в садах и полях домовая мышь не встречается даже летом, а в квартирах жилых домов имеет численность 9.7 на 100 лс, в бараках – 12–13.5%, в сараях – 8.3% (Верещагин, Воронов, 1968). Численность домовой мыши в Москве и окрестностях составляла до 1966 г. (начало проведения массовых истребительных работ) 3.5–24% попадания в домах. Было заселено более 78% квартир города. В незастроенных частях Москвы численность домовой мыши не превышает 1% попадания (Карасёва, Телицына, 1990), а в открытых биотопах области численность зверька составляла до 1947 г. (Тупикова, 1947) 2–2.5% попадания в летне-осеннее время. В лесостепной части Тульской области численность домовой мыши в открытых биотопах часто была нулевая, достигая 5.9% в годы пика, а в степной части в среднем 1, до 12.1 в годы пика. В населённых пунктах этой области численность домовой мыши составляла 3.4–14.4% (Мясников, 1977).

В Центральном Черноземье (Окулова с соавт., 2007) домовая мышь живёт преимущественно в населённых пунктах. В природе это малочисленный второстепенный вид, обитающий в тёплое время года преимущественно на полях. В августе 2003–2006 гг. численность домовой мыши составила в полях различных областей Черноземья 0.35–1.05 на 100 лс. Реже она встречалась в лесах и кустарниковых биотопах Курской и Липецкой областей (0.28–0.54), ещё реже – на залежах и в бурьянах тех же областей (0.18–0.34), ещё реже – в степи и на лугах Курской области (0.19). Из трёх изученных областей Центрального Черноземья в Воронежской области домовая мышь отмечена только в полевых биотопах, в Липецкой – на полях, бурьянах и залежах, в лесо-кустарниковых биотопах, а в Курской – ещё и в луго-степных биотопах. Многолетняя средняя численность домовой мыши в открытых биотопах невысока, по областям максимальна в Липецкой области (0.38), средняя – в Курской (0.23) и минимальная – в Воронежской (0.08).

В Азербайджане в посёлках и на стоянках животноводов наблюдались двукратные сезонные и 4-х кратные межгодовые колебания численности домовой мыши; отмечено также наличие летней депрессии численности на стоянках животноводов (Рябцева, 1980).

В Ленкоранской низменности домовые мыши преобладали везде в жилищах человека, составляя в низменном и горно-степном районах 44–50% населения мелких зверьков (при том, что 34–22% его составляла серая крыса). В горно-лесном поясе той же низменности домовая мышь составляла в жилищах людей 97%, т.к. там серой крысы было меньше. Повсюду здесь домовая мышь обитает и в природе, кроме горных лугов, каменистых осы-

Таблица 218. Численность домовый мыши в различных биотопах и разных частях ареала (лето и осень), процент попадания в ловушки Геро

Место	Автор	Биотопы						
		Населённые пункты	Открытые биотопы	Поля, посевы многолетних трав	бурьяники	Берега водоёмов	скирды	Лесопососы, кустарник
Пермская обл.	Верещагин, Воронов, 1968	8–13.5						
Московская обл.	Тупикова, 1947		2–2.6					
Тульская обл., лесостепь	Мясников, 1977	3–14.4	до 5.9					
Там же, степь	Он же	То же	1, до 12.1					
Центральное Черноземье	Окулова с соавт., 2007		0.19	0.35–1.05	0.18–0.34	0		
Северный Кавказ	Тарасов, 1989; Шилова, 1995			2.4–3.8			4–15.8	
Ставрополье	Лаврова, 1955			3.35		4.0		1.6
Сальские степи, Ростовская обл.	Она же		0.63	3.11		3.0	До 31.8	6.0
Чёрные Земли	Шилова, 1995		0.4		11	3–4	12	
Нижнее Поволжье	Щепотьев, 1990			2.7–8, до 27.7	3.7–14.3		4.1–12.9	0.8–11.2
Волго-Ахтубинская пойма в год пика	Семёнов с соавт., 1955	65	7–5,9		24–68		30–47	
Восточные Кызыл-Кумы	Ржевский с соавт., 1989	8.6	До 9			8–16, до 22		
Гурьевская обл.	Мырзабеков и др., 1988	4.8						
Северный Казахстан, пески	Млекопитающие Казахстана, 1977	12–18	3–9, до 19				4–8	
Юг Казахстана и Киргизия	Раппопорт, 1994	3–20	3–5			До 16		
Низовья Аму-Дарьи	Солдаткин с соавт., 1959		4.2			23–24		
Киргизия	Янушевич с соавт., 1972	12–52			1.7–2.1, до 20–30			

Примечание. Пустые ячейки – нет данных

пей и бурьянников в горно-лесном поясе. В скирдах этой местности домовая мышь – единственный вид грызуна (Кадацкий, 1964).

На Северо-Западном Кавказе (Краснодарский край к югу от Кубани) домовая мышь широко заселяет жилища человека, но в природных биотопах немногочисленна. Идёт в горы до среднегорий включительно (не выше 2000 м). В горах внутреннего Кавказа её почти нет (только заносы с человеком): по 10-летним данным её численность в природе составляет 0.016 на 100 лс. Не отмечена в горах Причерноморского склона Кавказа, а на северном склоне её численность не превышает 1.7 на 100 лс. На равнинах Предкавказья в Темрюкском районе довольно многочисленна (3 на 100 лс), где приурочена к тростникам по берегам лиманов, приморским лугам. По всей вероятности, обитает в этих биотопах круглогодично. В полях предгорий и равнин Адыгеи малочисленна (0.7 на 100 лс). Доля вида в населении зверьков в природе составляет 10–16% в предгорьях и низкогорьях, 0.5–0.8% – на среднегорьях (Окулова с соавт., 2005).

На территории Терско-Кумской низменности (Северная Осетия) домовая мышь – самый многочисленный из видов грызунов, обитает преимущественно на полях. Здесь она обитает в природе круглогодично (Карасёва, 2008).

В степях предгорий Северного Кавказа в 30–40-х гг. XX в. численность домовых мышей была временами крайне высокой (1932, 1940 гг.). В последней трети XX в. численность стала ниже (Тарасов, 1989): за 14 лет (1971–1984 гг.) пики численности отмечены в 1973 и 1977 гг., когда в открытых биотопах численность вида составляла в среднем 14.4 экз./100 лс, а доминирование в населении мелких зверьков – 44.4%, в скирдах соответственно 34 и 89.3%. Чаще всего домовая мышь встречалась на посевах зерновых и в скирдах (до 11.1 на 100 лс и до 73% в населении), реже – на посевах многолетних трав, целине, в лесополосах (0.5–0.8 экз./100 лс и до 10.3% в населении). Интересно, что в лесополосах численность домовой мыши находилась, при рассмотрении многолетних данных, в противофазе с таковой малой лесной мыши: в годы пика численности лесных мышей было мало домовых, и наоборот.

В Ставропольском крае, по М. Я. Лавровой (1955), домовая мышь в природных биотопах занимает по обилию второе место после малой лесной мыши, достигая летом в оптимальных биотопах численности в 3–4 экз./100 лс. Чаще всего здесь домовая мышь встречается в посевах кукурузы (индекс встречаемости ИВ в данном биотопе равен 0.516), реже – по берегам водоёмов (0.224), старых лесополосах (0.137). В высокоствольном лесу и в байрачных лесках здесь резко преобладает малая лесная мышь, в старых лесных полосах численность обоих видов примерно равная. В Сальских степях (Ростовская обл., тот же автор) при сходной численности домовая мышь – вид-доминант, чаще всего она встречается в старых лесополосах (ИВ=0.228), лесопитомнике (0.17), в кустарниках среди степи (0.154), немного реже – на посевах (0.109). Здесь домовая мышь – абсолютный доминант на 2-х летних посадках дуба и среди зарослей кустарников в степи; резко выраженное доминирование домовой мыши отмечено в лесопитомнике, на молодых лесополосах, в дендрарии. В старых лесополосах домовая и лесная мыши имеют примерно равные доли встречаемости, а на опушке пойменного леса у р. Дон лесная мышь доминирует. Высоких значений достигает численность домовых мышей в омётах. К сожалению, данных об обилии зверьков в населённых пунктах в этих районах автор не приводит.

В тех же Сальских степях для 1944–1946 гг., по А. А. Лисицыну (1964), численность домовой мыши была очень вариабельна, за год могла меняться в сотни, тысячи и десятки тысяч раз. Численность домовой мыши составляла в среднем в посёлках 4.59, в скирдах – 5.67, а в открытых природных биотопах – 2.32 экз./100 лс. В обычные годы реализуется от 0.03 до 0.17% потенциала размножения. На Чёрных Землях (Калмыкия, Шилова, 1995), домовая мышь постоянно живёт в степи, составляя 0.4% в населении мелких млекопитающих осенью в открытых биотопах, 11–12% в скирдах и бурьянниках, 3–4% – по берегам водоёмов.

На Ергенинской возвышенности в б. Сталинградской и Астраханской областях (Лавровский с соавт., 1951) домовая мышь – самый многочисленный вид среди мелких млекопита-

ющих, она преобладала в населении зверьков в посёлках; численность её в 1947–1949 гг. составляла 3.53 на 100 лс. Численность вида была ниже в скирдах (2.74), на бахчах (0.86), ещё ниже – в остальных местообитаниях: на залежах и бурьянах (0.45–0.48), в песках (0.38), на целине (0.24).

В природных биотопах Волго-Ахтубинской поймы (Семёнов с соавт., 1955) в 1937–1951 гг. (до зарегулирования стока Волги) преобладали домовая мышь и обыкновенная полёвка (*M. arvalis* s.l.). Рассматривая многолетнюю динамику численности грызунов в этом регионе, авторы отметили преобладание домовой мыши в фауне зверьков в период 1937–1951 гг., объясняя это обилием сорной растительности. Домовая мышь здесь круглогодично обитает в природных биотопах, и лишь на холодное время года вселяется в дома человека. В годы пика 1941 г. при двукратной за сутки проверке ловушек Геро численность превышала местами 200, однако в среднем была ниже. Попадание в бурьянниках в среднем составляло 24–68% на 100 лс, на огородах – 36–57, лугах – 5.9–7, в валках сена – 50–53, в скирдах – 30–47%. В населённых пунктах к ноябрю в среднем попадание домовой мыши составило 65, до 90%. С наступлением холодов численность стала снижаться.

Новый пик численности возник в 1948 г. после умеренно влажной и тёплой предшествовавшей осени и несуровой зимы, с высокими паводками 1946 и 1947 гг., способствовавшими развитию растительности, особенно бурьянистой. Зима 1948/49 гг. выдалась на редкость суровой, что снизило численность, и затем до 1951 г. длилась депрессия численности (Семёнов с соавт., 1959).

Касаткин с соавт. (1969), изучая в 1964–67 гг. грызунов дельты Волги, разбили её на три части – верхнюю, среднюю и нижнюю, причём нижняя часть дельты более всего страдает от паводков. Доля домовой мыши в населении мелких зверьков падает от верхней к нижней части от 90.3 в верхней до 41.6% в нижней части поймы, а численность – от 18.3 (многолетняя средняя за осень) до 5.1 на 100 лс. Авторы считают, что преобладание домовой мыши возникло в дельте из-за уменьшения заливаемой площади в результате зарегулирования стока Волги в конце 50-х гг. Так, в 1944–1945 гг., до зарегулирования стока, домовая мышь в нижней части дельты составляла 10.9%, а полевая мышь – 70.7% в населении зверьков. В 1964–1967 гг. эти же соотношения составили там же 41.6 и 38.8%.

Численность после зарегулирования стока Волги в годы пика (1954) составляла в среднем 14.3% попадания (Тропин, Кондрашкин, 1959). Стация переживания для домовой мыши здесь – тростниковые заросли. Численность вида в год пика этого периода в открытых стациях составляла 24–62% попадания, в посёлках – 29–44%. Пик численности домовой мыши наблюдался также в декабре 1954 г. в пойменных районах Правобережья Астраханской области; пик охватил около 130 тыс. га и длился всю зиму. В декабре 1954 г. численность зверька превышала 100 на 100 лс.

В посёлках на юго-востоке Саратовского Заволжья осенняя численность грызунов составляла в 1955–1956 гг. в степной части 7.4–21.6% попадания, в глинистой полупустыне – 3.1–6.4, в песках вдоль Волго-Ахтубинской поймы – 4.1–26.8; на Правобережье в лесостепи численность была в тот же период 22.8–26.3, в селениях степи – 5.5–30.3. Везде, особенно в Заволжье, в населении грызунов в посёлках резко преобладает домовая мышь (Щепотьев, 1959).

Для природных биотопов правобережья Нижнего Поволжья по данным того же автора за 1951–1968 гг. установлено, что численность домовой мыши растёт от северной части региона к южной, что автор связывает с приближением к оптимуму ареала и увеличением возможности круглогодичного обитания в природе. На юге также у зверька меньше видов-конкурентов. В северной части региона, при невысокой в целом численности, максимальная численность домовой мыши отмечена в посевах пропашных культур (гл. обр. подсолнечника) – 10.6 и в скирдах (4.2); в центре – на пропашных (25.6), в бурьянах (10.1), скирдах (4.1), на посевах зерновых (6.5). На юге степной части региона максимальное попадание на 100 лс отмечено в тех же биотопах соответственно: 27.7; 13.2; 11.2; 6.5. Довольно высока численность здесь и в кустарниках (8.6 на 100 лс). В полупустыне, где нет посевов пропашных культур, численность максимальна в кустарниках (14.8) и в скир-

дах (12.9), лесополосах (9.1). На посевах зерновых здесь наблюдается минимальная численность (6.1). Отметим, что в степных ландшафтах, по мере движения к югу растёт не только численность, но и число биотопов, где численность высока (Щепотьев, 1959; 1990).

В открытых биотопах Средней Азии численность домовая мышь составляет до 9% на поливных землях, в песках – 3–9% (до 19). Здесь большее значение для вида приобретают берега рек и других водоёмов, поливных каналов, тугаи, заросли тростника, где численность домовая мышь осенью составляет 8–24% попадания (Солдаткин с соавт., 1959).

В пустынях Северных Кызыл-Кумов (Ротшильд с соавт., 1967) домовая мышь довольно редка. Она встречается здесь реже, чем серый хомячок. На севере региона, в зоне поливного земледелия, домовая мышь более многочисленна, живёт как в посёлках, так и в природе. Излюбленные местообитания – старозалежные земли, сухие русла джунглильников (0.35–0.41 на 100 лс). Более редка по сухим руслам с чёрным саксаулом и в различных типах песчаной пустыни (0.1–0.6). Ещё реже домовая мышь встречается на сухих руслах с джунглильниками и саксаульниками и в их долинах (0.13–0.18). В посёлках численность её составляет 4–8 на 100 лс, редко 20–32. В южной части региона отмечается значительно реже.

Домовая мышь – один из массовых видов грызунов на орошаемых землях Таджикистана, где она занимает 1–2-е места в населении мелких зверьков на полях хлопчатника, люцерны, овоще-бахчевых культур и картофеля, а также в садах, виноградниках и лесопарках поливной зоны при среднегодовой численности 1–3 экз./100 лс. После введения 2–3-летнего севооборота на полях люцерны во 2-й половине XX века численность домовых мышей в этом биотопе резко снизилась. В горах обитает только в жилищах человека (Давыдов, 1985). Первичный ареал вида в Таджикистане автор связывает с пойменными тугаями.

В Ферганскую долину домовая мышь проникла вслед за человеком. Она широко распространилась в населённых пунктах и на поливных сельскохозяйственных землях, в тугаях поймы Сыр-Дарьи. Зимой в Ферганском оазисе обитает только в поселениях человека. Летом выселяется из посёлков, где её численность к лету уменьшается, в открытые биотопы, где её численность возрастает, однако доля зверька в населении мелких грызунов открытых ландшафтов остаётся ничтожной (Кучерук с соавт., 1989).

В домах Киргизии численность домовая мышь колеблется от 3.4 до 22%, в Северном Казахстане – 12–18% попадания.

Доля домовая мышь в населении мелких млекопитающих Северного Казахстана составляет 25–34% в северной степи, по берегам рек и водоёмов в сухой степи 23.5–41%, на посевах 30–51.4%; в полупустынной части по берегам водоёмов 46–55%, а на посевах, огородах, в чибённиках и на закреплённых песках – до 57–58%. В окрестностях г. Уральска по берегам водоёмов доля домовая мышь в населении мелких зверьков составляет 8–53%, в лесополосах – 14%, в степной части – 28.6%. на огородах – 48.7%, на посевах – 7.7%. В посёлках повсюду доля домовых мышей составляет 94–100% (Ржевский с соавт., 1989; Раппопорт, 1994; Солдаткин с соавт., 1959; Млекопитающие Казахстана, 1977).

Во всех частях ареала домовая мышь совершает сезонные миграции, на севере главным образом из населённых пунктов, где живёт большую часть года, в природу, где проводит 2–3-летних месяца. Домовая мышь совершает здесь также миграции в полях по мере созревания семян зерновых культур и семян сорных растений в бурьяниках. Подобные миграции характерны и для более южных частей ареала. Так, в степной зоне Казахстана (Млекопитающие Казахстана, 1977) домовая мышь достаточно многочисленна в природе не далее 1 км от населённых пунктов. Домовая мышь выселяется из домов в открытые биотопы здесь в начале мая, возвращается – в начале зимы (ноябрь). Максимальное попадание домовых мышей в постройках человека наблюдается в ноябре, в скирдах и ометах – в декабре – начале января. В отдалении от посёлков происходит резкое падение численности зверьков.

В Сальских степях (Лисицын, 1964) 42–51% популяции вида весь год обитает в скирдах. В открытых биотопах живёт 11.4% популяции весной и 20–21% – летом и осенью.

Зимой домовые мыши в степи почти не встречаются. В жилищах человека обитает 32% популяции домовых мышей летом, 36–38% – весной и осенью и 49.5% – зимой.

В Калмыкии ранней весной домовая мышь чаще всего встречается в тростниках, затем, с развитием растительности, переходит в заросли тamarиска. К середине лета отдельные группы домовых мышей изолируются из-за выгорания растительности. Наиболее устойчивы околородные группировки, которые составляют резерв популяции. В прикочарных бурьянах мыши вымирают зимой после полегания растительности (Хохлова, Краснов, 1983). На орошаемых землях южного Казахстана домовые мыши могут мигрировать осенью из домов человека на рисовые поля, а зимой возвращаются обратно. Весной здесь из посёлков выселяется 86.5% зверьков (Раппопорт, 1994). В южной части ареала большое значение для зимовки приобретают скирды, омёты (Северный Кавказ, Сальская степь, Калмыкия, степи Сибири и Северного Казахстана (Тарасов, 1989; Лисицын, 1964; Шилова, 1995; Млекопитающие Казахстана, 1977)). Это проиллюстрировано на рис. 176.

Таким образом, домовая мышь в разных частях ареала предпочитает селиться на посевах человека и среди хорошо развитой прибрежной растительности (если они в данной местности есть), эти зверьки могут встречаться и в лесных биотопах. На полях предпочитают пропашные культуры (подсолнечник, кукуруза), зерновые (просо, пшеница, рожь), менее излюблены посевы горчицы, луговых трав. Среди лесных биотопов чаще встречаются среди зарослей кустарников посреди открытых пространств, в молодых лесопосадках и лесополосах, разреженных и молодых лесах южного типа, тугаях. Среди околородных биотопов предпочитают пойменные заросли бурьянов и тростниковые заросли.

Во все сезоны года в питании домовых мышей основное место занимают семена и зерно. Так, в Киргизии эти корма встречаются в желудках зверька в 46.5% (в июле) – 100% (август и декабрь-январь) случаев, в среднем в 88.1%. Зелень встречена всего в 9.1% желудков (в мае – июле), в 5.1% – животные корма (летом до 16–18% желудков) и в 2.2% – ягоды и плоды (июнь – ноябрь). В холодное время года может делать запасы. Так, в Киргизии в марте в трёх кладовых домовых мышей в хозяйственных постройках человека найдено более 1 кг зёрен пшеницы; в июле на полях было запасено около 300 г семян люцерны; зверёк запасает также колосья пшеницы, семена диких растений (Янушевич с соавт., 1972).

В Тоболо-Имишском междуречье и близ Тургая (Млекопитающие Казахстана, 1977) в 1962–1964 гг. ведущее место в питании домовых мышей занимали семена культурных злаков (93.2%) и семена дикорастущих трав (63.2%), зелень встречалась реже (23%), животные корма отмечены в 11.1% желудков. При этом в естественных биотопах по сравнению с антропогенными преобладали семена диких растений (96.3% желудков), зелень – в той же пропорции (23.1%), а доля животных кормов была повышена до 17.5%. К этим цифрам близки материалы по залежам и огородам. В предгорьях Заилийского Алатау вне построек в питании зверька большое место занимают зелёные корма (44.5%). Для Казахстана отмечается также, что домовая мышь может делать небольшие запасы (30–50 г), изредка до 350–1200 г (семена пшеницы, проса, люцерны).

На орошаемых землях Восточных Кызыл-Кумов (Ржевский с соавт., 1989) зелень встречается в 24% желудков домовых мышей, животные корма – в 33.7%, семена – в 40%, прочие корма – в 2%. Таким образом, на орошаемых землях в питании домовых мышей повышена доля зелени и особенно – насекомых.

Для вида характерна круглосуточная активность. Зверёк легко изменяет суточную активность, подстраиваясь в случае соседства под цикл активности человека. В холодное время года нередко скопляются по 15–30 особей в одном гнезде (Млекопитающие Казахстана, 1977)

1.7.2. Домовая мышь в Западном Казахстане

Домовая мышь – фоновый вид мелких млекопитающих Западного Казахстана, она населяет все биотопы, как природные, так и населённые пункты всех видов. Домовая мышь в области – активный носитель чумной инфекции. Зверёк весьма восприимчив к чуме, болеет остро и гибнет. Эпидемиологическая роль домовых мышей в природных

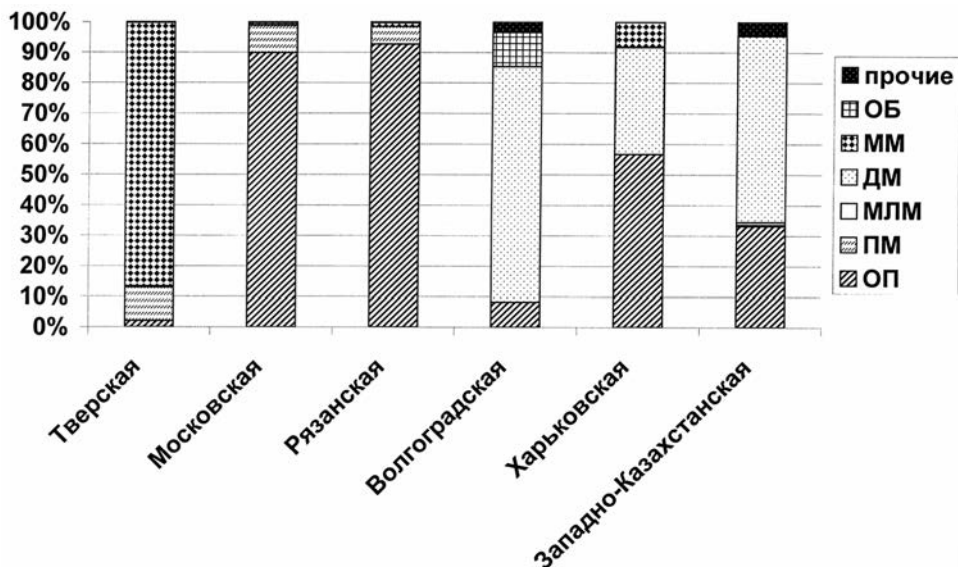


Рис. 176. Роль домашней мыши и обыкновенной полевки в скирдах в разных частях ареала домашней мыши: ОБ – обыкновенная бурозубка; ММ – мышь – малютка; ДМ – домашняя мышь; МЛМ – малая лесная мышь; ПМ – полевая мышь; ОП – обыкновенная полевка *M. arvalis* s. l.

очагах особенно важна из-за её склонности к миграциям. Осенью, переселяясь в посёлки из природных биотопов, зверёк может принести с собой возбудителя чумы в дома человека. Особенно возрастает эпидемиологическая роль домашней мыши в годы её высокой численности.

1.7.2.1. Численность

Согласно многолетним средним, численность домашней мыши в населённых пунктах области почти в 4 раза больше, чем в открытых биотопах (табл. 219), особенно велика разница весной. В целом в большинстве мест численность невелика – весной 0.1–2.5, а осенью – 1–9% попадания, в домах – от 5, чаще 9–10% попадания. Многолетние изменения численности в области можно проследить на рис. 177 и 178, где даны результаты учётов в населённых пунктах по десятилетиям. Весной (рис. 177) численность домашних мышей в целом сходна и не слишком изменчива, исключая 60-е годы в Приуралье, когда численность была необычно высока. Осенью картина иная (рис. 178). В целом, как и весной, домашних мышей больше всего в глинистых ландшафтах Приуралья, но максимумы численности приходятся не на 60-е, а на 30–40-е и 80-е годы, причём в общих чертах эти изменения идут сходно во всех трёх рассмотренных частях области. Сезонные колебания численности домашней мыши в посёлках песков и глинистой полупустыни сходны везде и характеризуются летним снижением численности (рис. 178).

Как видно из табл. 219, кратность сезонных колебаний численности домашней мыши по многолетним средним в открытых биотопах составляет 1.85–6.62, в среднем 3.33, а в посёлках – 1.06–1.48, в среднем 1.04. Можно сказать, что сезонные колебания слабые в открытых биотопах и практически отсутствуют – в населённых пунктах. Годовые колебания численности более значительны (см. ниже).

Географические различия в численности домашней мыши в пределах области показаны в табл. 220 и проиллюстрированы на рисунках 180–181, построенных по методу «ящика с усами». В открытых биотопах и весной и осенью численность выше всего в Центральном

Таблица 219. Численность доменной мыши в различных частях и типах биотопов Западно-Казахстанской области

Место	Тип биотопа	Сезон учёта	Лет наблюдений	Процент попадания, $M \pm m$	Кратность сезонных колебаний
Луго-степной ЛЭР	открытые	весна	23	$0,823 \pm 0.0.289$	6.62
		осень	25	$5,448 \pm 1,378$	
Приуральный полупустынный ЛЭР		весна	25	$1.111 \pm 0,256$	4.20
		осень	25	$4,668 \pm 0.767$	
Центральный полупустынный ЛЭР		весна	25	$2.45 \pm 0,772$	3.92
		осень	25	$9,608 \pm 1,590$	
Северо-восточный пустынный ЛЭР		весна	25	$1,354 \pm 0,290$	5.09
		осень	25	$6,895 \pm 1,200$	
Урдинский ЛЭР		весна	24	$0,741 \pm 0,341$	1.85
		осень	25	$1,368 \pm 0,450$	
Южный Приуральный	пойма	осень	21	$1,567 \pm 0,419$	
	пески	осень	12	$0,932 \pm 0,704$	
Степное Предуралье	дома	весна	22	$9,600 \pm 0,392$	1.11
		осень	22	$10,681 \pm 0,488$	
Степное Зауралье		весна	22	$9,227 \pm 0,437$	1.17
		осень	22	$10,773 \pm 0,481$	
Пойма р. Урал, от Чапаева до Калмыково		весна	22	$9,827 \pm 0,531$	1.06
		осень	22	$10,401 \pm 0,602$	
Волго-Уральский песчаный район		весна	22	$7,068 \pm 0,411$	1.48
		осень	22	$10,427 \pm 0,712$	
Калмыково, пойма р. Урал		осень	17	$5,438 \pm 0,943$	
Калмыково. пески		осень	12	$3,942 \pm 1,175$	
В целом по области	открытые	весна		1,212	3.33
		осень		4,039	
		Всего		2,626	
	дома	весна		8,930	1.04
		осень		8,618	
		Всего		8,774	

полупустынным ЛЭР (9.6% попадания). Различия достоверны для всех участков, кроме луго-степного ЛЭР. Группу районов со средней численностью составляют Приуральный полупустынный, Луго-степной и Северо-Восточный песчаный ЛЭР (4–7%). Они не отличаются достоверно друг от друга по уровню численности доменной мыши, но достоверно отличаются от участков с более высокой и более низкой численностью. Наконец, группу

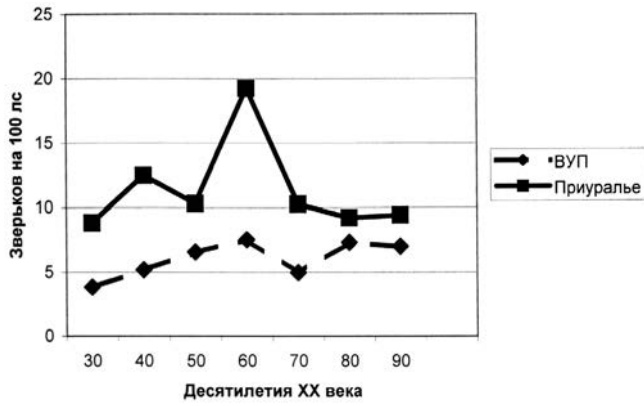


Рис. 177. Динамика весенней численности домового мыши в посёлках по десятилетиям. ВУП – Волго-Уральские пески

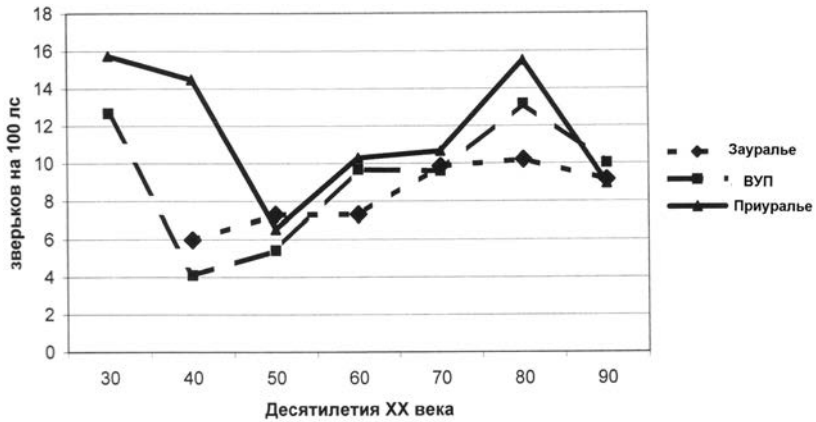


Рис. 178. Динамика осенней численности домового мыши в посёлках по десятилетиям

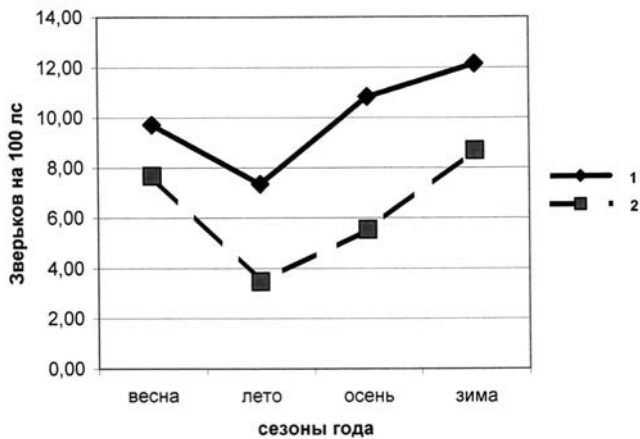


Рис. 179. Сезонные колебания численности домового мыши в посёлках. 1 – глинистая полупустыня, 2 – пески

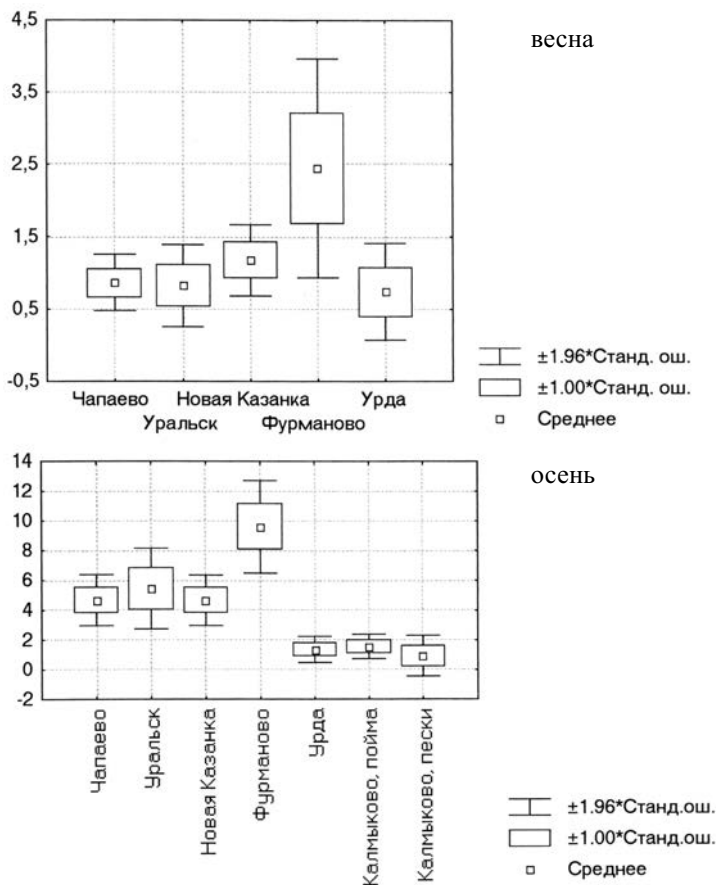


Рис. 180. Численность домовой мыши в открытых биотопах

ЛЭР с низкой численностью домовой мыши в открытых биотопах составляют Урдинский ЛЭР и Тайпакский район – как в песках, так и в пойме реки Урал.

В населённых пунктах численность одинакова в степной части в Камыш-Самарском районе (около 10% попадания), несколько ниже – в районе Калмыкова – как в пойме р. Урал, так и в песках (0.9–5.5%), рис. 181.

1.7.2.2. Распределение по биотопам и место в биоценозе

Для представления о распределении домовой мыши по основным типам природных биотопов воспользуемся шестилетними (1969–1974 гг.) данными учётов в области (табл. 220).

Из табл. 220 видно, что во всех ЛЭР, кроме Урдинского песчаного, и во все сезоны численность домовой мыши максимальна во влажных биотопах. Далее по численности идут биотопы песчаной пустыни. Ниже всего численность домовых мышей в глинистой пустыне. На границе ландшафтов глинистой и песчаной пустыни, по учётам осенью в 1958–1959 гг., домовые мыши были сосредоточены главным образом в мелко-бугристых песках: на 850 лс здесь попало 0,38 зв./100 лс, а в ашиках (равнинная песчаная степь) – на 700 лс не попало ни одной.

Расчёт соотношения видов грызунов в различных биотопах разных ландшафтов (рис. 180) показал, что домовая мышь доминирует везде, кроме открытых биотопов песков, где могут преобладать серый хомячок или обыкновенная полёвка; только в скирдах обоих

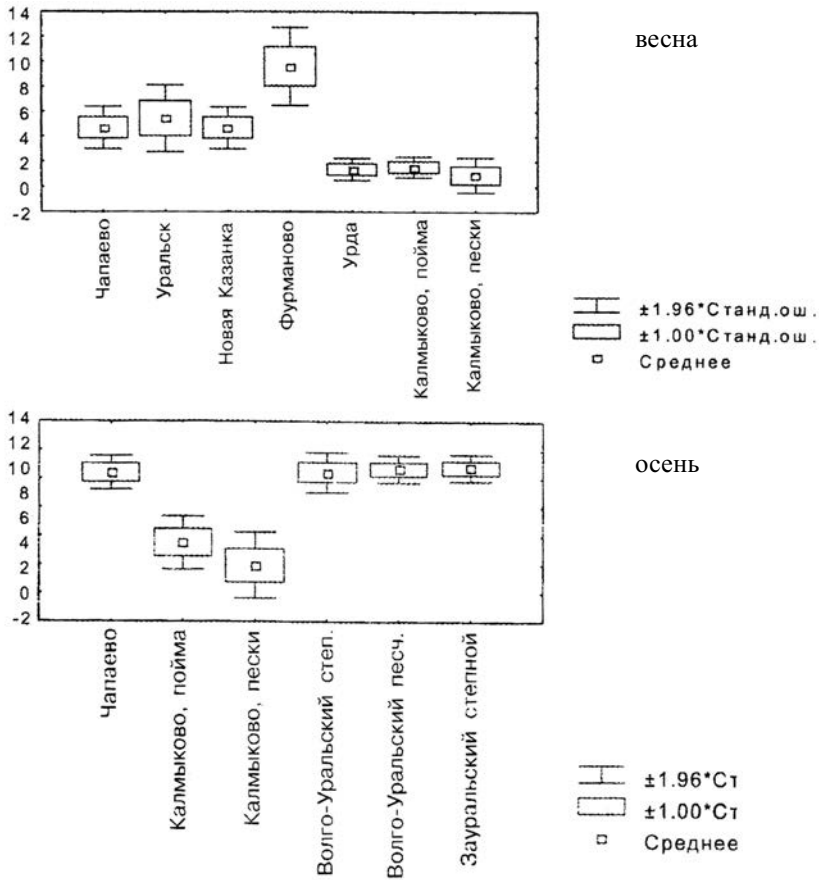


Рис. 181. Численность домовй мыши в населённых пунктах

типов ландшафтов и на посевах в песках обыкновенная полёвка достаточно многочисленна и является субдоминантом.

Численность домовых мышей в биотопах поймы реки Урал показана в табл. 221.

Из табл. 220 видно, что домовые мыши предпочитают заросли тростника, в меньшей мере – бурьянники, ещё меньше – тополёвые леса, заросли джингила и луговые местообитания. К осени зверьки области, как и в других местах, концентрируются в скирдах и копнах. Так, в сентябре 1958 г. в степи и песках Пустынного Приурального ЛЭР (стационары Калмыково, Байгазы) в скирдах на 1000 лс учёта отмечено около 0.3 экз. на 100 лс, в декабре – в степи 21, а в песках – 15 экз. на 100лс. В апреле 1959 г. на 2000лс, поставленных в скирдах и копнах, степной и песчаной части, зверьков не было поймано. В октябре того же года было отмечено 1.5% попадания (4.5 в степи, в песках – 0).

Осенние учёты в пойме реки Урал показывают, что в целом по пойме численность домовых мышей уменьшается по мере продвижения с севера на юг: по многолетним средним, в окрестностях г. Уральска – 22.8% попадания, Чапаево – 14.7%, Калмыково – 3.0. Весной различия менее ярки (соответственно 4,85, 4.57 и 2.6).

Представление о распределении домовй мыши в разных микробиотопах жилья человека на правом берегу р. Урал можно получить из небольших данных по Приуральному пустынному ЛЭР, стационар Калмыково и другие посёлки поймы (табл. 222):

Таблица 220. Многолетняя средняя численность домовых мышей в различных типах природных биотопов. 1969–1974 гг. (процент попадания на 100 лс, в скобках – число лс).

сезон	ЛЭР	Типы биотопов			
		влажные	Сухо- степные	Сухо- песчаные	В среднем
весна	Луго-степной	4.85 (700)	0.25 (400)	-	3.8(1100)
	Приуральный полупустынный	4.57 (10550)	0.28 (10600)	1.4(1400)	2.2 (21150)
	Приуральный пустынный	2.6 (500)	0.04 (2500)	-	0.46 (3000)
	Центральный полупустынный	7.0 (29800)	2.1 (6400)	-	6.3 (36200)
	Северовосточный песчаный	0.7 (300)	0.14(700)	0.6 (27570)	0.59 (41425)
	Камыш-Самарский	5.04 (11800)	0 (3800)	0.8 (27570)	2.2 (43170)
	Урдинский песчаный	0.6 (700)	0(1300)	1.5 (19720)	1.5 (21720)
	Всего по области	3.92 (54370)	0.47 (25700)	1.86 (89140)	2.08 (169.210)
Осень	Луго-степной	22.8 (6875)	0.86 (1400)	-	19.0 (8275)
	Приуральный полупустынный	14.7 (25600)	1.31 (12200)	-	10.38 (37800)
	Приуральный пустынный	3.0 (200)	0 (900)	-	0.3 (1100)
	Центральный полупустынный	24.4 (45950)	0 (2250)	-	23.4 (48200)
	Северо-восточный песчаный	-	-	1.05 (29973)	1.05 (29973)
	Камыш-Самарский	16.9 (36419)	0.21 (3650)	2.3 (25170)	10.9 (65239)
	Урдинский песчаный	3.0(200)	-	4.6 (26683)	4.6 (26883)
	Всего по области	14J (115244)	0.88 (20400)	2.65 (81826)	5.88 (217530)

Из табл. 222 видно, что среди микробиотопов населённых пунктов домовые мыши в период учётов предпочитали надворные постройки. Меньше, но достаточно много их было в жилых помещениях и ещё меньше – на базах (загоны для скота). В целом в посёлках глинистой пустыни домовые мыши были многочисленнее, чем в песчаной части, особенно много их было в надворных постройках (сарай). На базах мыши чаще концентрировались в песчаной пустыне, а в жилых помещениях численность домовых мышей оказалась примерно одинаковой в обоих типах ландшафтов.

Домовая мышь на Западе Казахстана – фоновый вид мелких млекопитающих в открытых природных биотопах. Доля вида в населении мелких млекопитающих области зависит в основном от соотношения между домовыми мышами и полёвками (степная пеструшка и восточно-европейская полёвка), в меньшей мере – от численности малой лесной мыши

Таблица 221. Численность домовых мышей в различных биотопах поймы реки Урал. Приуральный пустынный ЛЭР, осень 1959 г.

Биотоп	ле	% попадания
кусты	1000	1.0
лес и редколесье	900	0.33
Бурьянник	1000	2.0
Заросший травой берег	400	1.45
Тростник	900	5.1
луг	400	1.0

Таблица 222. Распределение домовой мыши в разных микробиотопах жилья человека в Приуральном пустынном ЛЭР, осень 1958–1959 гг.

Ландшафт	Число ловушко-суток					Процент попадания				
	Жилые дома	Магазин	Надворные постройки	Загоны для скота	всего	Жилые дома	магазин	Надворные постройки	Загоны для скота	всего
Глинистая полупустыня	82	-	75	36	193	20.7		41.3	8.3	25.9
пески	415	17	365	665	1732	18.1	0	21.7	16.2	15.7

(увлажнённые местообитания). Так, в окрестностях посёлка Калмыково в 1949–1965 гг. домовая мышь составляла осенью 36.9–97.1% населения мелких млекопитающих. В 1954–1955 гг. произошло снижение доминирования домовой мыши до 36.9–50%, что связано со вспышкой численности степной пеструшки, а в 1959 г. до 46.08% – с резким подъёмом численности серой полёвки. В остальные годы доля домовой мыши составляла 64.9–97.1%.

Ранее, в разделах о населении отдельных участков области и биотопическом распределении мелких зверьков было показано, что доминирование домовой мыши в населении нарастает от севера к югу области и к центральным частям плакорных участков по мере их отдаления от крупнейшей водной артерии области – р. Урал, т.е. в наиболее суровых условиях, по мере роста аридности и снижения кормности местообитаний в них начинает всё сильнее доминировать домовая мышь.

1.7.2.3. Климатические предпочтения

У домовой мыши из Волго-Уральских песков предпочитаемая температура в июне составляет 32–34°C и 31–35 °C в июле (Мокриевич, 1966). Летом критическая точка обмена составляет 30 °C, а потребление кислорода при 25 °C – 3641–3519 мл/г/час и при 10 °C – 5607–5903 мл/г/час. Предпочитаемая температура, критическая точка обмена, потребление кислорода в летнее время выше у домовой мыши, чем у обыкновенной полёвки (*Microtus arvalis* s.l.). Автор характеризует домовую мышь как вид,

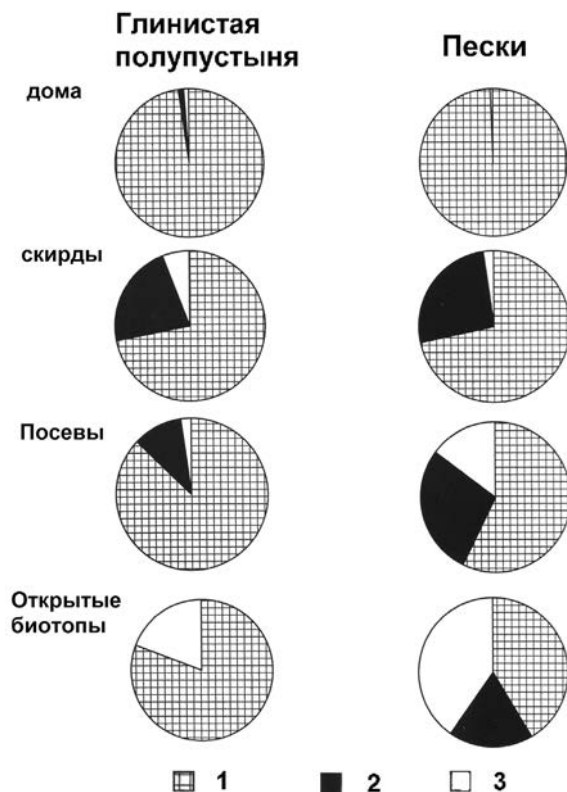


Рис. 182. Соотношение наиболее многочисленных видов мышевидных грызунов в различных биотопах разных природных зон: 1 –домовая мышь; 2 – обыкновенная полевка; 3 – прочие

обладающий хорошей химической терморегуляцией, стойкий к охлаждению, но не к перегреву, чувствительный к условиям влажности. В Якутии домовая мышь предпочитает весной температуру +20 °С, что ниже, чем в Волго-Уральских песках (Соломонов с соавт., 1971) В климатическом поле области годы с высокой численностью домовой мыши приходится на левую нижнюю часть, т. е. на более сухие и прохладные условия (см. ч.1). Как было показано ранее (ч.1), климатический оптимум для вида (условия, когда возможна наивысшая численность) приходится у видов-доминантов на разные условия: малый суслик бывает более многочисленным в прохладные, но влажные годы, домовая мышь – в прохладные и сухие годы; тамарисковая песчанка наиболее многочисленна в сухие и тёплые, а полуденная – в более влажные и тёплые годы. В пойме реки Урал тамарисковая песчанка достигает высокой численности в более широком диапазоне условий – вероятно, условия для этого вида в целом там более благоприятны. У домовой мыши климатический оптимум в общих чертах совпадает со степными мышевидными грызунами – восточно-европейской полевкой и степной пеструшкой. Имея сходные климатические требования, эти виды разделяют экологические ниши по питанию. Неслучайно в Западно-Казахстанской области контур климатического ноля, где возможна высокая численность восточноевропейской полевки, лежит на краю общего климатического поля области. Скорее всего, контур климатических предпочтений этого вида лежит в основном в условиях, характерных для более северных территорий.

1.7.2.4. Размножение

1.7.2.4.1. Общая характеристика

Половозрелость домового мыши наступает в возрасте 2.5 месяца. Беременность длится 18–24 дня.

В лабораторных условиях размер выводка у адаптированных зверьков, происходящих из московской популяции, составляет 5.2. Примерно у половины самок длительность размножения составляет около 6 месяцев в году. Внутри этого периода могут быть перерывы длиной 35–40 дней. Начавшийся в июне интервал между выводками может растягиваться до 75 дней. Процент беременных самок в июле – августе резко сокращается. Одна самка размножается в виварии не более двух лет. Приступают к размножению самки, достигшие веса в 10 г (Дёмина, 1999).

В природных биотопах Казахстана размножение идёт в тёплое время года, в жилищах – круглогодично, процент размножающихся самок в природе весной достигает 100%, особенно среди взрослых особей весом 14 г и более. Летом обычно около половины самок беременны (Млекопитающие Казахстана, 1977).

В Ленкоранской низменности домовая мышь размножается в жилищах человека круглогодично, там среднемесячный процент размножающихся самок составляет 9–22.7%. Рассчитанный по данным Н. Г. Кадацкого (1964) ПИР составляет 49–154.4 в месяц, в среднем 71.6. Размножение в природных биотопах пустынной, полупустынной и степной зон идёт круглогодично с весенним и осенним подъёмами. В холодные зимы бывает перерыв размножения в январе – феврале. В тёплые зимы размножение на Ставрополье идёт круглогодично, хотя в холодные зимы возможны перерывы в размножении на январь–февраль (Прилуцкая, 1983). Круглогодичное размножение отмечено и для Волго-Ахтубинской поймы (Тропин, Кондрашкин, 1959), хотя обычно сезон размножения там короче. Так, Н. М. Семёнов с соавт. (1955) отмечали, что в пик численности в 1948 г. размножение шло в течение 11 месяцев. В лесостепи Беларуси сезон размножения короче – с мая до декабря, в Татарии – с мая по сентябрь (Попов, 1960). Зимнее размножение домового мыши в природе изредка наблюдается в Забайкалье (Вершинин, 1966): автор сообщает о размножении мышей в ноябре, декабре и феврале. Сезон размножения в природных биотопах северной части ареала (Подмосковье, Тупикова, 1947) длится с июня по октябрь, т.е. 5 месяцев в году, на северном Кавказе – с марта по сентябрь (Тарасов, 1989), т.е. 7 месяцев в оазисах низовий Аму-Дарьи (Солдаткин с соавт., 1959) – с мая по ноябрь, редко в феврале (7–10 месяцев). На севере Казахстана (Млекопитающие Казахстана, 1977) сезон длится 5 месяцев – с мая по сентябрь без летнего спада, в Илийской котловине – 9 месяцев, с летним спадом с марта по ноябрь. Здесь наблюдается два сезонных пика в размере выводка – в марте и июле–сентябре (Фадеев, 1970). В открытых биотопах Сальских степей (Лисицын, 1964) перерыв в размножении имеет место в феврале–марте, иногда в декабре, в целом сезон размножения здесь длится 7–9 (в среднем 7.7) месяцев. В Киргизии в закрытых биотопах размножается круглогодично, в природе – все месяцы, кроме февраля. В размножении здесь участвует до 100% самок. В 1964–1966 гг. максимальное размножение наблюдалось в августе (63.3% размножающихся самок), мае (58.7%) и сентябре (59%). Средний размер выводка в Киргизии 5.46. Размер выводка обычно меньше в годы и в местах высокой численности. (Янушевич с соавт., 1972). ПИР, рассчитанный по этим данным, составил около 235 эмбрионов на 100 размножающихся самок (колебания по годам размера выводка 4.9–6, процента размножающихся самок – 26–64, ПИР – 127.4–384).

На Северном Кавказе (Тарасов, 1989) размножение на равнине идёт с января по сентябрь, в горах – с мая по сентябрь. Максимум размножения (52% беременных самок) отмечается в апреле – мае (ПИР = 348). В полях предгорий в июне – июле бывает более крупный выводок. Средний размер выводка за 1971–1984 гг. по 533 самкам составил 7.838 ± 0.308 на 1 самку; в скирдах в августе – сентябре размножается около половины самок. В Ставрополье (Прокофьева, 1969) в скирдах с октября по январь домовые мыши не размножают-

Табл. 223. Размер выводка домового мыши в различных природных зонах (по Прилуцкой, 1983, с дополнениями)

Зона	Природные биотопы	Постройки человека
Пустыни	5–5.6	5–7.4
Полупустыни	5.4–7	5.4–6.8
Степь	5.7–7.8	4.1–6.9
Лесостепь	6–9.3	6.2–7
Лесная зона	До 9,3	7.1–8.2

ся. Массового зимнего размножения в этих местах не бывает. В низовьях Аму-Дарьи, по данным И. С. Солдаткина с соавт. (1989), летний спад размножения отсутствует, а максимум размножения (судя по величине выводка) приходится на август – октябрь. В тёплые и влажные годы размер выводка (Млекопитающие Казахстана, 1977) в Северном Казахстане больше, чем в сухие и засушливые. В жаркие годы там чаще наблюдается резорбция эмбрионов. В открытых биотопах размер выводка больше, чем в постройках и домах, или он более изменчив.

Размер выводка (СЧЭ) составляет 1–15, в среднем 5–7. Как правило, размер выводка меньше в зоне пустынь и возрастает к северу (в степи и далее на север нередки крупные выводки по 12–14 эмбрионов); в постройках размер выводка обычно меньше (табл. 223):

На севере (Карелия, Центральная Якутия) зимой в таёжных посёлках и городах размножение может идти на 14–16% интенсивнее, чем летом (Прилуцкая, 1983). Размер выводка, судя по литературным данным, на западе Казахстана минимальный как в поселениях человека, так и в природе, как отмечала ещё в 1947 г. Н. В. Тупикова (табл. 224). Это подтвердилось дальнейшими исследованиями, но область с минимальным выводком в природе расширилась до Восточных Кызыл-Кумов, и Приаральских Кара-Кумов, Восточного Закавказья и Сальских степей. В закрытых стациях (поселения человека) минимальный выводок отмечен в городах Уральске и Алма-Ате, в населённых пунктах Сальских степей. В пределах Казахстана в природных биотопах Актюбинской, Уральской (Западно-Казахстанской) областей, 1967–1968 гг.) установлен размер выводка в среднем 6.8, в Кустанайской и Тургайской областях – 7.7, в Алма-Атинской обл. – 7.0. В жилищах человека на юге Казахстана размер выводка у домового мыши ниже, чем в природе (5.7). От весны к осени на посевах размер выводка может возрастать; кроме того, на посевах выводок больше (8.2) по сравнению с прочими природными биотопами (7.2). (Кустанайская, Тургайская обл.). Чем старше самка, тем крупнее у неё выводок. Во влажные и тёплые (1964) годы выводок у домовых мышей был крупнее (8.8), чем в сухие (1962, 1963) – 7.2–7.7 эмбрионов на 1 беременную самку. Резорбция эмбрионов в этих условиях составила в среднем 1.1%, в засуху выше, чем в более влажных условиях (Млекопитающие Казахстана, 1977).

В природных биотопах пустыни и полупустыни отмечается 4–5 помётов в год, в степи – 3–4, в лесостепи – 2. В Батуми и Одессе – 3.9–4.7 помётов в год (Прилуцкая, 1983).

Таким образом, на большей части южной половины ареала, где домовая мышь может круглогодично жить в природе, у зверька возможно круглогодичное размножение. Перерывы в размножении происходят из-за холодных зим или жаркого, сухого лета; повторение тёплых и влажных зим благоприятно для размножения этих зверьков. Севернее, где сокращается период обитания домовых мышей в природе, сокращается и период их размножения там. Выводок чаще всего максимален осенью, в августе – сентябре (Московская область, Сальские степи, низовья Аму-Дарьи, Илийская котловина). Только на северном Кавказе наибольший выводок наблюдается в марте – июле, а затем уменьшается. В феврале – марте мыши не размножаются в Сальских степях, низовьях Аму-Дарьи.

Таблица 224. Размер выводка домовой мыши в разных частях ареала

Место	Биотоп	Средний размер выводка	Автор
Южный Ямал	Поселения человека	7.6	Тупикова, 1947
Москва	То же	5.9	Она же
Северный Кавказ	То же	6.5	Она же
г. Уральск	То же	5.1	Она же
г. Пермь	То же	5.8	Верещагин, Воронов, 1968
Волжско-Камский край	Поселения человека главным образом	7.134	Попов, 1960
Алма-атинская обл.	Поселения человека	5.7	Млекопитающие Казахстана, 1977
Илийская котловина	То же	7	Фадеев, 1970
Сальские степи	То же	5.46	Лисицын, 1964
Якутия	То же	6.94	Романова, 1984
Лабораторные условия	-	7.3	Тупикова, 1947
Московская обл.	Открытые биотопы, лето	9.3	Тупикова, 1947
Северный Кавказ	То же	6.2	Тарасов, 1989
Волго-Уральские пески	То же	5.4	Тупикова, 1947
Актюбинская обл.	То же	6.8	Млекопитающие Казахстана, 1977
Алма-атинская обл.	То же	7	То же
Приаральские Кара-Кумы	То же	5.3	То же
Восточные Кызыл-Кумы	То же	5.1–7.4	Ржевский с соавт., 1989
Сальские степи	То же	4.1	Лисицын, 1964
Восточное Закавказье	То же	5.6	Эйгелис, 1980
Низовья Аму-Дарьи	То же	6	Солдаткин с соавт., 1959
Ставрополье	Открытые биотопы	6.2	Прокофьева, 1969
Северный Кавказ	Скирды	5–7.7	Тупикова, 1947, Тарасов, 1989
Ставрополье	То же	6.0	Прокофьева, 1969
Сальские степи	То же	4.07	Лисицын, 1964

1.7.2.4.2. Размножение домовой мыши в Западно-Казахстанской области

Анализ размножения домовой мыши проведён главным образом по данным за 1950–1967 гг. в природных биотопах Чапаевского, Фурмановского, Тайпакского районов, а так-

же в посёлках Фурмановского и Джангалинского районов. Ежегодный объём материала по вскрытиям зверьков этого вида составляет по несколько тысяч в год.

Фурмановский район (Центральный полупустынный ЛЭР), поскольку численность домовых мышей там максимальна, рассматривается как оптимальный участок ареала, остальные – как субоптимальные. В качестве показателей размножения взяты средняя величина выводка (СЧЭ, среднее число эмбрионов на одну беременную самку), процент беременных самок в месяц максимального размножения ИР и ПИР – показатель интенсивности размножения (произведение первых двух величин). Реже мы использовали УПП – условный показатель продуктивности популяции – произведение ПИР и численности в момент учёта. Поскольку, в отличие от малого суслика, домовая мышь имеет несколько выводков за сезон, показатель ПИР в данном случае достаточно условен, но всё же, по нашему мнению, может быть использован для сравнения размножения в разных местах и районах.

Рассмотрены сезонные и годовые колебания этих показателей и основные факторы, влияющие на эти колебания.

1.7.2.4.2.1. Общая характеристика размножения в Западном Казахстане

Размер выводка, как видно из табл. 225, составляет, по многолетним данным, 5.4–6.38 в природе и 5.39–5.7 в посёлках. При этом в среднем за год беременными бывает 12.3–17.4% самок ежемесячно, а ПИР колеблется от 44.55–66.84 (среднее 58.21) в природе до 57.12–72.8 (среднее 64.96) в посёлках. В оптимальном участке (Фурмановский район) показатели интенсивности размножения те же, что и в соседних районах (процент беременных самок в домах, ПИР в открытых биотопах), или выше (ПИР, среднее число эмбрионов в посёлках).

Природные биотопы юго-восточного Приуралья (Тайпакский р-н) отличаются минимальной интенсивностью размножения по всем показателям. Сравнивая полученные данные с таковыми для Сальских степей (Лисицын, 1964), отметим, что СЧЭ, процент размножающихся самок и ПИР в Сальских степях оказались в природе меньше, чем в Западно – Казахской области (табл. 225). Численность домовых мышей в Сальских степях минимальна в открытых биотопах, выше – в посёлках и максимальна – в скирдах. Из трёх лет работы более высокая численность наблюдалась в 1944 году (пик), минимальная (депрессия чис-

Таблица 225. Средние характеристики размножения домовой мыши в различных районах Западно-Казахстанской области и Сальских степях

Район	Группа биотопов	Число лет	Зверьков на 100лс	Среднее число месяцев размножения за год	% беременных самок	СЧЭ	ПИР в месяц макс. размн.
Джангалинский	Дома	18	1.35	11.33	19.77	5.39	106.56
Фурмановский	Дома	17	Нд	11.53	19.72	5.70	112.40
	Природа	17	6.03	8.97	17.44	6.38	111.27
Чапаевский	Природа	16	2.89	7.54	нд	5.539	нд
Калмыковский	Природа	10	10.11	нд	12.3	5.48	64.40
Сальские степи (Лисицын, 1964)	Дома	3	4.59	11.7	7.55	5.42	40.92
	Скирды	3	5.67	10	9.49	4.57	43.37
	Природа	3	2.32	8.9	11.52	4.25	48.96

ленности) – в 1946. При этом процент беременных самок в 1944 г. составлял в среднем 9.46, в 1945 г. – 9.43 и в год депрессии (1946) – 9.72, а СЧЭ соответственно – 4.39, 5.21 и 4.56. Отсюда ПИР составил 41.53, 49.13 и 44.32 (что примерно вдвое меньше, чем в Западном Казахстане), а УПП – 190.63; 278.57 и 102.82 соответственно. Таким образом, в год более высокой численности продукция популяции домовых мышей была максимальной, в год средней численности имела промежуточные значения, а в год депрессии – минимальной.

В низменном районе Ленкоранской низменности (Кадацкий, 1964) в населённых пунктах беременных было в среднем 13.78% самок при СЧЭ=6.0. Отсюда ПИР, по нашим расчётам, составляет 71.64, а УПП – 400.47 при численности домовой мыши 5.59 на 100 лс, т.е. интегральные показатели размножения здесь близки к таковым в оптимальных участках Западно-Казахстанской области. Сравнивая в той же табл. 224 продуктивность популяции домовой мыши в скирдах с таковой в остальных типах биотопов, мы видим, что интенсивность размножения там промежуточная – между высоким процентом размножающихся самок в домах и низким – в открытых биотопах, а также – по СЧЭ – между более высоким показателем в природе и более низким – в домах. В итоге УПП оказывается примерно одинаковым в посёлках и природных биотопах. Интересно, что в Сальских степях, по А. А. Лисицыну (1964), картина иная: интенсивность размножения в природе там выше, а размер выводка ниже, чем в населённых пунктах, и в результате отмечается более высокий показатель УПП в природе, чем в посёлках.

Показатели интенсивности размножения (ПИР) домовой мыши в населённых пунктах колеблются по месяцам, составляя от 0 до 174.1; в среднем на 100 половозрелых самок приходится 64 эмбриона в месяц. Более 100 эмбрионов на 100 размножающихся самок приходится только в апреле – в месяц максимального размножения. В августе – сентябре бывают небольшие подъёмы продуктивности популяции, но в целом к декабрю интегральный показатель размножения снижается. Новый подъём продуктивности начинается с января и идёт до апреля (новый сезонный максимум).

На орошаемых землях Восточных Кызылкумов (Ржевский с соавт., 1989) в результате введения орошения ПИР у домовой мыши резко увеличился осенью и достиг необычно высоких цифр (от 114.4 до 270.1).

Участие самок в размножении по месяцам года показано в табл. 226.

Таблица 226. Сезонность размножения домовой мыши в Западно-Казахстанской области (верхняя строка – число лет наблюдений, нижняя – процент лет, когда наблюдалось размножение в месяцы):

Тип биотопа	Район	январь	февраль	март	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	Среднее за месяц
Природа	Чапаевский	-	-	-	8	11	9	11	10	13	16	14	7	-
		-	-	-	87.5	63.6	77.8	90.9	100	100	93.7	64.3	71.4	83.8
	Фурмановский	12	11	10	18	16	16	14	14	18	18	18	17	-
		25	27.2	30	83.3	87.5	75	92.8	92.8	100	100	83.3	52.9	74.7
Населённые пункты	То же	17	18	18	18	18	18	14	13	16	18	18	18	-
		100	88.9	100	100	100	88.9	92.8	100	100	100	83.3	100	96.1
	Камыш-Самарский	16	17	17	17	14	13	12	9	16	18	14	16	-
		100	100	100	100	92.8	92.2	83.3	66.7	87.5	94.4	100	100	94.4

Из этой таблицы видно, что в природных биотопах домовые мыши размножаются в оптимальном (Фурмановском) районе круглогодично примерно в четверти лет (по небольшим данным за зимние месяцы), в Чапаевском – с апреля по декабрь (хотя это может быть связано с тем, что в январе-марте отловы здесь не проводили). Ежегодное участие самок в размножении отмечается только в августе-сентябре (Чапаевский) или в сентябре-октябре (Фурмановский р-н). В прочие месяцы зверьки размножаются не ежегодно. В Фурмановском районе наименее интенсивно размножение идёт в марте. Можно вычислить, что среднее число месяцев размножения составляет в открытых биотопах этого района 8.97, а Чапаевского – 7.54 из 12 месяцев года. В период активного размножения (апрель – декабрь) многолетнее среднее участие в размножении также максимально в Фурмановском р-не – 7.67 месяцев из 9, а в Чапаевском – 7.54 из 9. Таким образом, в участке, оптимальном для домовой мыши, сезон размножения длиннее, а использование месяцев размножения эффективнее, чем в субоптимальном участке.

В населённых пунктах размножение домовой мыши идёт круглогодично, однако в отдельные годы бывают месяцы (чаще всего август), когда размножение не наблюдалось. На основе табл. 225 можно высчитать, что размножение домовой мыши отмечалось в домах субоптимального (Джангалинского) района в среднем в течение 11.33 месяцев в году, а в оптимуме (Фурмановский р-н) – немного дольше – 11.53 месяца в году.

Сезонные колебания показателей размножения приведены на рис. 183–185. Из рис. 183 видно, что размер выводка домовой мыши в посёлках почти не колеблется, слегка возрастая от января к августу, а затем слегка уменьшается. В природе в апреле – мае размер выводка в оптимальной части ареала чуть больше 6, затем растёт, превышая 7 в октябре, а в ноябре и декабре падает ниже 6. Интенсивность размножения, по многолетним среднемесячным данным, в природе максимальна в апреле-июле, а в населённых пунктах – в мае-августе (Камыш-Самарский ЛЭР, стац. Новая Казанка), или в марте-июне (Центральный полупустынный район, ст. Фурманово), рис. 184. Итоговый показатель размножения, как видно

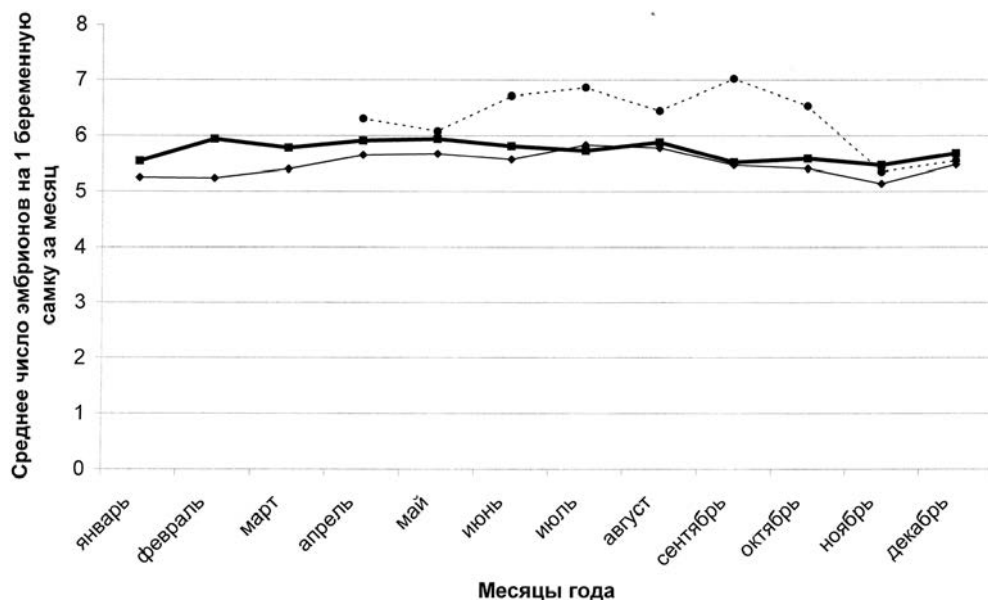


Рис. 183. Сезонные изменения СЧЭ домовой мыши в природных биотопах и в населённых пунктах. Толстая сплошная линия – населённые пункты в Камыш-Самарском ЛЭР (стац. Новая Казанка), тонкая сплошная линия – то же в Центральном полупустынном ЛЭР (стац. Фурманово). Пунктир – природные биотопы регионального оптимума ареала в Центральном полупустынном ЛЭР (стац. Фурманово)

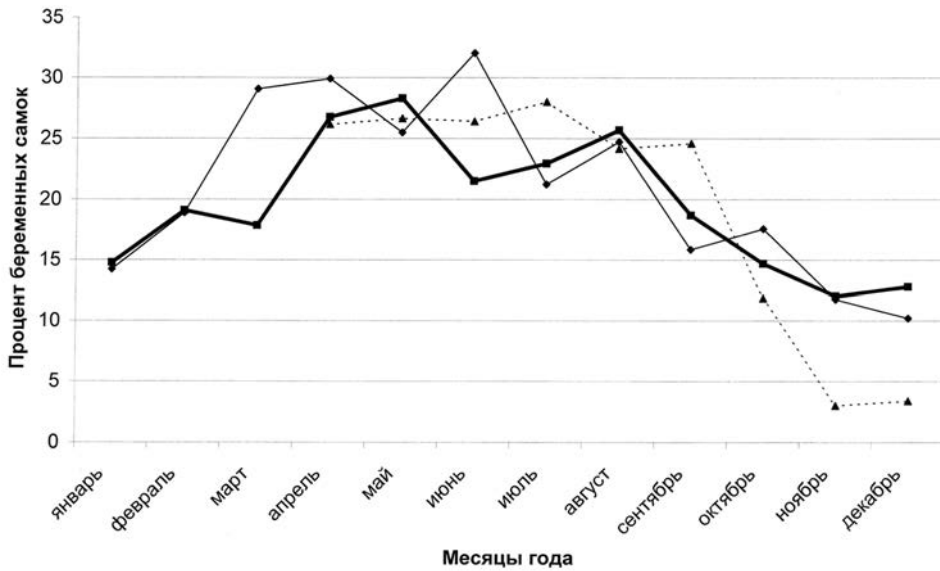


Рис. 184. То же для ИР (процента беременных самок) домовой мыши по сезонам в Центральном полупустынном ЛЭР (стац. Фурманово). Обозначения см. рис. 183.

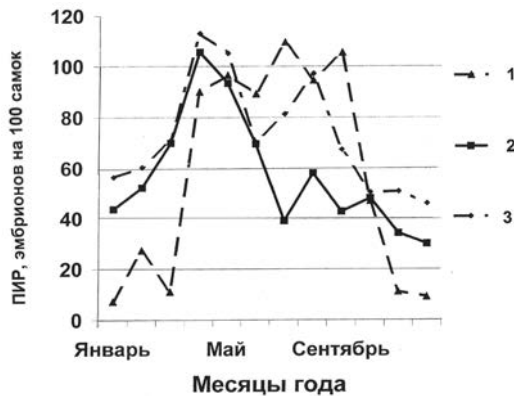


Рис. 185. То же для ПИР домовой мыши по сезонам: 1 – стац. Фурманово, природные биотопы, и в населённых пунктах: 2 – Камыш-Самарский ЛЭР, 3 – стац. Фурманово. Обозначения см. рис. 183.

из рис. 184, в субоптимальном участке ареала (Камыш-Самарский ЛЭР) в посёлках имеет более чётко выраженный весенний пик размножения, при снижении ПИР осенью, чем в оптимальном Центральном полупустынном ЛЭР. Здесь в посёлках можно видеть два пика размножения – в апреле–мае и в августе, тогда как в природных биотопах с мая по октябрь длится довольно интенсивное размножение.

По сезонам многолетняя средняя величина выводка в домах колеблется от 5.47 до 5.94 (колебания 8.6%) в оптимальном участке ареала, и от 5.14 до 5.83 (колебания 13.4%) – в субоптимальном (Джангалинском). В природных биотопах выводки были крупнее и менее стабильны: в оптимальном районе – от 5.35 до 7.02 (колебания 31.2%), а в субоптимальном районе – от 3.1 до 7.6 (145%).

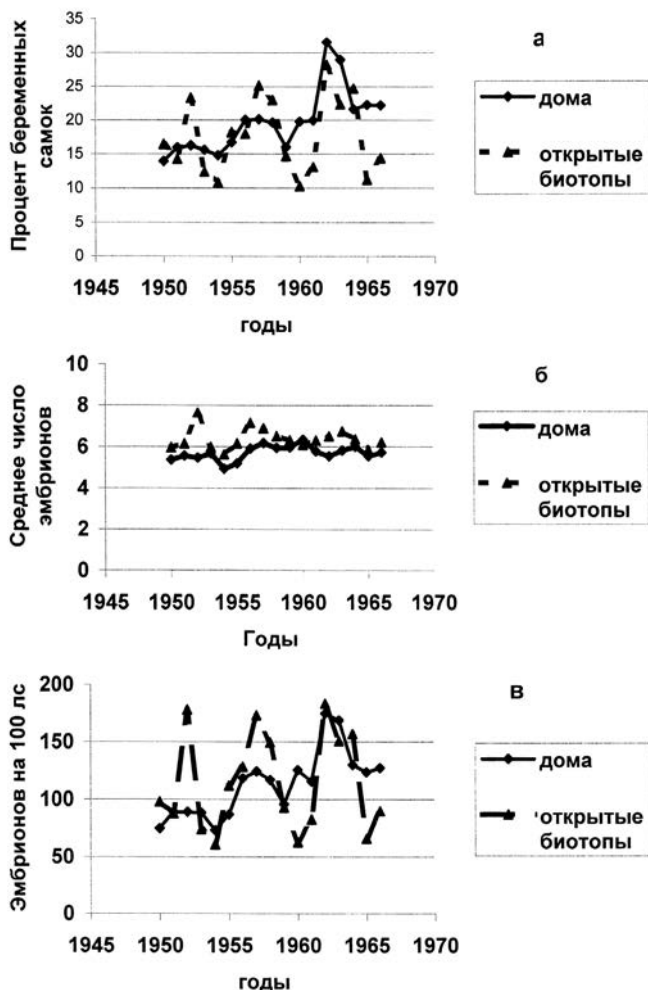


Рис. 186. Изменение по годам параметров размножения домовой мыши в 1950 – 1966 гг. в Центральном полупустынном ЛЭР (стац. Фурманово): 1 – дома; 2 – открытые природные биотопы. а– процент беременных самок; б – СЧЭ; в – ПИР

Таким образом, в оптимуме ареала размер выводка крупнее и в домах, и в природе; сезонные колебания размеров выводка в обоих типах биотопов в оптимуме меньше, чем в субоптимальных участках. В целом в природе размер выводка у домовой мыши больше, чем в домах. В. А. Петров (1963) для Волго-Ахтубинской поймы в 1950–1957 гг. указывал на более чёткое, чем в Западном Казахстане, наличие двух пиков размножения: в апреле и в августе-сентябре.

Изменение показателей размножения по годам за 1950–1966 гг. в оптимуме ареала (ст. Фурманово) показано на рис. 186. Из него видно, что тенденция изменения показателей размножения сходна при сравнении по годам, трендов не наблюдается. Высота пиков размножения такая же в начале наблюдений, как и в конце; в населённых пунктах этот показатель колеблется не так резко, но постепенно нарастает от начала к концу периода наблюдений.

1.7.2.4.2.2. Значение авторегуляции в размножении домовый мыши

Для оценки роли авторегуляции в размножении домовый мыши мы воспользовались подробными данными А. А. Лисицына (1964) по домовый мыши в Сальских степях за 1944–1946 гг. Автор приводит помесечные материалы по численности, проценту беременных самок, СЧЭ для каждого из трёх типов биотопов (дома, скирды, природа). Всего для посёлков приводится 36 троек значений, для скирд – 27 и для природных биотопов – 20. Зависимости показателей размножения от численности показаны на рис. 187–188. Из них видно, что точки на графиках располагаются достаточно хаотично; это естественно, т. к. на показатели размножения влияет множество факторов, но кривая, ограничивающая область наблюдавшихся значений сверху (максимальные значения), большей частью с ростом численности опускается – иногда круто, иногда полого от левого верхнего края рисунка к правому нижнему, т. е. при низкой численности показатели размножения могут быть выше, чем при высокой (имеет место та или иная регуляция, ограничение размножения при более высокой численности).

Средне-месячный **процент беременных самок**. При низкой численности (до 2% попадания) интенсивность размножения в природных биотопах достигает 35%, тогда как в других типах биотопов не выше 25–30%. Далее, при численности 2–7% попадания кривая максимальных значений интенсивности размножения идёт для посёлков и открытых биотопов сходно, постепенно снижаясь. Численность более 8% попадания в условиях работы для природных биотопов не наблюдалась, а для посёлков видно, что эта линия снижается до цифр менее 1% беременных самок при численности зверьков 12% попадания и выше (рис. 187). В скирдах кривая максимальных значений ежемесячного процента беременных самок идёт гораздо более плавно, снижается значительно медленнее, чем в природных биотопах и домах; при численности в 8% попадания всё ещё может наблюдаться 20% беременных самок, и даже при численности в 15% попадания этот показатель может быть около 15%.

Если говорить о **величине выводка**, то, судя по рис. 188, здесь наблюдается сходная картина: в природных биотопах кривая максимальных значений резко падает, т. к. при численности до 2-х зверьков на 100 лс СЧЭ равно 9, а при численности 8 экз./100лс оно падает до 6 (рис. 188г). В посёлках кривая идёт сходным образом, но при низкой численности максимальный выводок меньше, не превышает 8, а при численности около 7–8 на 100 лс близок к 6. В скирдах размер выводка почти не снижается в зависимости от численности: составляет при низкой численности (до 2) 5.6, а при высокой (15.4) – 5.8 эмбрионов.

Таким образом, в природных биотопах по обоим параметрам размножения имеет место регуляция размножения – интенсификация при низкой численности (до 2 экз./100 лс) и ограничение – при высокой (8 и более экз./100 лс). Посёлки представляют собой промежуточный вариант, когда процент беременных самок не возрастает резко при низкой численности, но при высокой численности бывает ограничение размножения. Наконец, в скирдах авторегуляция выражена слабее всего: кривые максимальных значений основных параметров размножения идут наиболее полого, слабее всего возрастают в периоды депрессий и слабее всего падают при высокой численности.

Далее мы провели статистическую оценку значимости предшествующего уровня численности для определения величины ПИР в посёлках и природных биотопах Западно-Казхстанской области. Для аналогичной работы по скирдам данных, к сожалению, недостаточно.

1. Посёлки Камыш-Самарского ЛЭР. В табл. 227 показаны зависимости ПИР от значений того же показателя в предшествующем месяце за 1950–1967 гг.

Из табл. 227 видно, что показатели размножения в сильнейшей степени зависят от хода размножения в предшествующие периоды. Так, размножение в январе на 84% определяется воздействием уровня размножения в предыдущие три месяца (сентябрь, октябрь и ноябрь). При этом размножение в январе будет тем выше, чем оно было ниже в сентябре и октябре и тем выше, чем оно было выше в ноябре. Интенсивность размножения в марте

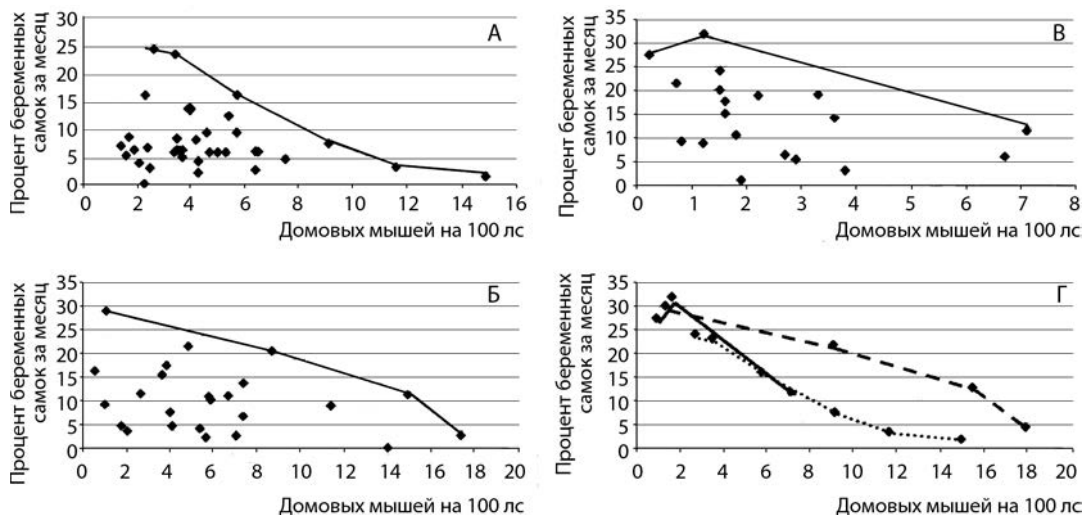


Рис. 187. Зависимость ИР домовой мыши от численности вида в населённых пунктах (А), скирдах (Б), природных биотопах (В), Г– совмещение показателей: сплошная линия – природные биотопы, крупный пунктир – населённые пункты, точечный пунктир – скирды

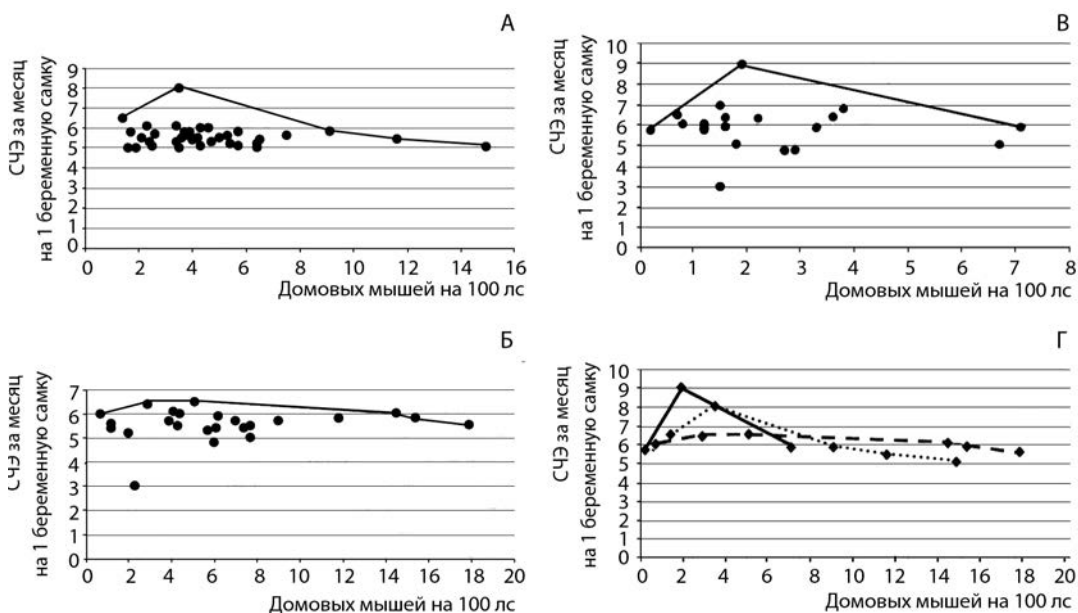


Рис. 188. То же для СЧЭ домовой мыши. Расшифровку букв см. рис. 188.

в посёлках на 97% объясняется воздействием предшествующего размножения. При этом положительно на уровень размножения в марте влияют показатели размножения в январе как предыдущего, так и данного года, а также – показатели размножения в июле предыдущего года, но отрицательно – таковые в мае предыдущего года.

В июле интенсивность размножения почти полностью (на 99.99%) определяется показателями размножения в первые пять месяцев года. Из них показатели размножения за январь – март воздействуют положительно, а за более близкие месяцы – апрель и май –

Таблица 227. Уравнения, описывающие зависимость интегрального показателя размножения ПИР домового мыши (v) от таковых в предыдущие месяцы. Камыш-Самарский ЛЭР, посёлки. *)

Месяц года	Уравнение	F	p,<	R=r ² , доля объяснённой дисперсии	Стандартная ошибка уравнения
1 – январь	$v_1 = 47.3341 - 0.18523 v_{20} - 2.04957 v_{21} + 2.22866 v_{22}$	6.96	0.0458	0.839	15.02
3 – март	$v_3 = 9.646598 + 1.394391 v_1 + 1.061838 v_{13} - 0.538968 v_{17} + 0.118884 v_{19}$	32.85	0.0026	0.97	11.34
7 – июль	$v_7 = -64.9397 + 0.8331 v_1 + 1.0475 v_2 + 0.1562 v_3 - 0.0952 v_4 - 0.347 v_5$	345.45	0.0408	0.9999	1.6
9 – сентябрь	$v_9 = -31.7185 + 0.5351 v_5 + 0.4465 v_{6-} + 1.002 v_7$	19.56	0.0492	0.9751	9.05
12 – декабрь	$v_{12} = 2.3819 + 0.173817 v_1 + 0.1156 v_7 + 0.044673 v_8 + 0.087326 v_{11}$	1883.64	0.0172	0.9999	0.12

*) $v_1 - v_{12}$ – показатели размножения в соответствующие месяцы года учёта, а $v_{13} - v_{24}$ – то же в предыдущем году.

отрицательно. В сентябре зависимость показателей размножения от таковых в марте-июле также очень велика (97.5%), при этом уровень размножения в марте, мае и июне действует положительно, а в июле – отрицательно. В декабре зависимость от уровня предшествующего размножения максимальна (99.99%), все связи положительны (с показателями размножения в январе, июле, августе и ноябре года учёта).

Создаётся впечатление, что во все рассмотренные месяцы (кроме декабря) размножение зависит положительно от уровня размножения в отдалённые месяцы и отрицательно – в месяцы, непосредственно близкие к рассматриваемому месяцу; возможно, истощение после нескольких месяцев размножения снижает интенсивность размножения в месяцы, следующие за ними. В декабре интенсивное размножение идёт всегда в годы, когда в предшествующие месяцы оно шло интенсивно, т.е. высокий уровень размножения в декабре отражает, что данный год был в целом благоприятен для размножения. Отметим, что влияние уровня размножения предыдущего года на таковой в последующем сказывается в посёлках Камыш-Самарского ЛЭР в январе и в марте, тогда как в июле и позже уже не прослеживается.

2. Посёлки Центрального полупустынного ЛЭР (Фурмановский район)

В оптимальном для домового мыши ЛЭР интенсивность размножения домового мыши также достаточно сильно зависит от предшествующих уровней интенсивности размножения (табл. 228):

Здесь, как и в предыдущем случае, чередуются положительные и отрицательные воздействия, но без особо чёткой закономерности. Обращает лишь на себя внимание тот факт, что воздействие уровня размножения в предыдущем году сказывается на продуктивности популяции не только в январе и марте, но и позже, вплоть до декабря, и в декабре воздействие уровня размножения за сентябрь отрицательно. В целом при сходной силе воздействия уровень продуктивности популяции контролируется в оптимальной части ареала большим числом факторов (месяцев размножения), чем в субоптимальном: 27 против 20.

В природных биотопах Центрального полупустынного ЛЭР (Фурмановского района) ПИР может в отдельные годы достигать 155.88 против 101.2 в таковых субоптимального Центрального Приурального ЛЭР (Чапаевского района). ПИР в природных биотопах оптимального участка в меньшей мере, чем в посёлках, определяется интенсивностью

Таблица 228. Уравнения, описывающие зависимость интегрального показателя размножения домовой мыши от таковых в предшествующие месяцы в посёлках Центрального полупустынного ЛЭР (1950–1967 гг.)

Месяц года	Уравнение	F	p,<	R=г², доля объясн. дисперсии	Стандартная ошибка уравнения
1 – январь	$v_1 = 119.8423 - 0.4483 v_{14} - 0.2713 v_{17} - 0.5866 v_{16} + 0.1219 v_{20} + 0.6683 v_{24} - 0.1537 v_{22}$	15.77	0.0041	0.59	7.05
3 – март	$v_3 = 69.19 - 0.18146 v_{16} + 0.23543 v_{17} - 0.59448 v_{18} + 0.22836 v_{19} - 0.14485 v_{23} + 0.15411 v_{20}$	17.86	0.0074	0.964	9.13
7 – июль	$v_7 = 4.813745 - 0.809758 v_{13} + 1.186916 v_{15} + 0.280378 v_{21} + 0.876977 v_{23} - 0.298781 v_{19}$	11.64	0.017	0.936	28.25
9 – сентябрь	$v_9 = 191.751 - 0.4225 v_6 - 0.089 v_8 + 0.4874 v_{7-} - 0.6895 v_{21} + 0.3971 v_{23}$	16.84	0.0207	0.971	14.21
12 – декабрь	$v_{12} = +21.1219 + 0.5211 v_{2-0} - 3.4526 v_6 + 0.1838 v_{19} - 0.3074 v_{21} + 1.5799 v_{22}$	26.174	0.00022	0.949	10.08

размножения в предшествующие периоды: R=0.922 против 0.954 в посёлках. В марте – июле он особенно невелик: 0.897–0.799 (табл. 229):

Число факторов (месяцев), оказывающих регулирующее воздействие на продуктивность популяции в природных биотопах, меньше, чем в посёлках в обеих – оптимальной и субоптимальной частях ареала: 17 против 20–27.

Таблица 229. Уравнения, описывающие зависимость интегрального показателя размножения ПИР домовой мыши от таковых в предшествующие месяцы в природных биотопах Центрального полупустынного ЛЭР (1950–1967 гг.).

Месяц года	Уравнение	F	p,<	R=г², %% объясн. дисперсии	Стандартная ошибка уравнения
1 – январь	$v_1 = 0.521014 + 0.0537793 v_{16-} - 0.10124 v_{21} + 0.219779 v_{23} + 1.916843 v_{24}$	43.6	0.00005	0.961	5.42
3 – март	$v_3 = -18.092 - 0.4068 v_{13} + 1.1535 v_{22-} - 0.1051 v_{16-} - 0.1123 v_{18}$	8.72	0.0296	0.897	11.35
7 – июль	$v_7 = 4.813745 - 0.809758 v_{13} + 1.186916 v_{15} + 0.280378 v_{21} + 0.876977 v_{23} - 0.298781 v_{19}$	7.96	0.04	0.799	33.79
9 – сентябрь	$v_9 = 32.507 - 0.42853 v_{1-} - 0.08203 v_6 + 0.57098 v_8$	61.05	0.00023	0.973	6.7
12 – декабрь	$v_{12} = 10.37225 + 0.0635 v_{1-} - 0.09617 v_3 - 0.0843 v_4 + 0.00561 v_8$	24.388	0.03978	0.98	1.07

Судя по табл. 228 и 229, интенсивность авторегуляции в Фурмановском районе падает летом (в июле), особенно сильно – в природных условиях. Это связано, скорее всего, с падением численности зверьков к июлю за весну и начало лета, т.к. начало лета и июль – самые тяжёлые периоды жизни зверька. В Камыш-Самарском ЛЭР, где численность домовых мышей резко падает за зиму, спад авторегуляционного пресса наблюдался раньше, в январе.

Итак, в природных биотопах продуктивность популяции домовой мыши в меньшей мере, чем в населённых пунктах, определяется интенсивностью предшествующего размножения (по силе влияния и по числу регулирующих факторов). В населённых пунктах регулирующее влияние сильнее, а различие между оптимальным и субоптимальным участками ареала состоит только в числе регулирующих факторов, их число больше в субоптимальном, чем в оптимальном участке ареала.

Оценка силы воздействия предшествующей (весенней в год учёта) численности на параметры размножения было проведено непараметрическими методами (методом Спирмена). Оказалось, что в природных биотопах оптимального участка ареала (Фурмановский р-н) достоверных связей нет, а в посёлках того же р-на выявлена зависимость всех параметров размножения от исходной (весенней) численности: для СЧЭ: $r = 0.49$ ($p = 0.046$), процент беременных самок – $r = 0.60$ ($p = 0.012$), ПИР – $r = 0.65$ ($p = 0.005$).

Таким образом, положительная регуляция размножения происходит со стороны предшествующих показателей численности слабее в природных биотопах и сильнее – в посёлках, причём сильнее – в посёлках субоптимальных частей ареала, а со стороны предшествующей численности – только в посёлках.

Заключая обзор характеристик размножения, отметим, что в оптимальном ЛЭР размножение домовой мыши идёт более интенсивно – большую часть сезона, при большем выводке и большем проценте размножающихся самок, вследствие чего и интегральный показатель размножения в оптимуме ареала также максимален¹. В природных биотопах увеличен размер выводка по сравнению с поселковыми гемипопуляциями, но сокращён сезон размножения. Процент беременных самок сильно не различается, а итоговый ПИР оказывается более высоким в населённых пунктах, особенно в оптимуме ареала. В достаточно оптимальных условиях, описанных А. А. Лисицыным (1964) в Сальских степях при сходной протяжённости сезона размножения и сходной численности интенсивность размножения в годы наблюдений была значительно ниже.

1.7.2.4.2.3. Факторы, влияющие на размножение домовой мыши в Западно-Казахстанской области

Основные факторы, определяющие размер выводка и процент беременных самок в оптимальной части ареала в области показаны в табл. 230.

Из этой таблицы видно, что выявлено 13 факторов, значимо влияющих на размер выводка у домовой мыши в рассматриваемых условиях. Выводок тем больше, чем суше были июнь и август, а также чем было меньше осадков в целом за лето предыдущего года, чем более влажными были ноябрь и зима, предшествующая году учёта, чем теплее были апрель, весна в целом и июнь предыдущего года. Кроме того, если в предыдущем году был выше процент беременных самок, то в год учёта повышается средний размер выводка. Для увеличения размера выводка домовой мыши благоприятны также следующие условия в год учёта: многоснежная зима перед годом учёта, обильные осадки в марте, прохладное лето, низкое стояние вод Каспийского моря.

Эти факторы действуют, скорее всего, в основном опосредованно, через условия формирования здорового родительского поколения, хорошие условия вынашивания эмбрионов через физические воздействия на кормовые условия, на условия роста и выживания роди-

¹ За исключением поймы в субоптимальном Приуральном полупустынном ЛЭР, где местами вследствие хорошего увлажнения создаются благоприятные пищевые и защитные условия, возникает высокая численность.

Таблица 230. Факторы, воздействующие на параметры размножения домовый мыши
В Центральном полупустынном ЛЭР (Фурмановский район). Непараметрические методы

Воздействующий фактор	По Кендаллу		По Спирмену	
	г	р	г	р
На среднее число эмбрионов на 1 беременную самку, фактор действует в год учёта				
Осадки в марте	0.243	0.0032	0.601	0.0062
Колебания уровня Каспийского моря	0.158	0.0382	0.456	0.0335
Температуры лета	н	н	-0.460	0.049
На среднее число эмбрионов на 1 беременную самку, фактор действовал в год, предшествующий году учёта				
Процент беременных самок	0.268	0.0013	0.748	0.0004
Осадки зимы (перед годом учёта)	0.165	0.0318	0.426	0.0444
То же июня	-0.167	0.0358	-0.503	0.0244
То же августа	-0.204	0.136	-0.580	0.0102
То же ноября	0.158	0.0435	0.442	0.0436
Температура апреля	0.269	0.0052	0.717	0.0039
То же июня	0.205	0.0254	0.544	0.0285
То же предыдущей зимы (перед предыдущим годом)	0.213	0.0108	0.627	0.0055
То же летом	-0.179	0.0264	-0.524	0.0195
Температуры весны	0.258	0.0026	0.693	0.002
На процент беременных самок, факторы в год учёта				
Осадки в марте	0.202	0.0117	0.564	0.0101
Температуры сентября	н	н	0.446	0.0482
То же весной	0.151	0.0456	0.420	0.0469
То же осенью	н	н	0.482	0.0409
На процент беременных самок, факторы в год, предшествующий году учёта				
Температура марта	0.203	0.0094	0.554	0.0093
То же сентября	н	н	0.446	0.00419
То же октября	н	н	0.440	0.0445
То же весной	0.144	0.0477	0.406	0.0474
То же осенью	н	н	0.472	0.0383

телей, их перезимовку, уровень фертильности, условия встречи партнёров, спаривания и т.д. Из той же таблицы видно, что чем теплее были предыдущий год и год учёта, а также чем больше было осадков в год учёта, тем больше будет процент беременных самок. Это

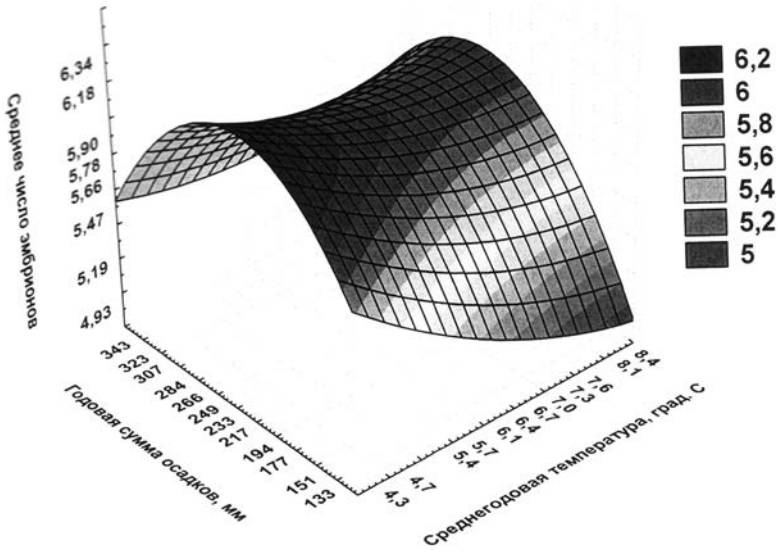


Рис. 189. Положение в климатическом поле местности СЧЭ в открытых биотопах (региональный оптимум ареала домовый мыши, ст. Фурманово)

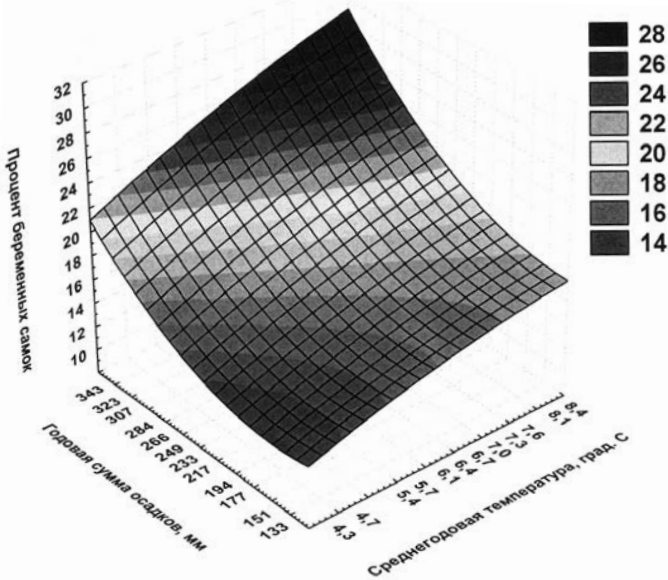


Рис. 190. То же для процента беременных самок домовый мыши (открытые биотопы) в климатическом поле (ст. Фурманово)

естественно, т.к. такие условия способствуют хорошему выживанию родительского поколения зимой и высокому урожаю травянистой растительности в год учёта.

Из многих наблюдений зоологов в разных ландшафтах, на разных видах грызунов известно, что в оптимуме условий выводок обычно бывает меньше, т.к. здесь снижена смертность, а отсюда – минимальна необходимость затрат на восстановление численности популяции. С другой стороны, в суровых условиях, например, в горах, размер выводка тоже может уменьшаться по сравнению с равниной.

Рассмотрение показателей размножения домового мыши в климатическом поле области (рис. 189–190) показало, что СЧЭ в оптимальном для области участке ареала вида бывает максимальным в годы с прохладной и средне увлажнённой погодой (рис. 189), тогда как ИР и ПИР изменяются в зависимости от этих факторов сходно и оказываются максимальными в годы наиболее тёплые и увлажнённые, а особенно – в годы сочетания максимальных погодных показателей (рис. 190).

1.7.2.4.2.4. Заключение о размножении домового мыши

Наши наблюдения по размножению домового мыши в Западно-Казахстанской обл. подтверждают литературные данные Ю.М. Ралля (1935) и Н.В. Тупиковой (1947) о факте меньшего размера выводка у домового мыши области по сравнению с другими частями ареала. Подтверждаются также сведения о более устойчивой и, как правило, более высокой численности домового мыши в закрытых биотопах (дома, постройки) по сравнению с природными биотопами.

Сезонная изменчивость среднего размера выводка (СЧЭ) у домового мыши в природных биотопах области характеризуется двумя пиками – летом (июнь) и осенью (октябрь). В населённых пунктах сезонные вариации величины выводка выражены слабо. *Интенсивность размножения ИР* (процент беременных самок) невелика, максимум значений этого показателя и в домах, и в природных биотопах приходится на март – апрель – сентябрь. Размножение в январе – марте наблюдается редко, в 25–30% лет. Летнего спада в размножении практически нет, лишь в небольшое число лет в июне размножение прекращается. *Интегральный показатель интенсивности размножения ПИР* в природных биотопах максимален с апреля по октябрь, а в домах имеет два пика: более высокий весной, в апреле – мае и более низкий – в августе–сентябре.

Интенсивность размножения выше в домах, чем в природных биотопах и выше, отличается большей продолжительностью в оптимальной части ареала, чем в субоптимальной. Уровень весенней численности не влияет на показатели размножения в природных биотопах, но значимо ограничивает интенсивность размножения в домах. Уровни показателей размножения в предыдущие периоды оказывают регулирующее действие на ПИР как в природных биотопах, так и в населённых пунктах.

Среди внешних факторов, воздействующих на разные стороны размножения, подтверждается особое значение осадков в различные предшествующие сроки, а также роль колебаний уровня Каспия. В годы с оптимальными для вида климатическими условиями наблюдается минимальный размер выводка. Рассмотрение экологических предпочтений параметров размножения зверька в климатическом поле местности подтверждает большее значение условий увлажнения и несколько меньшее – внешних температур в размножении зверьков, а также разную реакцию параметров размножения на внешние условия в открытых биотопах и в населённых пунктах.

Положительный тренд факторов, благоприятных для размножения и роста численности домового мыши в оптимальном для неё участке ареала (Центральный полупустынный ЛЭР, окрестности Фурмановского стационара) приводит к формированию устойчивого положительного тренда численности домового мыши в природных биотопах. В посёлках этого ЛЭР уровень численности поддерживается, по-видимому, на максимально высоком для данных условий уровне; численность не поддерживается трендом каких-либо внешних условий и потому не возрастает, остаётся стабильной. В природных биотопах, как и в населённых пунктах, оптимальной части ареала численность домового мыши, по-видимому, близка к оптимуму, т.к. авторегуляция размножения велика в обоих типах биотопов, и даже выше в природе, чем в посёлках.

1.7.2.5. Факторы динамики численности домового мыши

1.7.2.5.1. Общая характеристика

Из факторов динамики численности для домового мыши в Гурьевской обл. благоприятен высокий уровень вод р. Урал (Агеев, Трофимов, 1976). В Волго-Ахтубинской пойме для домового мыши благоприятны умеренно влажная и тёплая осень в предыдущем году, мягкая зима, тёплая влажная весна с невысоким паводком на Волге. Повышенная гибель домовых мышей отмечается в годы с высоким паводком; заметно влияет масштабная борьба с грызунами в предыдущем году. Исключительно холодные зимы с гололёдом, сильными морозами и метелями также ведут к высокой смертности (Семёнов с соавт, 1955; Тропин, Кондрашкин, 1959). В. Ф. Ржевский с соавт. (1989) отмечают как неблагоприятные факторы обильные снега, оттепели с последующими морозами, очень холодные зимы, холодные неустойчивые вёсны. Эти авторы отмечают совпадение лет со спадом численности домовых мышей в домах и в природе. На правом берегу Сыр-Дарьи (Чимкентская обл.) после повторения двух исключительно тёплых зим 1986/1987 и 1987/1989 гг. наблюдался огромный пик численности, когда на 100 лс с 19.30 до темноты попадалось 116 мышей, а ночью – ещё 78. В засушливые годы в этих местах домовая мышь размножается слабее, чем в более влажные (Пейсахис, Сайрамбаев 1990). То же характерно для Казахстана (Млекопитающие Казахстана, 1977).

Таким образом, из факторов динамики численности домового мыши во многих частях ареала очень важен дефицит тепла осенью, зимой и весной. В сухих районах благоприятно увлажнение; в местах, где увлажнение может быть излишним, благоприятно среднее увлажнение.

Домовая мышь очень редка в погядках хищных птиц (Строганова, 1954), что, видимо, связано с её мелкими размерами и проворством.

1.7.2.5.2. Многолетняя динамика численности домового мыши в Западном Казахстане

Спектральный анализ динамики численности домового мыши в области (табл. 231) показал, что в структуре кривых многолетней динамики осенью в открытой местности в большой мере преобладают долгопериодные циклы, весной – более коротко-периодные. В домах в целом циклы более коротко-периодные, сезонные отличия не отмечены.

Наиболее существенные циклы, выявленные для кривых многолетней численности за осенний период в природных биотопах обычно длиннее, чем таковые в домах. Это прослеживается в большинстве районов работ (табл. 232).

Наиболее долгопериодные циклы в природных биотопах характерны для Приурального полупустынного, Приурального пустынного, северо-восточного песчаного районов, наиболее короткие встречаются на окраине песков и в оптимальном для вида Центральном полупустынном районе. В среднем вариабельность и протяжённость циклов в природных биотопах заметно выше, чем в антропогенных. В оптимальных участках, где численность выше, циклы более длительные. Эта закономерность характерна только для природных биотопов.

Таблица 231. Обобщённые результаты спектрального анализа многолетних рядов динамики численности домового мыши в области (длина периода в среднем; по пяти наиболее значимым гармоническим кривым)

Тип биотопа	сезон	период	n
открытые	весна	5.74	25
	осень	8.50	35
дома	весна	5.48	20
	осень	5.75	30

Таблица 232. Периодичность колебаний численности (длительность основных циклов) домовой мыши в природе и в населённых пунктах Западно-Казахстанской области

Регион	Природные биотопы			Населённые пункты		
	Частота	Период лет	Спектральная плотность	Частота	Период, лет	Спектральная плотность
Приуральный полупустынный	0.025	40	181.273	0.318	3.14	27.597
	0.050	20	144.324	0.364	2.75	26.257
	0.075	13.33	104.823	0.182	5.50	12.883
	0.100	10	94.745	0.455	2.20	12.003
	0.175	5.71	57.020	0.091	11.0	8.216
Урдинский	0.25	4.0	10.663	нд		
	0.292	3.43	9.764			
	0.083	12.0	8.588			
	0.125	8.0	8.862			
	0.500	2.0	8.580			
Калмыково, пойма р. Урал	0.208	4.8	7.953	0.042	24.0	66.176
	0.167	6.0	7.653	0.208	4.8	25.082
	0.042	24.0	6.829	0.25	4.0	24.497
	0.083	12.0	6.309	0.292	3.43	16.483
	0.417	2.4	5.567	0.5	2.0	9.992
Байгазы северо-восточная окраина Волго-Уральских песков	0.417	2.4	12.712	0.5	2.0	51.421
	0.5	2.0	12.708	0.417	2.4	45.488
	0.167	6.0	12.090	0.167	6.0	30.598
	0.333	3.0	12.005	0.25	4.0	26.786
	0.25	4.0	11.988	0.083	12.0	18.887
Северо-Восточная часть Волго-Уральских песков	0.042	24.0	66.979	0.091	11.0	29.41
	0.208	4.8	47.864	0.318	3.14	27.924
	0.167	6.0	39.148	0.136	7.33	27.076
	0.25	4.0	37.526	0.364	2.75	25.7
	0.375	2.667	28.718	0.455	2.2	21.526
Центральный полупустынный	0.375	2.667	99.301	0.318	3.14	18.225
	0.333	3.0	83.236	0.273	3.67	14.971
	0.417	2.4	66.021	0.364	2.75	14.955
	0.292	3.43	55.14	0.182	5.5	13.7
	0.125	8.0	39.205	0.227	4.4	13.452

1.7.2.5.3. Факторные воздействия на динамику численности

Для всех ЛЭР мы провели оценку факторных воздействий на численность домовой мыши с помощью методов непараметрической статистики, т.к. в большинстве случаев многолетние ряды численности отклоняются от нормального распределения. Нормальное распределение данных в рядах динамики численности по открытым биотопам отмечено

только для северо – восточного песчаного ЛЭР. В центральном полупустынном ЛЭР весной и осенью распределения близки к лог-нормальным, а в остальных районах – к различным вариантам γ – распределений. В населённых пунктах распределение данных в многолетних рядах численности почти всегда нормальное. Для случаев, когда распределения близки к нормальному, мы использовали также методы регрессионного анализа.

Динамику численности домового мыши мы изучали в природных биотопах и в населённых пунктах, отдельно за весну и осень. Сопоставление численности домового мыши и значений различных воздействующих факторов провели для открытых биотопов за 1950–1974 гг., а для населённых пунктов – за 1977–1989 гг.

Для природных биотопов были использованы данные по ЛЭР: Луго- степной- (стационар Уральск), Приуральный полупустынный (Чапаево), Урдинский, Северо-Восточный песчаный (Кзыл-Капкан). Для оценки численности домового мыши в поселениях человека были использованы участки: Приуральная пойма: между посёлками Чапаево и Калмыково; Зауральные территории в северной половине области; Волго-Уральский песчаный район. Для первого участка использовали погодные данные по пос. Чапаево, для второго – Джамбейта, третьего – Новая Казанка. Рассмотрим данные по отдельным территориям, а затем проведём сравнение.

1.7.2.5.3.1. Природные биотопы

Луго-степной ЛЭР

Трендов численности домового мыши в природных биотопах в данном ЛЭР ни для весенней, ни для осенней численности не выявлено.

Судя по данным непараметрической статистики (табл. 233), в этом ЛЭР не обнаружено факторов, значимо влияющих на многолетнюю динамику весенней численности домового мыши в год учета. Из факторов предыдущего года, как видно из табл. 232, на весеннюю численность влияют осадки февраля, температуры апреля и сентября, ГМА, а также уровень осенней численности вида. Домовой мыши весной бывает больше после года со снежным февралём, прохладным апрелем и тёплым сентябрём, с низкой ГМА и после года с высокой осенней численностью.

Численность домового мыши осенью, как видно из табл. 233, выше после лет со снежным февралем, влажным маем, прохладным апрелем, но тёплым сентябрём и низкой ГМА, а также после лет с высокой численностью вида весной в год предшествующий учёту. Численность домового мыши осенью выше в годы с холодным февралём, прохладным и влажным июнем, с высокой весенней и предшествующей осенней, численностью вида.

Приуральный полупустынный ЛЭР

Тренда весенней численности домового мыши в этом ЛЭР также не выявлено, а для осенней численности обнаружен тренд – постепенное нарастание численности в течение лет наблюдений (по Спирмену $r=0,277$, $p=0,0447$, $n=40$).

На уровень весенней численности в год учёта влияет, как видно из табл. 234, два фактора.

Зверьков бывает весной больше в годы с тёплыми условиями в марте и апреле. Из факторов предыдущего года значимо воздействует 5 факторов. Домовой мыши весной здесь бывает больше после лет с большим количеством осадков в январе, июне, июле и за год в целом, а также после лет с низкой ГМА, как и в луго-степном ЛЭР. Осенняя численность бывает выше после тёплого ноября, после лет с высокой ГМА и с высокой весенней численностью зверьков. Осенняя численность также выше в годы с сухим сентябрём.

Урдинский пустынный ЛЭР

В этом ЛЭР выявлен тренд весенней численности зверьков: весенняя численность постепенно возрастает (по Спирмену $r=0.519$, $p=0.0007$, $n=24$). Тренда осенней численности зверьков не обнаружено. Не выявлено также факторов, значимо воздействующих на динамику весенней численности домового мыши в год учёта. Материалы по факторным

Таблица 233. Факторы, воздействующие на многолетнюю динамику численности домовых мыши в природных биотопах луго-степного ЛЭР (непараметрические методы)

Фактор	По Кендаллу		По Спирмену		Число степеней свободы n
	г	р	г	р	
Весенняя численность					
Факторы предыдущего года					
Осадки февраля	0.145	0.0236	0.441	0.0181	20
Температура апреля	-0.226	0.0026	-0.590	0.0031	20
Температура сентября	0.179	0.136	0.502	0.128	20
ГМА	-0.138	0.0297	-0.395	0.0284	24
Осенняя численность ДМ	0.181	0.0065	0.465	0.0115	24
Осенняя численность					
Факторы предыдущего года					
Осадки февраля	0.145	0.0236	0.441	0.0161	24
Осадки мая	0.225	0.001	0.579	0.0018	24
Температура апреля	-0.226	0.0026	-0.599	0.0031	20
Температура сентября	0.179	0.0136	0.502	0.0128	20
ГМА	-0.138	0.0297	-0.395	0.0284	24
Численность ДМ осенью	0,145	0.0236	0.404	0.0257	24
Факторы года учета					
Осадки июня	0.143	0.0223	0.346	0.0451	25
Температура февраля	-0.155	0.0278	-0.405	0.0387	20
Температура июня	-0.148	0.0305	-0.429	0.0268	21
Численность ДМ осенью предыдущего года		0.0236	0.404	0.0257	24
Численность ДМ весной года учёта	0.227	0.0007	0.0590	0,00] 3	25

воздействиям показаны в табл. 235. Из этой таблицы видно, что на **весеннюю** численность домовых мыши в Урдинском ЛЭР значительно воздействуют 6 факторов предыдущего года. Зверьков весной здесь бывает больше после лет с влажным июнем, но сухим сентябрём, тёплыми ноябрём и декабрём, с заметными отклонениями уровня гравитации от 0 и с высокой осенней численностью вида.

Зверьков осенью бывает больше после лет с влажным июнем, тёплым ноябрём, значительными отклонениями уровня гравитации от среднего значения и низкой солнечной активностью. Зверьков осенью бывает больше также в годы, когда весенняя численность домовых мыши высока, а май тёплый.

Таблица 234. Факторы, воздействующие на многолетнюю динамику численности- домовой мыши в природных биотопах Приурального полупустынного ЛЭР (непараметрические методы). 1977–1998 гг.

Фактор	По Кендаллу		По Спирмену		Число степеней свободы n
	г	р	г	Р	
Весенняя численность					
Факторы предыдущего года					
Осадки января	0.163	0.0017	0.461	0.0017	39
Осадки июня	0.126	0.0118	0.375	0.0096	39
Осадки июля	0.143	0.0051	0.379	0.0089	39
Годовая сумма осадков	0.140	0.0059	0.411	0.0049	39
ГМА	-0.0999	0.0367	-0.279	0.0427	39
Факторы года учета					
Температура марта	0.1066	0.0279	0.314	0.058	39
Температура апреля	0.1127	0.0216	0.310	0.0276	39
Осенняя численность					
Факторы предыдущего года					
Осадки февраля	0.198	0.0001	0.575	0.00..	39
Осадки октября	0.101	0.0348	н	н	39
Температура ноября	0.128	0.0126	0.337	0.0210	37
Годовая сумма осадков	0.127	0.0114	0.369	0.0107..	39
ГМА	-0.104	0.0312	-0.317	0.0247	3.9
Весенняя. численность ДМ	0.233	0.00...	0.588	0.00...	39
Факторы года учёта					
Осадки октября	н	н	-0.268	0.0473	40

Центральный полупустынный ЛЭР

В этом ЛЭР, где средняя численность домовой мыши максимальна, и мы можем считать его оптимальным для домовой мыши среди всех территорий области, выявлены положительные тренды численности как для весенней, так и для осенней численности. Численность зверьков во все периоды в этом ЛЭР постепенно нарастает.

Весенняя численность. Факторов года учёта, воздействующих на уровень весенней численности, не выявлено. Среди факторов предыдущего года обнаружено 5 (табл. 236).

Весной домовых мышей бывает больше после лет с большим количеством осадков, особенно – за июнь и сентябрь, после тёплого ноября, а также после лет с высокой численностью домовой мыши осенью. По всей вероятности, названные погодные факторы способствуют формированию условий для высокого урожая семян и, через кормовой фактор влияют на численность зверьков. Существенны также благоприятные для мышей тёплые ноябри (условия критического периода), что способствует выживанию зверьков зимой.

Осенью домовых мышей бывает больше, если в предыдущем году осенью отмечается высокая численность мышей, обильные осадки в мае, июне и октябре, уровень Каспия

Таблица 235. Факторы, воздействующие на многолетнюю динамику численности домовый мыши в природных биотопах Урдинского ЛЭР (непараметрические методы)

Фактор	По Кендаллу		По Спирмену		Число степеней свободы n
	r	p	r	p	
Весенняя численность					
Факторы предыдущего-года					
Осадки июня	0.151	0.0456	0.443	0.0038	17
Осадки сентября	-0.191	0.0161	-0.504	0.0203	17
Температура ноября	0.272	0.0011	0.729	0.0007	17
Температура декабря	0.257	0.0019	0.698	0.0013	17
Уровень гравитации	н	н	0.605	0.0022	21
Численность домовый мыши осенью	0.176	0.0093	0.464	0.0134	23
Осенняя численность					
Факторы предыдущего года					
Осадки июня	н	н	0.410	0.0458	18
Температура ноября	0.170	0.0244	0.484	0.0218	18
Температура июня	-0.148	0.0305	-0.429	0.0268	21
Уровень гравитации	н	н	0.647	0.0007	22
СА	-0.127	0.0412	-0.370	0.0376	24
Факторы года-учёта					
Температура мая	0.143	0.0432	0.397	0.0462	19
Весенняя численность ДМ	0.188	0.0049	0.502	0.0067	24

особенно низок, а конец осени (ноябрь) и начало зимы (декабрь) были тёплые. Осенняя численность домовый мыши бывает выше также в годы, когда весной зверьков было много.

Итак, для домовый мыши в природных биотопах оптимального для зверьков Центрального полупустынного ЛЭР благоприятен низкий уровень Каспия (засушливые периоды многолетних циклов, скорее всего, продуцируемые снижением уровня грунтовых вод вследствие снижения уровня Каспия). В то же время, благоприятны осадки июня и сентября предыдущего года, когда закладывается урожай семенной продукции кормовых растений для домовый мыши и другие условия удачной зимовки; важна также высокая исходная численность.

Северо-восточный песчаный ЛЭР

Для численности домовый мыши в данном ЛЭР выявлен линейный положительный тренд осенней численности (т.е. численность постепенно нарастает). Он может быть описан уравнением линейной регрессии $y = 1.67 + 0.4543x$, где y – численность в год учёта, а x – порядковый номер года, начиная с 1950 г. Коэффициент детерминации R составил 0.523, $F=6.76$, $p=0$. Ряды многолетних изменений весенней численности домовый мыши отклоняются от нормального распределения. Однако использование методов




















Таблица 236. Факторы, воздействующие на многолетнюю динамику численности домовая мыши в природных биотопах Центрального полупустынного ЛЭР (непараметрические методы)

Фактор	По Кендаллу		По Спирмену		Число степеней свободы ν
	τ	ρ	τ	ρ	
Весенняя численность					
Факторы предыдущего года					
Осадки июня	0.255	0.0002	0.670	0.0002	25
Осадки сентября	0.136	0.0314	0.690	0.0301	25
Годовая сумма осадков	0.186	0.0065	0.501	0.008	24
Температура ноября	0.143	0.0313	0.398	0.0337	25
Численность домовая мыши осенью	0.221	0.0012	0.626	0.0007	25
Тренд весенней численности	0.213	0.0014	0.6277	0.0005	25
Осенняя численность					
Факторы предыдущего года					
Осадки-мая	-0.129	0.0391	-0.382	0.0339	25
Осадки июня	0.132	0.035	0.389	0,0305	25
Осадки октября	0.132	0.035	н	н	25
Температура ноября	0.134	0.0402	0.389	0.0371	23
Температура декабря	0.132	0.0427	0.357	0.0512	23
Уровень Каспия	н	н	0.365	0.0399	15
Численность ДМ осенью предыдущего года	0.192	0.0042	0.549	0.0031	25
Факторы года учёта					
Весенняя численность ДМ	0.23	0.0006	0.619	0.0006	26
Тренд осенней численности	0.303	0	0.794	0	26

непараметрической статистики для абиотических факторов не выявило значимых воздействий на **весеннюю** численность. Обнаружена только зависимость весенней численности от численности осенью предыдущего года. Чем больше было зверьков осенью, тем их будет больше и весной следующего года ($\tau=0.156$, $p=0,0211$, $n=22$ по Кендаллу; $\tau=0.487$, $p=0.0114$, $n=22$ по Спирмену). Уровень осенней численности домовая мыши зависит от двух факторов предыдущего и одного – данного года

Зверьков осенью бывает больше после лет с прохладным и дождливым июнем (по Спирмену $\tau = -0.4692$, $p=0.0166$ при 21 ст. свободы, а также в год с высокой весенней численностью домовая мыши (по Кендаллу $\tau = 0.456$ $p=0.0211$ при 22 ст. св. ободы. Поскольку осенние данные по многолетней динамике численности домовая мыши в природных биотопах этого ЛЭР распределены нормально, мы провели более детальное изучение факторных воздействий методами регрессионного анализа (табл. 237).

Таблица 237. Факторы, воздействующие на осеннюю численность домовый мыши (y) в открытых биотопах Северо-Восточного песчаного ЛЭР (1950–1974 гг., параметрические методы)

Фактор, x	Уравнение	Форма связи	R	F	p
Факторы предыдущего года					
Температура июня	$y = e^{32.75 * x^{-9.991}}$		0.494	5.48	0.0001
То же июля	$y = 2.674 - 0.8133x$		0.151	2.41	0.0268
То же октября	$y = 1/(1.047x - 6.307)$		0.282	6.67	0
То же декабря	$y = 3.987 - 12.04x$		0.227	4.91	0.0002
То же лета	$y = 468.5 - 1.17x + 0.07964x^2$		0.337	4.06	0.00367
Осадки марта	$y = e^{-0.4991 * x^{-0.7533}}$		0.142	2.82	0.0113
То же апреля	$y = 4.912 + 11.02/x$		0.305	7.46	0
То же июня	$y = 1/(9.933/x - 0.6038)$		0.904	207.2	0
То же августа	$y = e^{2.243 - 0.03134x}$		0.166	3.39	0.0037
То же октября	$y = 1/(0.1259 - 0.07877/x)$		0.257	3.46	0.0062
То же ноября	$y = 1/(0.3357 + 4.558/x)$		0.384	10.58	0
То же декабря	$y = 1/(16.11/x - 0.5213)$		0.304	7.44	0
То же зимы	$y = 1/(21.77/x - 0.7897)$		0.261	5.99	0
Годовая сумма осадков	$y = 150.6 + 2.563x - 0.01321x^2 + 0.00002173x^3$		0.516	5.34	0.0106
СА (числа Вольфа)	$y = 1/(217.4/x + 0.3137/x)$		0.245	5.51	0.0004
Численность домовый мыши осенью предыдущего года	$y = e^{1.726 - 0.2184/x}$		0.237	5.27	0.0001
Факторы года учёта					
Осадки января	$y = 4.744 + 16.1/x$		0.111	2.25	0.0349
То же марта	$y = 1/(28.67/x - 1.657)$		0.556	22.54	0
То же июня	$y = 1/(5.672/x + 0.1597)$		0.304	7.86	0

Выявлено, что с 1950 по 1974 гг. наблюдался постепенный рост осенней численности зверьков. Численность домового мыши бывает выше после прохладного лета (сниженные температуры в июне и июле), прохладного октября, но тёплого декабря предыдущего года.

Для домового мыши также благоприятны влажные март и июнь, но сухие апрель и август, влажные конец осени и начало зимы (с октября по декабрь) и за осень, значительная годовая сумма осадков за предыдущий год в целом, высокая СА и высокая осенняя численность домового мыши в предыдущем году. В год учёта для домового мыши благоприятно малоснежье в январе, обильные осадки в марте и июне. Особенно существенны осадки марта.

Таким образом, домового мыши осенью будет много после года с прохладным летом, влажной осенью и в целом после влажного года с высокой численностью вида осенью, с высокой СА, в год, когда снега в январе мало, а дождей в марте и июне много. По-видимому, хорошее состояние кормовой базы зверьков складывается в годы, следующие за прохладным, богатым осадками летом и влажной осенью. Высокой численности зверьков осенью способствуют также обильные дожди весной и в июне в год учёта, как и высокая численность домового мыши осенью предыдущего года.

На основании данных за 20 лет удалось составить уравнение множественной регрессии, которое описывает основные факторы, воздействующие на многолетнюю динамику осенней численности домового мыши в природных биотопах Северо-Восточного песчаного ЛЭР, а также позволяет прогнозировать её численность:

$$y = -105.242 + 1.65483x_1 - 0.00825x_1^2 + 0.000013x_1^3 + 1.293947x_2 - 0.06664x_2^2 + 0.000938x_2^3,$$

где y – число домовых мышей на 100 лс осенью, x_1 – годовая сумма осадков в предыдущем году, а x_2 – осадки ноября предыдущего года. Коэффициент множественной регрессии уравнения равен 0.891; уравнение объясняет 79.37% дисперсии; остаточная дисперсия составляет 65.706 при числе лет наблюдений 20. Все коэффициенты уравнения достоверны при $p < 0.03$. Таким образом, основным фактором, влияющим на динамику численности домового мыши в данном ЛЭР, оказалась годовая сумма осадков в предыдущем году. Этот фактор в целом описывает 51,6% дисперсии.

1.7.2.5.3.2. Сравнение факторов, воздействующих на динамику численности домового мыши в природных биотопах различных частей области

Весенняя численность

Судя по результатам использования непараметрических методов анализа, тренды численности выявлены только в Центральном полупустынном и Урдинском песчаном ЛЭР. В течение периода наблюдений численность домового мыши весной в открытых биотопах этих ЛЭР постепенно увеличивалась, а в остальных частях области не изменялась.

Воздействие предшествующей численности (осенью предыдущего года) выявлено для луго-степного, Урдинского песчаного, Центрального полупустынного и Северо-Восточного песчаного ЛЭР (т.е. везде, кроме Приурального полупустынного ЛЭР). Во всех случаях связь положительная – чем больше было мышей предыдущей осенью, тем больше их будет следующей весной.

Условия зимы значимо воздействуют на численность на севере области: в Луго-степном и Приуральном полупустынном ЛЭР. В обоих случаях благоприятно многоснежье. Условия весны года учёта существенны также только для луго-степного и Приурального полупустынного ЛЭР. В обоих случаях значимо влияет температура апреля, но на севере благоприятен более холодный, а в Приуральном полупустынном ЛЭР – более тёплый апрель. Условия предыдущего лета существенны для Приурального полупустынного ЛЭР (осадки июня и июля), Урдинского песчаного и Центрального полупустынного ЛЭР (осадки июня). Во всех случаях благоприятны обильные осадки. От условий предшествующей **осени** зависит весенняя численность домового мыши в луго-степном (благоприятен тёплый ноябрь), Центральном полупустынном и в Урдинском песчаном ЛЭР (в обоих случаях благоприятен увлажнённый сентябрь). Годовая сумма осадков в предыдущем году

значимо воздействует на уровень весенней численности домового мыши в Приуральном и Центральном полупустынных ЛЭР (в обоих случаях благоприятна повышенная увлажнённость предыдущего года). Низкая ГМА значимо благоприятна только для луго-степного и Приурального полупустынного ЛЭР. Для Урдинского песчаного ЛЭР значимо воздействие колебаний уровня гравитации.

Итак, для Западно-Казахстанской области в открытых биотопах численность домовой мыши весной в целом за период наблюдений как в оптимальном для вида участке (Центральный полупустынный ЛЭР), так и в пессимальном (Урдинский песчаный ЛЭР) постепенно нарастает. Предшествующая численность во всех случаях достоверных воздействий сказывается положительно: чем была выше численность предыдущей осенью, тем она окажется выше и весной. в год учёта. Северная часть области (Луго-степной и основная часть Приурального полупустынного ЛЭР) отличается от остальной части по факторам, наиболее существенно воздействующим на весеннюю численность: для севера благоприятно многоснежье в предшествующую зиму, прохладные условия весны и тёплый ноябрь в предыдущем году, а также низкая ГМА, несущественная для остальной части области. Для центра и юга области (Центральный полупустынный, частично Приуральный полупустынный ЛЭР) важны тёплая весна, влажное лето, увеличенные годовые осадки в предыдущем году. В Урдинском песчаном ЛЭР для весенней численности значимо благоприятны сухой сентябрь и значительные отклонения от нуля показателей гравитации. В Северо-Восточном песчаном районе методы непараметрической статистики не показали заметного воздействия внешних факторов на весеннюю динамику численности домовой мыши. В целом для северной части области методы непараметрической статистики выявили большее число регулирующих факторов, чем для центральной или, особенно, южной.

Осенняя численность

В большинстве исследованных ЛЭР отмечен положительный тренд осенней численности домовой мыши за период наблюдений. Не выявлен он в Урдинском песчаном районе. Уровень предшествующей численности (весенней в год учёта) домовой мыши везде положительно влияет на уровень осенней численности. Кроме того, в Луго-степном ЛЭР и Центральном- полупустынном ЛЭР на осеннюю численность значимо и положительно воздействует также уровень численности осенью предыдущего года. Условия предшествующей зимы слабо влияют на осеннюю численность домовой мыши, кроме Центрального полупустынного ЛЭР, где тёплый декабрь предыдущего года благоприятно сказывается на осенней численности, и луго-степного ЛЭР, где многоснежный февраль предыдущего года благоприятно сказывается на осенней численности, а холодный февраль в год учёта – неблагоприятно. Условия весны более важны. На осеннюю численность благоприятно влияет влажный май в Луго-степном и Центральном полупустынном ЛЭР. Для Луго-степного ЛЭР важен также тёплый апрель предыдущего года, В Урдинском песчаном ЛЭР для осенней численности существенны высокие температуры в мае года учёта. Условия лета значимо влияют на осеннюю численность в трёх ЛЭР: Луго-степном (благоприятен прохладный июнь года учёта), Центральном полупустынном и Урдинском песчаном (благоприятен влажный июнь). Условия осени существенны для большинства районов. Тёплый конец осени предыдущего года (ноябрь) существенно благоприятно воздействует на осенний уровень численности в Луго-степном, Приуральном и Центральном полупустынных ЛЭР, в Урдинском песчаном ЛЭР. Обильные осадки в октябре предыдущего года благоприятны для осенней численности домовой мыши в Центральном и Приуральном полупустынном ЛЭР.

1.7.2.5.3.3. Населённые пункты

Статистический тип распределения в рядах многолетней динамики численности домовой мыши в домах не отличается от нормального, поэтому при изучении факторов, воз-

действующих на динамику численности домового мыши здесь мы используем методы как непараметрической, так и параметрической статистики. Трендов численности домового мыши в населённых пунктах области не выявлено. Бытует мнение, что в населённых пунктах домовые мыши находят оптимальные условия для существования и потому не зависят от колебаний внешних условий, обеспечивающих прокормление и физическое выживание зверьков, обитающих в природных биотопах. Наши материалы показывают, что это не вполне верно; численность домового мыши в домах колеблется значительно меньше, чем в природных биотопах но тем не менее, колебания существуют и во многом определяются изменениями как внешних, так и внутривидовых факторов.

Чапаевская пойма

В табл. 238 показаны факторы, достоверно влияющие на численность зверька в данном участке.

Весною численность домового мыши в посёлках выше после лет с малым количеством осадков в январе и октябре предыдущего года и после лет с влажным ноябрём, а также

Таблица 238. Факторы, воздействующие на уровень численности домового мыши в населённых пунктах Чапаевской поймы (непараметрические методы, 1971–1998 гг.)

Сезон	Фактор	По Кендаллу		По Спирмсну		V
		r	p	r	P	
Весна	Факторы предыдущего года					
	Осадки января	-0.176	0.0399	-0.495	0.0368	14
	То же октября	-0.192	0.0276	-0.5495	0.0221	14
	То же ноября	н	н	0.468	0.0461	14
	Температура февраля	н	н	0.464	0.0477	14
	То же марта	0.170	0.0448	н	н	14
	СА, числа Вольфа	0.140	0.0465	н	н	19
	Уровень Каспия	0.244	0.0245	0.567	0.0449	10
	Гравитация, G	0.178	0.0103	0.525	0.0066	22
	Факторы года учёта					
Осадки апреля	0.205	0.0254	0.555	0.0257	13	
Осень	Факторы предыдущего года					
	Осадки апреля	0.205	0.0254	0.555	0.0257	
	Температура января.	-0.180	0.0437– 0.484	- 0.484	0,0475	13
	Осадки июля	0.181	0.0354	0.479	0.042	14
	Уровень Каспия	0.356	0.021	0 882	0:0011	10
	Факторы года учёта года					
	Осадки января	-0.173	0.0497	-0.522	0.0346	13
	Температура февраля	0.231	0.014	0.582	0.0198	13
Численность ДМ весной в посёлках поймы	0.199	0.0293	0.512	0.0375	40	

после лет с тёплым февралём и мартом, высоким уровнем СА, значительным отклонением уровня гравитации от нуля и с наиболее низким уровнем Каспия. Домовой мыши в домах бывает больше, если в год учёта весна (апрель) бывает влажной.

Осенью зверьков в домах бывает больше после лет с суровым январём, влажным апрелем, высоким уровнем Каспия, а также в годы, когда весной в природных биотопах поймы было относительно много домовых мышей, а также наблюдался малоснежный январь и тёплый февраль.

Таким образом, в населенных пунктах практически такое же, как и в природе, число факторов значимо воздействует на динамику весенней численности домовой мыши. Судя по данным непараметрической статистики, значимое воздействие на численность домовой мыши в посёлках и природе оказывают различные факторы.

Зависимость численности домовых мышей в пойме реки Урал между посёлками Чапаево и Калмыково (Чапаевская пойма) от различных факторов (параметрические методы)

Судя по табл. 239, своеобразие колебаний численности домовой мыши в посёлках правобережной поймы, в отличие от природных биотопов состоит в том, что численность зверьков не имеет тренда и авторегрессии, а численность зависит от предшествующего уровня только от осени до следующей весны, но не от весны до осени. Это говорит о том, что, вероятно, приток зверьков осенью из природных биотопов больше, чем поголовье, производимое зверьками-резидентами.

Численность домовой мыши весной в посёлках снижается после зим с предшествующей высокой осенней численностью, т.е., по-видимому, уровень осенней численности отрицательно (регулирующе) влияет на зимнее выживание мышей, и к весне их становится меньше, чем после лет с низкой осенней численностью.

Зверьков весной в посёлках бывает больше после зим с малоснежным декабрём, когда температуры февраля и марта повышены, температура января отклоняется от средних значений, а октябрь холодный. Больше бывает мышей в домах чапаевской поймы также после лет с высокой СА и значительными отклонениями гравитации от нулевой отметки. В год учёта благоприятны сухой февраль, тёплый март и влажный апрель.

Для высокой осенней численности домовых мышей в этом участке из факторов предыдущего года благоприятны сухая зима (февраль), но влажные весна (март, апрель) и конец лета (август), сухой октябрь и богатый осадками ноябрь, в целом влажные предшествующие годы. Благоприятны также относительно холодные условия зимы (январь), весны (апрель) и начала осени (сентябрь), а также высокая СА и минимальный уровень Каспия в предыдущем году. В год учёта численность домовой мыши осенью бывает выше после малоснежной зимы (январь), но влажной и тёплой весны (март).

Мы составили уравнения множественной регрессии, описывающие динамику численности домовой мыши в населённых пунктах чапаевской поймы весной и осенью. Уравнение осенней численности пригодно для прогнозирования.
















Для статистического описания колебаний уровня весенней численности было использовано 4 фактора: x_1 – осадки февраля в год учёта; x_2 – температура марта в год учёта; x_3 – осадки декабря предыдущего года; x_4 – температура октября предыдущего года. Уравнение основано на данных за 12 лет и имеет вид:

$$y = 15.6467 + 0.594183x_1 - 0.02337x_2^2 + 0.000371x_1^3 - 0.9854x_2 + 0.080459x_1 * x_2 - 0.00124x_3^2 - 1.06332x_4$$

где y – численность домовой мыши в населённых пунктах чапаевской поймы весной. Коэффициент множественной корреляции составляет 0.981. Уравнение описывает 96.16% дисперсии. Все коэффициенты уравнения достоверны при $p < 0.02$. Степень совпадения реальных и расчётных показателей см. рис. 191.

Аналогичное уравнение для численности домовой мыши в населённых пунктах чапаевской поймы осенью также использует 4 фактора: x_1 – осадки марта в год учёта; x_2 – осадки















Таблица. 239. Зависимость численности домового мыши в посёлках Чапаевской поймы (у) от различных факторов (погодные факторы взяты по материалам ГМС Чапаево). 1977–1989 гг.

Сезон	Фактор, x	Уравнение	Форма связи	R	F	p
Весна	Факторы предыдущего года					
	Осадки января	$y=11.19-0.05629x$		0.215	2.74	0.0199
	То же февраля	$y=1/(0.1109 + 0.000000006154/x)$		0.192	2.38	0.0373
	То же мая	$y= e^{2.237-0.0000004795/x}$		0.193	2.39	0.0362
	То же октября	$y= 7.672 + 30.51/x$		0.212	2.69	0.0218
	То же ноября	$y= 7.463 + 0.0571x$		0.208	2.62	0.0244
	То же декабря	$y= 1/(0.09345 + 0.578/x)$		0.370	5.86	0.0003
	Температура февраля	$y= 12.51 + 0.2676x$		0.189	2.33	0.04
	То же марта	$y= 1/(0.088519-0.05211x)$		0.212	2.68	0.022
	То же июня	$y=1138-147.8x + 6.38x^2-0.09086x^3$		0.640	5.321	0.022
	То же октября	$y= 1/(0.1259-0.07877/x)$		0.257	3.46	0.0062
	СА (числа Вольфа)	$y= 8.056 + 0.0131x$		0.139	2.41	0.0275
	Гравитация G	$y= 1/(0.1517-0.0006194x)$		0.34	9.26	0
	Численность домовой мыши осенью предыдущего года	$y=184.5-65.39x + 8.549x^2-0.46516x^3 + 0.008972x^4$		0.689	8.32	0.0012
	Факторы года учёта					
Осадки февраля	$y= e^{2.44-0.01101x}$		0.441	7.11	0.0001	
То же апреля	$y=1/(0.1108 + 0.000000007758/x)$		0.310	4.04	0.0032	
Температура марта	$y= 1/(0.1301 + 0.07635/x)$		0.361	5.09	0.0009	

апреля предыдущего года; x_3 – температура в апреле предыдущего года; x_4 – температура сентября предыдущего года. Уравнение основано на данных за 13 лет и имеет вид:

$$y=331.4626 + 0.381001x_1 - 0.00984x_1^2 - 0.05333x_2 - 0.32304x_3 + 1.322859x_3^2 - 41.2525x_4$$

где y – численность домовой мыши в населённых пунктах чапаевской поймы осенью. Коэффициент множественной корреляции составляет 0.974. Уравнение описывает 94.8% имеющейся дисперсии. Все коэффициенты уравнения достоверны при $p < 0.03$. Степень совпадения реальных и расчётных показателей имеет тот же порядок, что и уравнение для весны (рис. 192).

Сезон	Фактор, x	Уравнение	Форма связи	R	F	p
осень	Факторы предыдущего года					
	Осадки февраля	$y=1/(0.08686 + 0.0008984x)$		0.369	5.86	0.0003
	То же марта	$y=1/(9.383 + 0.0000006496/x)$		0.537	11.61	0
	То же апреля	$y=1/(0.1021 + 0.000000006736/x)$		0.487	9.5	0
	То же августа	$y=9.282 + 0.1988x - 0.01484x^2 + 0.02394x^3$		0.616	4.8	0.0289
осень	То же октября	$y= e^{2.828*x} * x^{-0.1822}$		0.241	3.17	0.098
	То же ноября	$y= 1/(0.08502 + 0.5404/x)$		0.269	3.67	0.0045
	Температура января	$y=6.409-0.3654x$		0.217	2.50	0.0325
	То же апреля	$y=9.282 + 0.1988x - 0.01484x^2 + 0.02394x^3$				
	То же сентября	$y=24-30.46x + 0.9937x^2$		0.692	11.22	0.0031
	СА (числа Вольфа)	$y= 1/(0.08832 + 0.8085/x)$		0.361	8.48	0
	Уровень Каспия	$y= -1718 + 121.1x - 2.122x^2$		0.808	12.65	0.0077
	Факторы года учёта					
	Осадки января	$y= 1/(0.08802 + 0.007017/x)$		0.248	2.96	0.0154
	То же марта	$y=7.214 + 0.6298x - 0.03674x^2 + 0.0005905x^3$		0.818	11.95	0.003
	Температура марта	$y= 1/(0.0885-0.04328x)$		0.261	3.17	0.011

Северо-Восточный песчаный район

Статистические ряды распределения данных по численности домового мыши (ДМ) в населённых пунктах данного района соответствуют нормальному распределению, поэтому для весенних и осенних показателей можно использовать не только непараметрические, но и параметрические методы статистики. Приведение нами в данном случае результатов методов непараметрической статистики диктуется необходимостью сравнения данных со случаями, когда распределения рядов численности не соответствуют нормальному. К сожалению, сравнение хода динамики численности в этом районе для природных биотопов и посёлков не вполне корректно из-за несовпадения лет учёта (в природных биотопах – 1950–1974, в населённых пунктах – 1977–1989), доступных для расчёта.

Непараметрические методы



Рис. 191. Соотношение реальных (сплошная линия) и расчётных (пунктир) показателей численности домовый мыши в населённых пунктах Приурального полупустынного экологического района (стац. Чапаево) весной.



Рис. 192. Соотношение реальных и расчётных показателей численности домовый мыши в населённых пунктах Приурального полупустынного экологического района осенью. Обозначения см. рис. 191.

Результаты анализа факторов, влияющих на численность домовый мыши в поселениях человека приведены в табл. 240. Из неё видно, что мышей в домах весной бывает больше после лет с холодной предшествующей зимой, сухим июнем, прохладным июлем, сырым сентябрём и в целом влажной осенью, после лет с высокой численностью домовых мышей весной. Согласно непараметрическим методам, на весеннюю численность в населённых пунктах факторы года учёта не оказывают значимого воздействия. На осеннюю численность домовый мыши в этом районе влияют, в соответствии с данными непараметрической статистики, как факторы предыдущего, так и факторы года учёта. Мышей в посёлках данного ЛЭР бывает больше после лет с прохладным апрелем и в целом прохладной весной, сырым апрелем и сентябрём, в целом после лет с сырой осенью. Также мышей в населённых пунктах в домах этого ЛЭР бывает осенью больше в годы с малоснежным январём и дождливым мартом.

Таблица 240. Факторы, воздействующие на уровень численности домового мыши в населённых пунктах Северо-Восточного песчаного ЛЭР (непараметрические методы). 1977–1989 гг.

Сезон Осень	Фактор	По Кендаллу		По Спирмснсу		V
		г	р	г	Р	
Весна	Факторы предыдущего года					
	Температура июля	-0.212	0.022	-0.569	0.0226	21
	То же зимы	-0.186	0.038	н	н	21
	Осадки июня	н	н	-0.510	0.038	21
	То же сентября	0.205	0.032	0.687	0.0238	21
	То же осени	н	н	0.509	0.046	21
	Численность ДМ весной в посёлках	0.140	0.0465	н	н	21
Осень	Факторы предыдущего года					
	Осадки апреля	0.192	0.0336	0.517	0.0362	21
	То же ноября	0.186	0.0384	0.504	0.0402	21
	То же осени	0.212	0.0274	0.532	0.0386	20
	Температура апреля	-0.289	0.003	-0.665	0.0079	21
	То же весны	-0.180	0.0437–0.484	-0.484	0,0479	21
	Факторы года учёта					
	Осадки января	-0.224	0.0163	-0.675	0.007	22
То же марта	0.205	0.0254	н	н	22	

Параметрические методы

Весенняя численность. Из табл. 241 видно, что весной домовых мышей в домах изучаемого ЛЭР бывает больше после лет с тёплым январём, но прохладными условиями весной (март), лета (июль), осени (октябрь), а также в целом после лет с прохладной весной, летом и осенью, а также года в целом, после лет с увеличенной суммой осадков в мае и сентябре, со сниженной численностью мышей весной (предыдущего года). В год учёта благоприятны условия влажной весны со средне-низкой или высокой температурой (март).













На основе данных табл. 240 было составлено уравнение множественной регрессии, описывающее систему основных факторов, воздействующих на динамику весенней численности домового мыши в населённых пунктах данного ЛЭР. Уравнение включает 3 фактора: x_1 – температура марта в год учёта; x_2 – осадки в сентябре предыдущего года; x_3 – численность домового мыши весной предыдущего года. Уравнение основано на данных за 13 лет и имеет вид:

$$y = 12.39304 - 1.07653x_1 + 0.646364x_2 - 0.02647x_2^2 - 3.0547x_3 + 0.185813x_3^2,$$

где y – численность домового мыши в населённых пунктах Северо-Восточного песчаного ЛЭР весной. Коэффициент множественной корреляции составляет 0.9547. Уравнение описывает 91.54% дисперсии. Все коэффициенты уравнения достоверны при $p < 0.005$.

Осенняя численность. Судя по табл. 242, высокой численности домового мыши в домах Северо-Восточного песчаного ЛЭР благоприятствует прохладный год, предшествующий учёту, с тёплой весной, хорошим увлажнением в апреле, но сухим июнем, а также влажны-

Таблица 241. Зависимость весенней численности домового мыши в посёлках Северо-Восточного песчаного ЛЭР (y) от различных факторов (погодные факторы взяты по материалам ГМС Новая Казанка), 1977–1989 гг. Параметрические методы

Фактор, x	Уравнение	Форма связи	R	F	p
Факторы предыдущего года					
Температура января	$y = 1/(0.08998 - 0.00802x)$		0.206	2.33	0.0431
Температура марта	$y = -7.96 - 0.1632x - 0.3923x^2 - 0.04736x^3$		0.807	11.16	0.0036
То же июля	$y = -9.335 + 403.9/x$		0.299	3.85	0.004
То же октября	$y = 6.271 + 1.603/x$		0.229	2.67	0.0245
Среднегодовая месячная температура	$y = 55.6/x - 0.5997$		0.29	3.27	0.0112
Осадки мая	$y = 1/(0.1228 + 0.2944/x)$		0.302	3.89	0.0039
То же сентября	$y = 7.355 - 0.3171x + 0.01406x^2$		0.533	4.56	0.0473
Температура весны	$y = 1/(0.008697x - 0.04221)$		0.435	6.94	0.0001
То же осени	$y = 1.912 + 106.5/x$		0.287	3.22	0.012
Численность домового мыши весной предыдущего года	$y = 1/(0.03945 + 0.0194x)$		0.341	3.66	0.0065
Факторы года учёта					
Температура марта	$y = 3.594 + 0.1561x + 0.5561x^2 + 0.06067x^3$		0.652	4.99	0.0307
Осадки марта	$y = 1/(0.1423 + 0.00000001619/x)$		0.608	13.984	0

ми сентябрём, ноябрём и осенью в целом. В год учёта благоприятны малоснежная и тёплая зима, влажные март и июнь.

На основе данных табл. 242 по 13-летним наблюдениям (полные данные за 1977–1993 гг.) удалось составить уравнение регрессии, описывающее основные факторные воздействия на динамику численности домового мыши в данном ЛЭР осенью. При этом использовано 5 факторов по осадкам: x_1 – в январе в год учёта; x_2 – в июне года учёта; x_3 – в ноябре предыдущего года; x_4 – за осень предыдущего года, x_5 – в апреле предыдущего года. Уравнение имеет вид:

$y = 5.908432 - 0.07837x_1 - 0.474x_2 - 0.474x_3 + 0.01308x_3^2 + 0.52512x_4 - 0.00601x_4^2 + 0.106481x_5$, где y – численность домового мыши в населённых пунктах Северо-Восточного песчаного ЛЭР осенью. Коэффициент множественной корреляции составляет 0.9939. Уравнение описывает 98.78% имеющейся дисперсии. Все коэффициенты уравнения достоверны при $p < 0.006$. Предсказанные и реальные значения численности практически совпадают, не отклоняясь более чем на 0.4% попадания.

Таблица 242. Зависимость осенней численности домового мыши в посёлках Северо-Восточного песчаного ЛЭР (у) от различных факторов (погодные факторы взяты по материалам ГМС Новая Казанка), 1977–1989 г. Параметрические методы

Фактор, x	Уравнение	Форма связи	R	F	p
Факторы предыдущего года					
Температура апреля	$y = -242.9 + 177.6x - 44.76x^2 + 5.24x^3 + 0.2903x^4 + 0.006149x^5$		0.797	4.7	0.0436
То же сентября	$y = 317.1/x - 10.63$		0.264	3.22	0.0102
То же весны	$y = 1.607 + 169.7/x$		0.460	7.68	0.0001
Годовая сумма температур	$y = 78.13/x - 1.144$		0.361	4.52	0.022
Осадки апреля	$y = 6.082 + 0.1613x$		0.387	5.68	0.0005
То же июня	$y = 1/(0.1154 + 0.000000006005/x)$		0.222	2.57	0.0289
То же сентября	$y = 6.628 + 0.162x$		0.277	3.06	0.0151
То же ноября	$y = 11.12 - 0.7055x + 0.03333x^2 - 0.0003332x^3$		0.651	4.98	0.0309
То же осени	$y = 11.96 + 0.2669x - 0.003712x^2$		0.593	5.82	0.0273
Факторы года учёта					
Осадки января	$y = 1/(0.07002 + 0.0033x)$		0.441	7.1	0.0001
То же марта	$y = 1/(0.03945 + 0.01941x)$		0.341	3.66	0.0065
То же июня	$y = 3.594 + 0.1561x + 0.5561x^2 - 0.06067x^3$		0.652	4.99	0.0307
Температура марта	$y = 1/(0.1423 + 0.00000001619/x)$		0.608	13.98	0

Таким образом, факторы, влияющие на осеннюю численность домового мыши в природных биотопах и населённых пунктах севера Волго-Уральских песков могут быть описаны с помощью только факторов увлажнения. В природе это сумма осадков за предыдущий год и сумма осадков за ноябрь предыдущего года, в посёлках – 4 фактора – осадки за ноябрь и осень в целом в предыдущем году, за январь и июнь года учёта.

Степное Зауралье

Расчёт показателей авторегрессии показал, что весенняя численность в этом регионе зависит от того же показателя три года назад: $r = -0.662$ при критическом значении 0.621 (численность будет тем выше, чем ниже она была три года назад). Остальные показатели авторегрессии недостоверны. Поскольку распределения рядов многолетней динамики численности домового мыши в населённых пунктах региона не отклоняются от нормального, мы использовали оба способа определения факторных воздействий – непараметрический и параметрический.

Таблица 243. Факторы, воздействующие на колебания численности домового мыши в населённых пунктах Степного Зауралья (непараметрические методы, 1977–1989 гг.)

Сезон	Фактор	По Кендаллу		По Спирмсну		V
		г	р	г	Р	
Весна	Факторы предыдущего года					
	Температура августа	н	н	-0.463	0.0482	14
	Осадки апреля	-0.187	0.0313	-0.509	0.0324	14
	То же августа	0.176	0.0399	0.482	0.0409	14
	То же октября	0.187	0.0313	0.556	0.0207	14
	СА, числа Вольфа	-0.218	0.019	-0.500	0.0416	13
	ГМА, Ар	0.273	0.0067	0.762	0.03	12
	Факторы года учёта					
	Температура марта	0.18	0.0437	н	н	13
Температура весны	0.192	0.034	0.465	0.0435	13	
Осень	Факторы предыдущего года					
	Температура февраля	-0.20	0.0243	-0.502	0.0344	14
	То же марта	0.180	0.04	-0.485	0.0401	14
	Факторы года учёта					
	Осадки марта	н	н	-0.481	0.0485	13
	Весенняя численность в домах	0.209	0.0187	0.568	0.0183	14

Непараметрические методы

Данные непараметрической статистики показаны в табл. 243; они говорят о том, что весенняя численность зависит от температуры марта в год учёта и она бывает тем выше, чем теплее был март. Численность домового мыши, по этим данным, не зависит от уровня численности предыдущей осенью. В дальнейшем будет показано, что более точные методы параметрической статистики указывают на то, что подобная связь всё же существует. Из факторов предыдущего года на уровень весенней численности влияют температуры августа, осадки апреля, августа и октября, а также значения солнечной и геомагнитной активностей. В населённых пунктах степного Зауралья домовых мышей весной бывает больше после лет с сухой весной, влажными концом лета и осенью, низкой солнечной и высокой ГМА, в годы с тёплым мартом.

Осенняя численность значимо, даже при использовании непараметрических методов, зависит от исходного (весеннего) уровня численности зверька, а также от осадков в марте года учёта.

Среди факторов предыдущего года на осенний уровень численности домового мыши в посёлках Степного Зауралья значимо влияют температуры февраля и марта: мышей бывает больше после лет с сухими февралём и мартом и в годы, когда мышей было много весной в год учёта, а март был влажным.

Параметрические методы

Результаты анализа представлены в табл. 244.

Таблица 244. Зависимость численности домовый мыши в посёлках Степного Зауралья (у) от различных факторов (погодные факторы взяты по материалам ГМС Джамбейта, 1977–1989 гг.)

Сезон	Фактор	Уравнение	Форма связи	R	F	p
Весна	Факторы предыдущего года					
	Температура октября	$y=10-0.2092x$		0.192	2.35	0.0386
	Осадки мая	$y= 0.1114 + 0.000000003352/x)$		0.319	4.68	0.0011
	То же августа	$y= e^{2.025 * x} * x^{0.06314}$		0.207	20.61	0.0251
	То же сентября	$y= 1/(0.1099 + 0.02909/x)$		0.221	2.83	0.017
	Факторы года учёта					
	Температура февраля	$y= 10.93 + 0.1505x$		0.266	3.26	0.0097
	То же марта	$y= 1/(0.09877-0.002321x)$		0.236	2.78	0.0207
осень	Факторы предыдущего года					
	Температура февраля	$y= 7.723-0.201x$		0.186	2.29	0.0434
	Весенняя численность в предыдущем году	$y= 17.43-0.8083x$		0.251	3.01	0.0143
	Гравитация без знака	$y= 12.16-0.02484x$		0.194	2.41	0.035
	Факторы года учёта					
	Осадки марта	$y= 9.389 + 0.074954x$		0.272	3.36	0.0083
	То же апреля	$y= 1/(0.08844-0.1245/x)$		0.577	12.29	0

Из таблицы видно, что весенняя численность домовых мышей в населённых пунктах региона достоверно зависит от 4-х факторов предыдущего и двух – года учёта. Домовых мышей в этих условиях бывает больше после лет с холодным октябрём, влажными маем, августом, сентябрём, в годы с тёплыми февралём и мартом. Для осенней численности существенны 4 фактора предыдущего и 2 фактора года учёта. Домовых мышей в посёлках Степного Зауралья осенью бывает больше после лет с холодным февралём, когда отклонения от среднего значения уровня гравитации минимальны, а весенняя численность низка, в годы с влажными мартом и апрелем.

Уравнение множественной регрессии, описывающее основные факторные воздействия на колебания весенней численности домовый мыши в населённых пунктах Степного Зауралья включает 6 факторов: x_1 – температура февраля в год учёта; x_2 – то же марта; x_3 – температура октября предыдущего года; x_4 – осадки в мае предыдущего года, x_5 – то же в августе; x_6 – то же в сентябре. Уравнение имеет вид:

$$y= 7.166611 + 0.31676x_1 - 0.27512x_2 - 0.31595x_3 + 0.13803x_4 - 0.10637x_5 + 0.003439x_5^2 + 0.262862x_6 + 0.0033x_6^2,$$

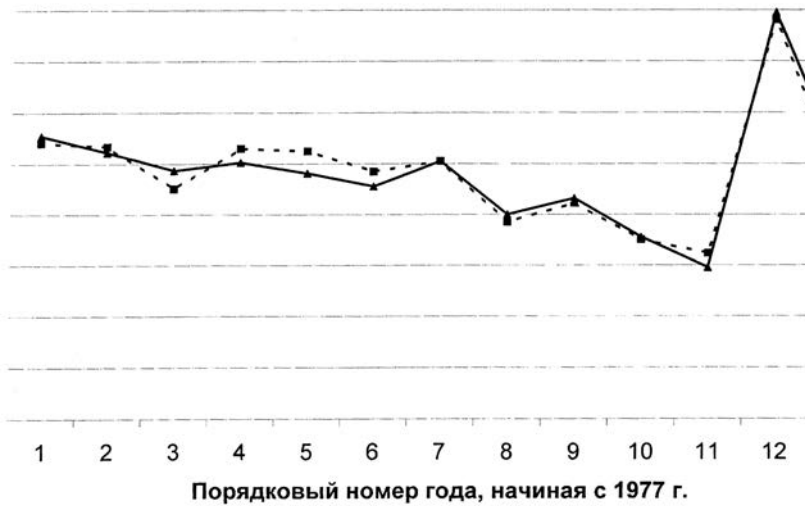


Рис. 193. То же – в Зауральном степном экологическом районе (стац. Джамбейты) весной. Обозначения см. рис. 192.



Рис. 194. То же – в Зауральном степном экологическом районе (стац. Джамбейты) осенью. Обозначения см. рис. 192.

где y – численность домового мыши в населённых пунктах Степного Зауралья весной. Коэффициент множественной корреляции составляет 0.9969. Уравнение описывает 99.39% имеющейся дисперсии. Все коэффициенты уравнения достоверны при $p < 0.02$. Предсказанные и реальные значения численности практически совпадают, почти не отклоняясь друг от друга (рис. 193).

Соответственно, уравнение, описывающее колебания численности домового мыши в населённых пунктах Степного Зауралья осенью, включает два фактора: x_1 – осадки апреля в год учёта; x_2 – температура февраля предыдущего года. Уравнение имеет вид:

$$y = 13.6618 + 0.683621x_1 - 0.02197x_1^2 + 0.000208x_1^3 - 7.12416x_2 + 0.75857x_2^2 - 0.024x_2^3,$$

где y – численность домового мыши в населённых пунктах Степного Зауралья весной. Коэффициент множественной корреляции составляет 0.968. Уравнение описывает 93.76%

имеющейся дисперсии. Все коэффициенты уравнения достоверны при $p < 0.05$. Степень совпадения предсказанных и реальных значений численности показана на рис. 194.

1.7.2.5.3.4. Географические различия факторных воздействий на динамику численности домового мыши в населённых пунктах

Домовая мышь в посёлках, в отличие от природных биотопов, трендов численности не имеет. Предшествующая численность оказывает достоверное регулирующее (отрицательное) воздействие на уровень весенней численности только в Северо-Восточном песчаном ЛЭР: мышей весной там бывает тем меньше, чем выше была численность их предыдущей осенью. Значимое положительное воздействие уровня весенней численности на таковой осенью отмечено в Приуральной пойме и в Степном Зауралье. Отсутствие трендов и регулирующее воздействие исходной (осенней) численности говорят о том, что домовая мышь в населённых пунктах находится в весьма благоприятных условиях и её численность там близка к верхнему пределу. Однако это не делает зверька полностью независимым от внешних воздействий.

Непараметрические методы

В целом, для весенней численности домового мыши в посёлках Чапаевской поймы условия лета предыдущего года несущественны. Для зверьков песчаной части Волго-Уральского междуречья благоприятны сухой июнь, прохладный июль, а для популяции Степного Зауралья – прохладный и влажный август предыдущего года. Из условий предыдущей осени для роста весенней численности домового мыши в посёлках благоприятны сухой октябрь и влажный ноябрь (Чапаевская пойма), влажный сентябрь и осень в целом для мышей северо-востока Волго-Уральских песков, а также влажный октябрь – для мышей Степного Зауралья. Значимое воздействие условий зимы, предшествовавшей году учёта, выявлено в Чапаевской пойме и в Северо-Восточном песчаном районе. Благоприятен малоснежный январь и холодные условия зимы, начинающей год, предшествующий году учёта. Для Степного Зауралья условия зимы менее существенны. Среди условий весны значимо влияют суммы осадков в апреле года учёта (благоприятны обильные, Чапаевская пойма) и предыдущего года (благоприятны скудные, Степное Зауралье, или обильные – в песках Волго-Уральского междуречья). Тёплые весны, или только некоторые тёплые месяцы весны в год учёта благоприятны для мышей Степного Зауралья, а предыдущей весны – для Чапаевской поймы. Таким образом, значительное увлажнение весной в целом благоприятно для мышей Волго-Уральского междуречья, а тёплые вёсны значимы для подъёма весенней численности зверьков по всей изучаемой территории.

Итак, для весенней численности домового мыши в населённых пунктах отмечено некоторое угнетающее воздействие избытка тепла летом предыдущего года в песках Волго-Уральского междуречья (июль) и в Степном Зауралье (август), дефицит осадков в ноябре предыдущего года (Чапаевская пойма), в сентябре и за всю осень – в песках Волго-Уральского междуречья, в октябре предыдущего года – в Степном Зауралье. По-видимому, в зимний, летний и осенний периоды предыдущего года закладываются основы зимнего выживания зверьков (запас кормов и физиологическое состояние уходящих в зимовку животных). Из зимних условий существенно благоприятны малоснежье в январе, из весенних – прохлада (дефицит тепла) по всем участкам и сухость (дефицит влаги) – по обоим участкам Волго-Уральского междуречья.

Для осенней численности домового мыши благоприятна тёплая зима перед предыдущим годом и, как и для весенней численности, малоснежный январь и тёплый февраль в год учёта (Чапаевская пойма, пески Волго-Уральского междуречья), а также холодный февраль в предшествующем году (Степное Зауралье). Весной из факторов предыдущего года для осенней численности значимы колебания температур марта (благоприятны низкие) в Зауральном степном районе или в апреле и в целом для весны – в песках Волго-Ураль-

ского междуречья. В год учёта благоприятно значительное количество осадков в марте в этом же районе и в Зауральном степном районе.

Лето предыдущего года благоприятно влажное (июль, Чапаевская пойма). В песках Волго-Уральского междуречья благоприятны обильные осадки в ноябре и за осень в целом.

Таким образом, домовая мышь в населённых пунктах, судя по уровню осенней численности, испытывает переизбыток тепла весной в Зауральной степной части и в песках Волго-Уральского междуречья, а также дефицит увлажнения весной в песках Волго-Уральского междуречья и, в меньшей мере, в Степном Зауралье. Условия лета менее всего влияют на осеннюю численность мышей в посёлках (отмечен некоторый дефицит увлажнения в Чапаевской пойме). Осень предшествующего года характеризуется дефицитом увлажнения в песках Волго-Уральского междуречья.

В целом на весеннюю численность домовых мышей значимо и неблагоприятно влияют жара (избыток тепла) летом предыдущего года в песках Волго-Уральского междуречья и Степного Зауралья, а также сухость (дефицит весенних и осенних осадков) осенью и весной (опять-таки особенно в песках Волго-Уральского междуречья). Для осенней численности неблагоприятна жара (избыток тепла) весной в песках Волго-Уральского междуречья и Степном Зауралье, а также сухость (дефицит весенних и осенних осадков), особенно в тех же песках Волго-Уральского междуречья. Кроме того, на колебания уровня весенней численности домовой мыши в населённых пунктах существенное воздействие оказывают геофизические факторы – СА (положительная – в Чапаевской пойме и отрицательная – в Зауральном степном районе), ГМА (положительная – в Зауральном степном районе). Значимое воздействие выявлено также для отклонений уровня гравитации от среднего значения и колебаний уровня Каспийского моря (положительное – в Чапаевской пойме).

Параметрические методы

Параметрические методы оценки связей подтвердили отсутствие трендов численности домовой мыши в посёлках. Согласно более детальным исследованиям с помощью регрессионного анализа, на уровень весенней численности домовой мыши в населённых пунктах Чапаевской поймы значимо и отрицательно влияет уровень предшествующей – осенней – численности вида; численность домовой мыши весной предшествующего года также значимо и отрицательно влияет на уровень численности домовой мыши весной в песках Волго-Уральского междуречья.

Из условий лета предыдущего года подтверждено отрицательное воздействие на весеннюю численность температур июля в Волго-Уральских песках и дефицита осадков в августе (Степное Зауралье). Среди условий осени предыдущего года в Волго-Уральских песках благоприятна влажная осень в целом. Холодный октябрь предыдущего года благоприятен во всех районах работ. Подтверждается благоприятность обилия осадков в сентябре (Волго-Уральских пески, Степное Зауралье) или влажный ноябрь – в Чапаевской пойме.

Зима, предшествовавшая году учёта, значимо благоприятна для уровня весенней численности, если январь был малоснежным (Чапаевская пойма), а февраль и декабрь той же зимы – богаты осадками; в год учёта, напротив, благоприятен малоснежный февраль. В Зауралье, в дополнение к данным непараметрической статистики, выявлено значимое благоприятное воздействие высоких температур февраля в год учёта (чем теплее февраль, тем выше весенняя численность). Аналогичным образом, в Волго-Уральских песках благоприятен тёплый январь в год учёта.

Весенние условия предыдущего года в Чапаевской пойме благоприятствуют росту весенней численности домовой мыши в случае обильных осадков в мае, тёплого марта, а в год учёта – в случае тёплого марта и влажного апреля. В населённых пунктах Волго-Уральских песков весенняя численность оказывается более высокой в случае холодного марта и весны предыдущего года в целом, с большим количеством осадков в мае. В год учёта в том же районе благоприятен сырой март. Для Степного Зауралья, в дополнение к данным непараметрической статистики, выявлена важная положительная роль сырого марта предыдущего и тёплого марта в год учёта. Март – наиболее серьёзный критиче-

ский период в годовом жизненном цикле доменной мыши как в природе, так и в поселениях человека.

Для осенней численности доменной мыши в населённых пунктах параметрические методы позволили выявить из летних факторов предыдущего года положительное значение осадков августа в их крайних значениях для Чапаевской поймы и скудных осадков – в июне предыдущего, но обильных – в июне года учёта в Волго-Уральских песках. Среди осенних факторов предыдущего года важными оказались осадки сентября (благоприятен сырой сентябрь в Волго-Уральских песках), октябрь (благоприятен сухой октябрь в Чапаевской пойме) и ноябре (благоприятен дождливый ноябрь в обоих районах Волго-Уральского междуречья) и за осень года учёта (благоприятна дождливая осень в Степном Зауралье). Для обоих районов Волго-Уральского междуречья благоприятны прохладные условия осени предыдущего года. Из зимних факторов в начале года учёта благоприятны малоснежный январь в обоих районах Волго-Уральского междуречья, а также тёплая в целом зима – для Волго-Уральских песков. Из весенних факторов предыдущего года выявлено достоверное воздействие на уровень осенней численности доменной мыши в посёлках условий марта и апреля: в оба месяца значимо благоприятны обильные осадки, в апреле также и низкие температуры. (Чапаевская пойма). Аналогичное воздействие условий осадков и температуры за апрель выявлено для Волго-Уральских песков. Из весенних факторов года учёта везде благоприятно обилие осадков в марте; в Степном Зауралье – также и в апреле.

Используя данные регрессионного анализа, можно сказать, что в Чапаевской пойме и в Волго-Уральских песках выявлено максимальное число значимо воздействующих факторов (27) и минимум – в Степном Зауралье (14). Это говорит о том, что в населённых пунктах Степного Зауралья доменная мышь меньше всего зависит от факторов внешней среды, хотя иногда эта связь может быть достаточно тесной. Зависимость от геофизических и региональных факторов выявлена для Чапаевской поймы и посёлков Степного Зауралья, но отсутствует – в Волго-Уральских песках. Механизмы этих воздействий и их географических различий ещё предстоит выявить и понять. При этом наибольшее количество значимо воздействующих факторов выявлено для весны (21), меньше – для осени и зимы (13–15), и менее всего – для лета (6). Сравнение воздействующих факторов на основе данных регрессионного анализа между природными биотопами и населёнными пунктами возможно только для осенней численности в Северо-Восточном песчаном районе (сравнение таблиц 237 и 242). Для природных биотопов здесь выявлено значимое воздействие на численность 19 факторов, из них 5 – температурных и 12 – факторов увлажнения (из них 7 действуют положительно, а 5 – отрицательно, тогда как в домах – 13 факторов, из них – 5 температурных и 8 – факторы увлажнения (из них 5 положительных и 2- отрицательных, 1 – криволинейный). Различие, таким образом, состоит в том, что в природе численность зверька регулируется большим числом факторов, особенно осадков (12 против 8). Необходимо отметить, что в природных биотопах Волго-Уральских песков из 5 температурных факторов только один (температура декабря) воздействует положительно, а остальные 4 угнетают рост численности, т.е. температурные условия Волго-Уральских песков в целом для доменной мыши малоблагоприятны. В домах же отрицательное воздействие жаркого климата песков смягчено: отрицательно воздействует три фактора, положительно – два. В схеме воздействия осадков на численность заметных различий в природных биотопах и домах не выявлено: и там, и там около 60% факторов увлажнения действуют на численность положительно. Кроме того, для природных биотопов значимо положительное воздействие уровня предшествующей численности на результаты учётов, что проистекает, по-видимому, из-за различий в уровне численности мышей: низкой в природе и довольно высокой – в домах, где, хотя и не включаются ещё угнетающие размножение механизмы авторегуляции, но и положительное воздействие на численность предыдущего обилия уже не сказывается. В природных биотопах значимо также воздействие СА, не обнаруженное для части популяции зверьков, обитающей в населённых пунктах.

Таким образом, по весенней численности параметрические методы выявляют для доменной мыши дефицит осадков и избыток тепла во всех участках. Зимой в Чапаевской пойме

наблюдается избыток осадков в январе, дефицит – в декабре и феврале перед годом учёта, а также дефицит тепла зимой, предшествующей году учёта (Чапаевская пойма) или в год учёта (Зауралье и Волго-Уральские пески). Неблагоприятны избыток тепла в Волго-Уральских песках и дефицит осадков – в Степном Зауралье. В Волго-Уральских песках в случае избытка тепла весной предыдущего года происходит снижение весенней численности зверька. В год учёта в некоторых районах домовая мышь испытывает дефицит тепла и увлажнения весной.

По осенней численности домовой мыши параметрические методы выявили дефицит осадков в конце лета предыдущего года в Чапаевской пойме, избыток – в июне предыдущего года, но дефицит – в год учёта в Волго-Уральских песках. Из факторов осени предыдущего года на уровне осенней численности домовой мыши сказывается благоприятно влажная и прохладная осень (Чапаевская пойма и Волго-Уральские пески). Для домовой мыши Зауралья благоприятна влажная осень в год учёта. Из факторов зимы, предшествовавшей году учёта, большей частью благоприятна малоснежная и прохладная зима в Чапаевской пойме и Зауралье, но в Волго-Уральских песках мыши испытывают зимний дефицит тепла. Судя по осенней численности, домовые мыши нередко испытывают дефицит осадков весной предыдущего года (участки Волго-Уральского междуречья), а в Зауралье — весной в год учёта.

В итоге можно сказать, что на весенней численности домовой мыши в области сказывается избыток тепла и дефицит осадков летом и осенью в год, предшествующий году учёта, а также избыток осадков и дефицит тепла зимой, дефицит осадков и тепла – весной (кроме Волго-Уральских песков, где уже весной ощущается избыток тепла). На осенней численности также сказывается летний (предыдущего года) дефицит осадков и избыток тепла, а также дефицит осадков осенью в год учёта. Зимой, предшествовавшей году учёта, зверьки испытывают дефицит тепла и избыток осадков в Чапаевской пойме и в Степном Зауралье, и дефицит только тепла – в Волго-Уральских песках. Из весенних факторов предшествующего года заметно воздействие дефицита осадков в Волго-Уральском междуречье, а в Зауралье – в год учёта.

Отсюда можно заключить, что зона оптимума домовой мыши как вида лежит в районах с более прохладным и влажным летом и осенью, с более тёплой и малоснежной зимой, более тёплой и влажной весной. В целом такие характеристики имеет климат степных районов, расположенных далее к северо-западу.

1.7.2.5.4. О синантропности домовой мыши и зонах синантропности вида в разных частях ареала

Используя различные характеристики популяций домовой мыши в разных частях ареала на основе литературных и собственных данных, мы попытались дополнить и расширить материалы по зонированию ареала домовой мыши в связи с её синантропностью, приведённые Н. В. Тупиковой (1947) и Л. И. Прилуцкой (1983). Характеристика частей ареала домовой мыши с разным уровнем синантропности приведена в таблице 245. Несомненно, и наши данные недостаточно полны, особенно по северным зонам. Мы разделили ареал домовой мыши на следующие зоны:

1) территория исключительного обитания в жилищах человека из-за малой пригодности природных местообитаний для домовой мыши. В жилищах численность зверька может достигать 13–15 на 100 лс, в природе обитают лишь единичные экземпляры летом; доля вида в населении мелких млекопитающих природных биотопов менее 1%. Индекс синантропии J_a равен +100. Область пессимума ареала. Высокая интенсивность размножения в населённых пунктах при среднем числе эмбрионов 7.6–6.94. Якутия, Ямал, Пермская обл.

2) территории с преобладающим обитанием зверька в жилищах человека, с выселением на тёплое время года в природу части особей. Численность в жилищах 5–20 экз./100 лс, в природе – до 12. Доля вида в населении мелких млекопитающих может возрасти до

Таблица 245. Характеристика частей ареала домовый мыши

Участок синантропии	Зв/100 лс в сезонный максимум		Доля вида в населении в природе, %	I _a	Благоприятность части ареала	ПЭН в природе	Размер выводка в домах	Место, ландшафт	Характеристика
	в домах	в природе							
1	13–15	Един.	< 1	+100	Пессимум	Нд	7.3	Якутия, Ямал, Пермская обл. Лесотундра, север лесной зоны	Обитает исключительно в поселениях человека
2	2–25	0.1–6	До 5	+100 +85	Субпессимум	Нд	6–7	Ивановская, Тверская, Московская, Тульская, Беларусь, Татария. Лесная зона, среднегорья Кавказа	Преобладающее обитание в поселениях человека, с эпизодическими выселениями в природу летом
3	3–20	0.1–15	До 19–15	+9	Средние условия	0.112–0.47	6.2–9.3	Центральное Черноземье, Ставрополье, Предгорья Кавказа, Забайкалье. Лесостепь, степь	Преобладающее обитание в поселениях человека, с регулярным выселением летом в природу части популяции
4	До 20	До 20	Доминирует	+14.5 +170	Субоптимум	0.144–0.639	5.4–7.4	Сухие районы Азербайджана, Северная Осетия. Сухие степи, полупустыни, Западный Казахстан	Преобладающее обитание в природе с выселением в поселения человека части популяции на холодное время года
5	До 30	До 30	чаще 20–40	51.5 +132.5	Оптимум	> 0.5	5,4–6,0	Сальские степи, Волго-Ахтубинская пойма и Дельта Волги. Поливные земли Центра и юга Казахстана, Узбекистана.	Возможно круглогодичное обитание в природе при наличии сезонных миграций

5%. В природе это подчинённый, достаточно редкий вид. В естественных условиях живут не более 4–5 месяцев в году, на холодное время года вселяются в жилища и постройки человека. Перекрытие экологических ниш (ПЭН) по природным биотопам составляет 0.45–0.57. Сезон размножения в природе 5–8 месяцев, выводок меньше, из 6–7 молодых, Индекс синантропии обычно +100 +85 (в Тверской области, по Тихонову, 1991, иногда, – 69). Субпессимальная часть ареала. Северные ландшафты и лесная зона – Ивановская, Московская, Тульская области, Беларусь, Татария, горы Краснодарского края и республики Адыгея.

3) территории с преобладающим обитанием зверька в жилищах человека, с регулярным выселением на тёплое время года в природу части особей. Численность выше. Перекрытие экологических ниш по природным биотопам 0.112–0.47. В природных биотопах вид-субдоминант или подчинённый вид. Индекс Клауснитцера уменьшается. Длительность сезона размножения в природе увеличена до 5–9 месяцев, изредка бывает круглогодичное размножение. Размер выводка в природе 6.2, до 9.3. Средние условия существования вида. Лесостепные и иногда степные ландшафты. Центральное Черноземье, Ставрополье, предгорья Кавказа в пределах Краснодарского края и республики Адыгея, Забайкалье.

4) территории с преобладающим обитанием зверька в природе, характерно вселение части особей на холодное время года в жилища человека. Численность зверька в сухих природных биотопах обычно невысока (хотя и выше, чем в 3-й зоне) и неустойчива, при доминировании вида (реже занимает 2-е место) в населении зверьков. Может доминировать как в сухих, так и во влажных биотопах. Доминирование среди мелких млекопитающих в сухих биотопах возрастает с усилением аридности и снижением кормности территории. Иногда, в случаях низкой численности, уловима только в жилищах человека (пустыни). При искусственном орошении численность резко возрастает. Нередки обменные миграции (весной – из жилищ в природу, осенью – из природы в жилища, а также перемещения по биотопам по мере созревания семян). Перекрытие биотопических ниш в природе составляет 0.144–0.639. Индекс синантропии Клауснитцера колеблется от +14.5 до + 170.5. Сезон размножения ещё протяжённее – 10–11 месяцев, иногда круглогодично. Размер выводка уменьшен до 5.4–7.4, ПИР до 1200 в год. Субоптимальная часть ареала вида. Ергени (б. Сталинградская обл.), Чёрные Земли (Калмыкия), Нижнее Поволжье (вне поймы), аридные районы Средней Азии, Северный и Западный Казахстан, Северная Осетия, Азербайджан.

5) Территории, где возможно круглогодичное обитание домового мыши в природе. Она обитает здесь как в природе, так и в поселениях человека, совершая миграции между биотопами. В прибрежных биотопах, на орошаемых землях может жить круглогодично и размножаться в благоприятные годы также круглогодично. Численность в жилищах человека 3–27, чаще 4–8, в природе – 3–14. Доля вида в населении зверьков выше 5%, чаще 20–40%. Перекрытие биотопических ниш с другими видами в природе выше 0.5. Индекс синантропии от +51.7 до +132.5. Оптимальная часть ареала вида. Сальские степи, Волго-Ахтубинская пойма и дельта Волги, поливные земли Центрального и Южного Казахстана, Узбекистана (таблица 151а).

1.8. МАЛАЯ ЛЕСНАЯ МЫШЬ

1.8.1. Местообитания

Малая лесная мышь – жизненная форма лесостепи (Окулова с соавт., 2007). Там она встречается в большинстве биотопов, будучи доминантом не только в лесных, но зачастую в открытых местообитаниях и по берегам водоёмов. В лесной зоне придерживается осветлённых участков леса с богатой травянистой растительностью, зарослей кустарников, нередко в горах. В Западно-Казахстанской области, по данным учётов противочумников, этот вид обитает постоянно в увлажнённых биотопах по берегам рек, в зарослях

кустарников среди глинистой полупустыни как в междуречье Волга-Урал, так и в Зауралье, вплоть до юго-восточной границы области. Во влажных местообитаниях Зауралья доля лесной мыши в населении мелких млекопитающих составляет 23.02% (от 10870 зв.), в сухих – 16.67% (от 234 зв.), в песках Бийрюк-Тайсуган – 2.47% (от 81 зв.). При этом в Зауралье численность и доля лесной мыши в населении мелких млекопитающих различна в северных и южных районах области. Так, в Джамбейтинском районе доля лесной мыши среди зверьков во влажных местообитаниях выше и составляет 31.23% (от 5380 экз.), чем южнее – 15.3% (от 5425 экз.), в сухих – соответственно 2.56 (от 39 зверьков), и 19.49% (от 195 экз.), т.е. в сухих местообитаниях на юго-востоке области доля лесной мыши возрастает, зверёк в большей мере оказывается сухолюбивым, чем на севере, что подтверждает мнение А. Н. Формозова (1987) о том, что южнее 50-й параллели это скорее степной, чем лесной вид, живёт в зарослях кустарников – таволги, бобовника, в сухих тростниках и в бурьянах у зимовок.

Излюбленные местообитания в Волго-Уральском междуречье – кустарники (численность до 10.1 на 100 лс), причём в тамариске лесные мыши почти отсутствуют, а в зарослях шиповника и в ивниках они бывают очень многочисленны (по 10–13 на 100 лс). Лесные мыши часто попадают также в бурьянах (5.88) и зарослях тростника, камыша в поймах рек (3.1–3.2), обычны в других видах прибрежной растительности, на залежах (1.3), а также в лесах и садах (1.6) (табл. 246).

В Зауралье эта мышь наиболее многочисленна в лесных биотопах (5.56 на 100 лс) и по берегам водоёмов (4.39 на 100 лс). В бурьянах и кустарниках здесь численность лесной мыши ниже, чем в Приуральной части области (1.03). Низкая численность – по 0.2 на 100 лс отмечена на выпасе и в мелко-бугристых песках.

Таким образом, лесная мышь оказывается видом-доминантом в лесах и садах; на левобережье р. Урал доминирует также и по берегам водоёмов. В целом доминирует во влажных биотопах северной половины зауральной части области, а на юге Зауралья она везде субдоминант.

Примерно такой же характер доминирования и распределения по биотопам отмечен для лесной мыши Л. В. Фаустовым с соавт. (1988) для Центрального Казахстана. По этим дан-

Таблица 246. Численность малой лесной мыши в различных биотопах Западно-Казахстанской области (многолетняя средняя, 1942–1978 гг.)

Биотоп	Волго-Уральское междуречье		Зауралье	
	лс	Лесных мышей на 100 лс	лс	Лесных мышей на 100 лс
Луг, некось	1500	0	-	-
Залежь, выпас	2900	1.34	1000	0.2
Степь	600	0	100	0
Пески	600	0	1100	0.18
Посевы, плантации	1696	0.83	600	0
Бурьян	5835	5.88	1950	1.03
Заросли полыни	300	0	-	-
Тростник, камыш	5600	3.13	630	0
Прочая прибрежная растительность	12880	1.31	430	4.19
Лес, сад	1920	1.61	792	5.56
Всего	33831	3.0	6602	1.30

ным, лесная мышь заселяет все типы древесно-кустарниковых сообществ; максимальная её численность наблюдается в ивняках поймы р. Нуры (7.4 на 100 лс весной и 18.8 – осенью). В сосняках и колках численность ниже (3.5–5 на 100 лс осенью). Является видом-доминантом в названных выше местообитаниях, а в степных биотопах это вид-субдоминант. В Дагестане (Рамазанов, 1982) лесная мышь широко распространена в различных ландшафтах от полупустынь до горных каменистых осыпей. В Киргизии малая лесная мышь обитает повсюду, кроме степей и полупустынь, поднимается в горы до высоты 3500–4000 м. Постоянно встречается в лесах, зарослях кустарников, лесопосадках, бурьянах, временно может обитать на лугах, посевах, залежах. Встречается в скирдах и постройках человека. В предгорьях северо-восточной части республики численность зверька составляет в кустарниках, бурьянах и садах 4.1–4.4 на 100 лс в ноябре до 5.1, осенью на залежах – до 4.2, на полях – до 7.1, в зерновых скирдах до 1.8–2.1, в стогах сена – не более 0.1. В постройках человека чаще обитает в холодное время года (до 1.1). В среднегорьях замещает домовую мышь в скирдах и постройках человека. В лесах среднегорий в конце лета численность достигает 10–12%, в скирдах – 11–13, в посёлках – около 4. В высокогорьях достигает максимума в июле (4.5). В Предкавказье (Тарасов, 1989) и в Сальских степях (Ростовская обл., Лаврова, Наумова, 1955) отмечена конкуренция малой лесной и домовой мышей в лесных биотопах. При высокой численности один вид вытесняет другой (см. разделы о домовой мыши в ч. 1 и в разделе о гильдиях). В Сальских степях лесная мышь обитает в лесных биотопах постоянно, домовая использует их лишь как убежище. При возрастании численности лесной мыши в лесных биотопах среди домовых мышей возрастает процент мигрантов от 46.3 до 69.5%.

Норы простого устройства, чаще располагаются среди корней деревьев и кустов. Кроме гнездовой, в норе обычно имеются 1–2 камеры-кладовые (Янушевич с соавт., 1972).

1.8.2. Питание

В Кустанайской обл. питание малой лесной мыши изучали в 1962–1964 гг (Млекопитающие Казахстана, 1977). В этих условиях весной (в апреле-мае) и осенью (август-сентябрь) семена в желудках мышей встречались в более чем в 85%, летом – (в июне-июле) – в 68–70%, зелень в апреле отмечена в июле в 14.3% желудков, в августе-сентябре – в 3–4%. Повышенная встречаемость насекомых в желудках лесных мышей приходится на июнь – июль (19–27%).

В Дагестане (Рамазанов, 1982) пища лесной мыши состоит на 59% из семян, насекомые встречаются в 58% желудков, зелень – в 24%. В неволе съедает до 24 г пищи в день. На юго-востоке Украины, в Днепровско-Орельском заповеднике (Окулова, Антонец, 2002) осенью в пище малой лесной мыши больше семян (встречены в 69.3% желудков), примерно такая же, как в Дагестане, доля желудков с зелёными частями растений (26%). Животные корма здесь встречаются гораздо реже (7.6%), чем в других частях ареала или в желудках других видов мышей (например, у полевой мыши). Примерно такие же соотношения видов пищи, как на Украине, лишь иногда с большей долей животных кормов, отмечены для зверька в более северных частях ареала (Изосов, 1957; Козлов, Тухсанова, 1966; Наумов, 1948). В Киргизии запасает корм на зиму и лето. Это семена ели, сосны (по 1.6–2 кг на камеру). В долинах запасает семена яблони, груши и алычи (по 700–1300 г). В Киргизии в желудках малых лесных мышей семена встречаются в 80.8%, что гораздо чаще, чем в Дагестане (59%, Рамазанов, 1982) или на юго-востоке Украины (69.3%, Окулова, Антонец, 2002). Наиболее предпочитают здесь семена тысячелистника, герани, вики, клевера, люцерны, чины, мяты, полыни, мятлика, ежи, семена сорной растительности, а также деревьев (вяз, жёлтая акация) и плоды (яблоня, груша, слива, урюк, тополь, карагач). Из семян культурных растений в желудках лесных мышей встречена пшеница, ячмень, овёс, рожь, горох, клевер, люцерна. В 10.8% в Киргизии встречаются разнообразные плоды и ягоды (облепиха, ежевика, шелковица, виноград, паслён, шиповник, жимо-

лость, боярышник). В орехово-плодовых лесах поедает грецкие орехи, фисташки, миндаль, алычу, урюк, семена клёна и кустарников.

Зелёные части растений в Киргизии тоже встречаются чаще, чем в двух других названных точках: 37.4 против 24–26%, животные корма – столь же часто, как и на юго-востоке Украины (по 7.6%), что чаще, чем в Дагестане (5.8). Животные корма встречаются в массе в мае (21.4% желудков), остатки грызунов – в октябре (до 3.6%). Среди насекомых лесная мышь потребляет перепончатокрылых, двукрылых, прямокрылых, гусениц чешуекрылых, сверчков, жесткокрылых, паукообразных. В постройках человека потребляет фураж – отруби, комбикорма, зерно пшеницы, сухой клевер (Янушевич с соавт., 1972).

1.8.3. Суточная активность и размножение

Суточная активность в Дагестане полифазная, в пасмурную погоду ночью мышь в 1.5–2 раза активнее, чем в ясную (Рамазанов, 1982).

Размножение лесной мыши в Центральном Казахстане (Фаустов с соавт., 1988) идёт с апреля по октябрь. Весной наблюдается 100% участие самок в размножении при СЧЭ=5.73. Одна треть зимовавших самок имеет повторную беременность. На севере Казахстана размножение идёт с начала апреля, в горах южного Казахстана – с начала марта (Млекопитающие Казахстана, 1977). В Киргизии в долинах лесная мышь размножается круглогодично, в среднегорье с марта до октября, а в орехово-плодовых лесах – в марте-июле и октябре-ноябре. В среднем в течение месяца размножается 30–40% самок, в долинах в месяц максимального размножения (апрель) 65.5%, в среднегорьях в таковой (июнь) – 59.2%, а в орехо-плодовых лесах в апреле 41.1%, в октябре – 45.2%. На севере Казахстана нередко 100% участие взрослых самок в размножении при размере выводка в среднем 5–6, до 10 молодых. На западе и севере Казахстана среднее число эмбрионов у этого вида близко к 6.5, на юге ниже – 5.7–5.8. В благоприятных биотопах (берега водоёмов, лесопосадки, запущенные сады) размножается 48.8–54.7% самок, в менее благоприятных (скирды, посевы, постройки человека) – до 37%. В среднем размножается 85.6% зимовавших и 28% среди полувзрослых самок (видимо, авторы имеют в виду подросших сеголеток). Размер выводка составляет в среднем 5.4, при этом в долинах Киргизии 6.1, в кустарниках среднегорий – 5.2, в еловых лесах – 5.6. В орехово-плодовых лесах выводок минимален – 5.0. Размер выводка тем меньше, чем выше численность (при колебаниях от 2 до 8.6 на 100 лс). В северном Таджикистане малая лесная мышь имеет выводок ещё меньше (4.8) (Янушевич с соавт., 1972).

В Дагестане (Рамазанов, 1982) зверёк размножается круглый год; в январе-феврале отмечается спад размножения до 5–16% размножающихся самок; число эмбрионов 3–9. В целом популяция состоит на 89% из зимовавших особей, к осени доля сеголеток составляет около четверти. Для Левобережной Украины (Филонов, 1975) на юге Запорожской обл. в 1966–1971 гг. отмечено, что размножение длится с марта (редко с конца февраля) до 17 октября с летним перерывом в размножении, всего 141–151 день в году. В лесостепном Зауралье (Шварц, 1957) летнего перерыва в размножении нет. Оптимальные условия размножения наблюдаются в Запорожской обл. Украины в мае-июне. Процент размножающихся самок ниже всего осенью – 39.8 (колебания 12.5–58.8)%, весной – выше: 44 (20–84.2)%, а летом – максимальный – 93.8 (87.5–100)%. На юго-востоке Украины (Днепроовско-Орельский заповедник, Окулова, Антонец, 2002) средний размер выводка (СЧЭ) составил в конце лета – осенью 5.67 по эмбрионам и 6.42 – по послеплодным пятнам. Среди сеголеток здесь размножалось всего 5.7%, эта доля возрастала в год низкой численности (3–4 зв. на 100 лс осенью) и была близка к нулю при численности 5.8 зв/100 лс. В среднем в этом заповеднике у малой лесной мыши наблюдалось 1.03 помёта за сезон на одну зимовавшую самку и 0.09 – на одну самку- сеголетку. В Татари (Попов, 1960) отмечено 2–3 выводка за сезон (видимо, автор имел в виду, что могут быть встречены самки со следами 2–3 беременностей) и 1–2 – у сеголеток.

Беременные сеголетки встречаются при минимальном весе тела 10–14 г (от 10.7 г) на левобережной Украине, в Центральном Казахстане, Саратовской и Воронежской областях, в Крыму, в Чехословакии. Поимки беременных самок с минимальным весом в 14.1–17 г отмечены на Кавказе, в Татарии, Ирландии (Филонов, 1975; Фаустов с соавт., 1988). Минимальный вес впервые размножающихся самок наблюдался в Запорожской обл. Украины в годы максимального размножения. Среднегодовой размер выводка равен 5.0 ± 0.14 , при этом весной – 4, в мае-июне – 5.5, осенью – 4.8 эмбрионов на 1 беременную самку. В более влажные и благоприятные по кормам годы в аридных ландшафтах лесные мыши размножаются более интенсивно (Млекопитающие Казахстана, 1977). В горах южного Казахстана иногда отмечалась значительная резорбция эмбрионов – до 18.2% самок и 8% от общего числа эмбрионов.

1.8.4. Размножение малой лесной мыши в Западно-Казахстанской области

Размножение зверька наиболее подробно изучали в 60-х гг. XX столетия. Было выяснено, что сезон размножения малой лесной мыши в Западном Казахстане длится обычно с апреля, реже – с марта до начала сентября. Позже обычно попадают уже только кормящие самки (рис. 195). Пик размножения (по проценту беременных самок ИР) один, как в лесостепном Зауралье (Шварц, 1957), летнего перерыва в размножении, отмеченного для юга Запорожской обл. Украины (Филонов, 1975), нет. Максимум размножения (ИР) приходится на апрель, май или июнь, в особо благоприятные годы (1964) этот показатель может быть выше 70%, но обычно составляет 40–50%.

Средний размер выводка (СЧЭ) составляет 5.0–6.7 при вариациях от 1 до 12 эмбрионов (табл. 247 и 248). В течение сезона максимальный размер выводка бывает обычно **летом** (рис. 196). Из табл. 247 видно, что в Волго-Уральском междуречье СЧЭ у лесной мыши в среднем меньше, чем в зауральной части области (5.7 против 6.7). Распределение данных по размеру выводка в Зауралье характеризуется большим эксцессом, чем в Приуралье, т.е. здесь идёт жёсткий отбор на увеличенный размер выводка. Для области в целом кривая распределения данных по размеру выводка близка к нормальному распределению. Значения ПИР повышены в Приуралье, снижены – на юге ареала (рис. 197). В отличие от большинства видов нам не удалось выявить связи процента размножающихся самок (ИР) и итогового показателя размножения ПИР с численностью популяции (для каждого пока-

Таблица 247. Географические вариации основных параметров размножения малой лесной мыши в Западном Казахстане (1948–2001 гг.)

Часть области	Район	ИР	СЧЭ	ПИР
Приуралье	Северная группа*	$46.31 \pm (2)$	$5.14 \pm (1)$	238.03
	Чапаевский	$59.97 \pm (10)$	$6.67 \pm (7)$	395.8
	Фурмановский	$31.54 \pm (8)$	$5.7 \pm (5)$	179.78
	Калмыковский	$45.82 \pm (8)$	$5.45 \pm (8)$	249.72
	Всего Правобережье	$46.83 \pm (18)$	$5.88 \pm (21)$	275.36
Зауралье	Джамбейтинский, Есенсайский	$39.67 \pm (10)$	$6.22 \pm (3)$	246.75
	Южные районы	$39.84 \pm (9)$	$6.40 \pm (9)$	254.48
	Всего Левобережье	$39.75 \pm (19)$	$6.36 \pm (12)$	252.61
В целом по области		$43.97 \pm (47)$	$6.05 \pm (33)$	266.02

* Зелёновский, Приуральный, Чингирлауский, Бурлинский.

Таблица 248. Основные параметры размножения малой лесной мыши в разных частях ареала

Часть ареала	СЧЭ	Среднее число помётов	ИР самок сеголеток	ИР	ПИР	Автор
Запорожская обл. Украины	5.0	нд	нд	93.8	469	Филонов, 1975
Юго-восточная Украина, Днепро-Орельский заповедник	5.67	нд	5.7	23.49	133.3	Окулова, Антонен, 2002
Центральное Черноземье России (Курская, Липецкая, Воронежская обл.)	5.73	1.33	31.68	45.81	262.5	Окулова, неопубл. данные
Западно-Казахстанская обл.	6.65	нд	нд	23.49	156.21	Архив УПЧС
Центральный Казахстан	5.73	1.33	нд	100	573	Фаустов с соавт., 1988
Волжско-Камский край	6.06	нд	нд	нд	нд	Попов, 1960
Киргизия	5.52	нд	нд	нд	нд	Янушевич с соавт., 1972

зателя рассмотрено более 20 пар данных), также как и для такого показателя размножения как средний размер выводка (СЧЭ).

В географическом аспекте данные по размеру выводка представлены в табл. 247. В таблице используются данные за месяц максимального размножения.

Из таблицы видно, что параметры размножения близки в Зауралье и Приуралье, ИР и ПИР несколько выше в Приуральной, а СЧЭ – в Зауральной части области. При этом наименее интенсивное размножение отмечено для Фурмановского района (главным образом, узенская часть ареала зверька в области). Наиболее интенсивное размножение

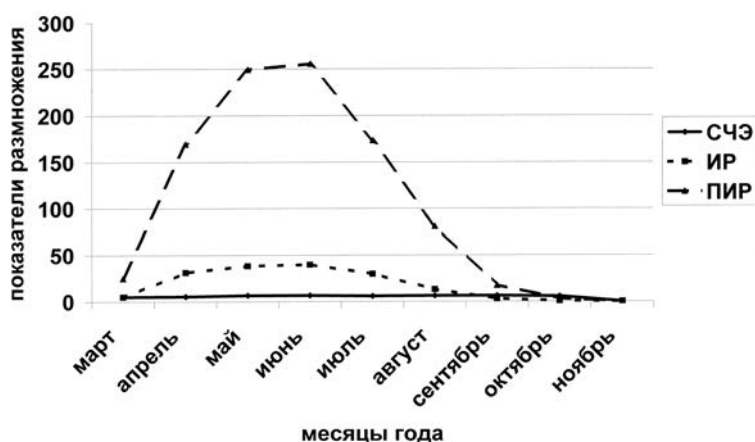


Рис. 195. Сезонность размножения малой лесной мыши. СЧЭ – среднее число эмбрионов на 1 беременную самку; ИР – процент беременных самок в среднем за сезон; ПИР – интегральный показатель размножения (число эмбрионов у самок, попавших на 100 лс, среднее за сезон)

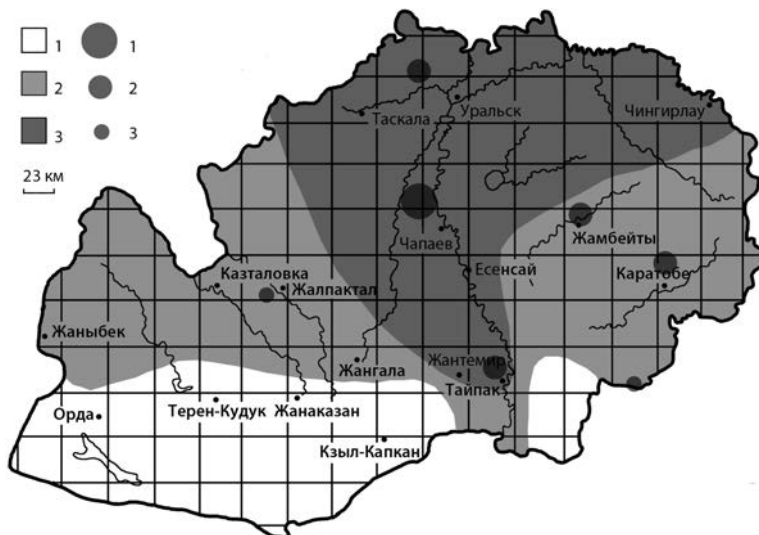


Рис. 196. Схематическое изображение многолетней средней численности и итогового показателя размножения малой лесной мыши в Западно-Казахстанской области. Численность (экз./100 лс): 1 – до 1,9; 2 – от 2 до 5; 3 – от 5 до 7. ПИР (эмбрионов у самок, попавших на 100 лс, среднее за сезон): 1 – 300 и более; 2 – 200 – 299; 3 – до 199

отмечено для Урало-Кушумской части ареала в её средней части (Чапаевский р-н), к югу и северу размножение идёт менее интенсивно. В Зауралье особых географических различий в показателях размножения не выявлено.

Далее мы сравнили основные параметры размножения лесной мыши в изучаемом регионе с литературными данными (табл. 248). Из этой таблицы видно, что максимальная интенсивность размножения (по ИР и ПИР) отмечена в Центральном Казахстане и на юге Запорожской обл. Украины. В остальных рассмотренных частях ареала зверька размножение идёт слабее. Минимально оно в пойме Днепра и Орели на юго-Востоке Украины, а также в Западно-Казахстанской области, что связано с минимальной долей самок, участвующих в размножении. При этом на юго-востоке Украины имеет значение значительная доля практически не размножающихся сеголеток в популяции, тогда как на западе Казахстана низка доля размножающихся и среди зимовавших самок.

Из врагов малой лесной мыши следует отметить канюка обыкновенного, в погадках которого лесная мышь встречена в 16,2% случаев. Реже этот зверёк встречается в остатках пищи четверногих хищников – лисицы, корсака (3–6%, Млекопитающие Казахстана, 1977).

1.9. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ УСЛОВИЙ ЖИЗНИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ОКРАИНАХ И ГРАНИЦАХ АРЕАЛОВ, В ОПТИМАЛЬНЫХ И ПЕССИМАЛЬНЫХ УЧАСТКАХ

Западный Казахстан – один из самых северных в Евразии аридных районов. Это создаёт условия для сосуществования здесь ряда форм, как проникших с юга и адаптированных к условиям пустыни, так и северных форм, нуждающихся в более прохладных и гумидных условиях и обитающих здесь во влажных биотопах. Здесь на сравнительно небольшой территории проходят южная и северная границы ареалов многих видов. Поэтому здесь имеется возможность наблюдать виды на окраинах и границах ареалов, проследить особенности окраинных популяций по сравнению с центрами ареалов. Это, прежде всего, особенности эколого-физиологические, биотопические, в области питания, сезонной и суточной активно-

сти, размножения, выживания, динамики численности. Возникает возможность расширить, конкретизировать или опровергнуть бытующие среди зоологов представления о том, что популяции на краях ареалов изреживаются, их численность снижается, её динамика менее регулярна и устойчива, смертность повышена, а размножение интенсифицировано.

Северное, по сравнению с другими пустынями, положение Волго-Уральских песков приводит к тому, что здесь растения и животные находятся в иных, чем южнее, условиях солнечной радиации, геомагнитной активности, земного притяжения, условий освещения и других геофизических особенностей Земли, характерных для более высоких широт. Здесь длиннее снежный период, длиннее день летом и короче – зимой, ниже температуры среды, а отсюда – меняются условия и произрастания растений – кормов для животных: меняется скорость роста растений, снижается продуктивность северных видов, предпочитаемых обитателями пустынь и обитателями более северных мест, меняется соотношение видов растений, содержание в них влаги и различных жизненно необходимых веществ. Пустынные виды находятся здесь в условиях сниженных температур и суженной сезонной активности, более трудной зимовки, худшего питания. Меняется интенсивность обмена веществ, сопротивляемость болезням.

1.9.1. Тушканчики

Материалы зоологов УПЧС и литературные данные, обобщённые в монографии о тушканчиках (Шенброт с соавт., 1995), а также последние сведения (Алашбай, 2012) позволяют оценить воздействие окраинного положения изучаемой территории на экологию животных по сравнению с другими, более благоприятными частями их ареалов на примере группы тушканчиков.

1.9.1.1. Период активности и накопление жира осенью

У тарбаганчика максимальный период спячки наблюдается в Западно-Казахстанской области, короче – в Центральном Казахстане, ещё меньше – в Нижнем Поволжье, и минимальный (вдвое короче, чем в Западном Казахстане) – на Устьюрте, в Туркмении, Западных Кызылкумах. Западно-Казахстанская область характеризуется особенно ранним залеганием зверька в спячку (табл. 249). У малого тушканчика длина периода спячки мало изменчива, составляет 4.5–5 месяцев на большей части ареала (Западно-Казахстанская обл., Устьюрт, Барса-Кельмес, Западные Кызылкумы, Бетпақдала, Южное Прибалхашье). В наиболее южных частях ареала продолжительность спячки сокращается: в Туркмении – до 3.5 месяцев, в Фергане и Вахшской долине – до 2.5–3 месяцев. В Западном Закавказье этот зверёк в спячку не впадает. У большого тушканчика в Западно-Казахстанской обл. период спячки короче (зверёк пробуждается раньше, а залегает в спячку позже), чем в остальных, более северных или восточных частях ареала. Мохноногий тушканчик в Западно-Казахстанской обл. имеет максимальную длину спячки (5–6 месяцев); она короче в Дагестане (4.5), Южном Прибалхашье (3.5–5 мес.) и Северных Кызылкумах (3.5 мес.). В Западных Кызылкумах спячка сокращается до 1–2 месяцев, в Туркмении её практически нет.

В Западном Казахстане и залегание, и пробуждение проходит в сроки, сходные с южным Прибалхашьем, залегание – позже, чем в Дагестане, а пробуждение – на юге в те же сроки, а на севере – на месяц позже. В Северных и Западных Кызылкумах и залегание в спячку, и пробуждение происходят раньше, чем в Западном Казахстане.

Исходя из этих данных, можно заключить, что для видов, ареал которых расположен в основном южнее (малый и мохноногий тушканчики, тарбаганчик), спячка длится в районе наших работ дольше, чем в других частях ареала; у большого тушканчика, для которого Западный Казахстан – центр ареала, длина спячки короче, чем в более южных или западных частях ареала, а также короче, чем у других видов в этой области. Нет данных о накоплении жира мохноногим и малым тушканчиками. Емуранчик и тарбаганчик

накаплиют 8–10% жира от веса тела, а большой тушканчик способен накопить до 46% от веса тела. Несмотря на малое количество данных, учитывая систематическое положение и расположение ареалов видов, можно предположить, что у тушканчиков с более северным расположением ареала накопление жировых запасов осенью идёт интенсивнее (что естественно, в связи с большими сроками спячки), чем у систематически близких видов с более южными ареалами.

1.9.1.2. Размножение

Наиболее подробно изучена экология размножения мохноногого тушканчика. На северо-западе ареала – в Дагестане и на севере ареала в Западно-Казахстанской области сезон размножения этого вида узкий и однопиковый – с апреля по август; на юге области наблюдается небольшой спад размножения в середине лета. На юге области возможны повторные выводки в августе. Южнее (Муюнкумы, Кызылкумы, Южное Прибалхашье) размножение начинается раньше – в конце марта – начале апреля. На юге Кызылкумов и в Тур-

Таблица 249. Сроки сезонной активности тушканчиков в разных частях ареала (нд – нет данных)

Вид	Место	Начало спячки	Конец спячки	Длина периода спячки (активности), мес.
Толстохвостый тушканчик	Зап.-Казах. обл.	Начало октября	2–3 дек. апреля	Около 6.5 (5.5)
Тарбаганчик	Нижнее Поволжье	Октябрь-ноябрь	Февраль – март	4–4.5 (8–7.5)
	Зап.-Казах. обл.	Конец июля	Середина марта – конец апреля	7 (5)
	Зап. Туркмения, Устьюрт, Зап. Кызылкумы	Середина ноября	Конец февраля	3.5 (8.5)
	Центральный Казахстан	Конец сентября	Середина апреля	5.5 (6.5)
Малый тушканчик	Зап.-Казах. обл.	2-я декада ноября	Середина марта – начало апреля	4.5 (5.5)
	Фергана, Вахшская долина	Конец ноября	Середина февраля	2.5–3 (9.5–9)
	Бетпақдала, Южное Прибалхашье	Середина сентября	Середина марта – середина апреля	5 (7)
	Устьюрт	Середина октября – начало ноября	Середина марта	5(7)
	Барса-Кельмес	Начало ноября – декабрь	Конец февраля – начало марта	4.5 (7.5)
	Зап. Кызылкумы	2-я половина ноября	Начало марта	4.5 (7.5)
	Туркмения	Середина ноября – декабрь	Февраль – март	3.5–8.5
	Вост. Закавказье	В спячку не впадает		0 (12)

Вид	Место	Начало спячки	Конец спячки	Длина периода спячки (активности), мес.
Большой тушканчик	Зап.-Казах. обл.	Середина сентября	1–2 дек. марта	4 (8)
	Нижнее Поволжье	Сентябрь – октябрь	Середина марта – начало апреля	6 (6)
	Ставрополье	Ноябрь	Середина марта	5.5 (6.5)
	Центральный Казахстан	Конец сентября	2-я дек. апреля	5.5 (6.5)
	Киргизия	Конец сентября – начало октября	Середина апреля	6.5 (5.5)
Мохноногий тушканчик	Зап.-Казах. обл.	Начало ноября	Середина марта – начало апреля	5–6 (6–7)
	Дагестан	Конец октября	Середина марта	4.5 (7.5)
	Северные Кызылкумы	Конец ноября – начало декабря	февраль	3 (9)
Мохноногий тушканчик	Зап. Кызылкумы	Конец декабря – январь	Начало марта	2–3 (9–10)
	Южное Прибалхашье	Конец октября – середина ноября	март	3.5–5 (7.5–8.5)
	Туркмения	Спячки практически нет		0 (12)
Емуранчик	Северо-Западный Прикаспий	нд	Конец февраля – март	-
	Низовья Днепра	нд	2-я дек. февраля – конец марта	-
	Цимлянское водохранилище	Октябрь	Конец марта	6 (6)
	Северные Кызылкумы	Конец сентября – начало октября	Конец марта – начало апреля	6 (6)
	Юг Астраханской обл.	2-я дек. октября – начало ноября	3-я дек. марта – начало апреля	4–5 (7–8)

кмении размножение начинается в конце февраля. Соответственно, конец размножения затягивается до октября – ноября и возникает летний перерыв в размножении: в Южном Прибалхашье и Северных Кызылкумах на 1 месяц (с середины июня до середины июля), в Западных Кызылкумах этот перерыв длиннее, 2 месяца – с начала июня до начала августа, в Южных Кызылкумах – около 3 месяцев, с середины мая до начала августа, в Туркмении – около 3.5 месяцев, с середины мая до конца августа. У тарбаганчика Г. И. Шенброт с соавт. (1995) выделяет три типа размножения: 1) характерный для северо-западных и центральных частей ареала с 2 периодами размножения, когда весной и поздним летом размножаются самки всех возрастов, а летний промежуток в размножении длится до 2 месяцев. 2) южнее (Устюрт и юг ареала), тоже характеризуется двумя пиками в сезоне размножения, но весной старшие самки приносят по два выводка. 3) в Тургайской депрессии и на востоке ареала – есть только один сезонный пик размножения – летом. У малого тушканчика в Северо-восточном Прикаспии, Закавказье и Приаралье наблюдается два

пика размножения (в апреле и августе), южнее бывает по три пика (в Каршинской степи в апреле, июне и сентябре, на юго-востоке Казахстана – тоже три пика, но последний – в августе; в Фергане – в марте – апреле, июне и сентябре). У большого тушканчика максимальное число месяцев размножения наблюдается в центре (оптимуме) ареала: в Нижнем Поволжье – 5 (с мая по июль), в Дагестане, Северном Прикаспии и на юго-востоке Казахстана – по 4 месяца; в Северном Приаралье – 3–4, а в менее благоприятных более южных частях ареала на хребте Каратау и в Таласском Алатау – по 2 месяца (апрель – май или май – июнь), на Устьюрте – 1 месяц (апрель). В Северо-восточном Прикаспии наблюдается два пика размножения – в марте и июне, в других местах – по одному. У емуранчика в низовьях Днепра размножение длится около 2.5 месяцев, с середины марта; пик наблюдается в мае-июне. На юге Астраханской области размножение начинается в конце марта – начале апреля и длится 4–5 месяцев, также как и в других частях ареала (Цимлянский полуостров, Северо-восточный Прикаспий, Приаральские Каракумы, Северные Кызылкумы), где размножение идет с начала апреля до конца июля – начала августа. Второй пик размножения у этого вида не отмечен. В Актюбинской области процент беременных самок составлял во 2 декаде апреля 30.7%, в третьей – 60.2%.

1.9.2. Особенности популяций малого суслика в разных частях ареала

1.9.2.1. Общая характеристика ареала и численность

Ареал вида располагается между 43 и 51° с. ш., на высотах местности от – 10 до примерно 250 м над у.м. (табл. 250, 251). Многолетняя средняя численность зверьков достигает 45 экз./га, в среднем 35.8 в оптимуме ареала, 10–23, в среднем 15.9 в субоптимальных участках, а в пессимуме на юге и севере ареала не превышает 10–12 экз./га. В самом оптимуме ареала (в участках с плотностью 80–90 экз./га в Джаныбекском районе Западно-Казахстанской области) у зверьков могут наблюдаться признаки перенаселения – нарастает агрессивность, уменьшается размер охраняемой территории, растёт гибель молодых, т.к. беременные самки вытесняются агрессивными самцами с кормных территорий, у самок может прекращаться лактация (Магомедов, 1981). Однако такие ситуации не распространяются на большие территории. Если в ландшафтах полупустыни к северу от 46.5–47° с. ш. поселения сусликов нередко сплошные, плотность в Ставрополье составляет 32 (Калабухов, 1932), в Северном Прикаспии – 13–65, в среднем около 40 экз./га (Лавровский, Никитина, Шатас, 1949), на западе Казахстана – около 30 (наши данные), то южнее простирается зона северной пустыни, где условия жизни для малого суслика резко ухудшаются. Здесь поселения становятся разреженными, мелкоочаговыми. Только в оптимальных биотопах возникают очажки повышенной плотности (северное Приаралье). К востоку от Арала и южнее по Устьюрту увеличиваются площади песков, мало благоприятных для малого суслика (Млекопитающие Казахстана, 1969). В Северном Приаралье плотность зверька составляет 3.7 экз./га (Никитина, 1960). На самом юге ареала, на южном Устьюрте распространение вида к югу ограничивается резкой засушливостью климата, короткими сроками вегетации и ксерофильным характером кормовых растений (Ланкин, 1979). Тут малый суслик встречается спорадически, его плотность составляет 1–2 экз./га. Почти нет сусликовин, а поселения зверька располагаются не на высотах, а в понижениях рельефа (Реймов, Карабеков, 1988). Максимальная численность отмечается на высотах местности 20–40 м над у.м.

1.9.2.2. Фенология

В оптимуме ареала пробуждение малых сусликов от спячки происходит позже, чем на юге (рис. 197). Если на севере ареала средняя дата пробуждения 27 марта, то в центре (оптимум ареала) это 23 марта, в субоптимальных и пессимальных участках далее к югу – 9–16 марта. Связь широты местности с датой пробуждения (в числе дней от 1 января)

Таблица 250. Характеристика популяций малого суслика в разных частях ареала

Место	Географ. широта	Высота местности, м	Дата пробуждения	Дней активности		Экз./га	% самок		СЧЭ	Автор
				взрослых	сеголеток		размнож.	беременных		
Кизляр	43°50'	150	25.01	153	82,5					Добронравов, 1967
Джаныбек, ЗКО	49 °24'	30	20.03	86	51	45*	56.5			Магомедов, 1981 Абатуров, Магомедов, 1982
Чапаево, ЗКО	50°12'	16	2.04				69.83			Кубанцев, 1961
То же	50°12'	16	21.03	55		33.5*	68.4		6.28	Данные УПЧС
Джамбейты	50°15'	34	27.03	82	56	30.2	45.7		6.33	То же
Калмыково	49°03'	4	22.03	80	46	10.7	68.7		6.13	То же
Уральск	51°15'	36				23.2				То же
Урда	48°15'	4	23.03			18,8				То же
Фурманово	49°40'	10	22.03	62		38.2	34.45		6.28	То же
Кара-Тюбе	49°39'80					19.7	62.4		5.49	То же
Новая Казанка	49°0'	0	20.03	76	49	9.8	75.8		6.4	То же
Южный песчан. ЛЭР	48°30'	-10	22.03	73		4.7	67.0		7.2	То же
Сев.-вост. песчан. ЛЭР	48°75'	-5				12.5	70.1		6.36	То же
Байгазы	49°00'	0								То же
Бийрюк-Тайсуган	48°40'	50				14				То же
Ергени	46°20'	0	1.03			10		77,8	6.38	Денисов и др., 1977
Соль-Илецкий р-н	51°00'	250	27.03	108	104.2			85.6	7.33	Шевлюк с соавт., 1999
Сталинград. обл.	49°00'	150	4.03	70	70			54.17		Лавровский, Шатас, 1948
Аральский р-н	45°20'	50	5.03	92.5	105	3.7*			7.4	Никитина, 1960
Астраханская обл.	49°00'	0	2.02	91	78	18,7				Тропин, Кондрашкин, 1959
Гурьевская обл.	47°30'	-20		80						Ралль, 1936 по Никитиной, 1960

Место	Географ. широта	Высота местности, м	Дата пробуждения	Дней активности		Экз./га	% самок		СЧЭ	Автор
				взрослых	сеголеток		размнож.	беременных		
Сев.-восток Ростовской обл.	47°00'	100		86	90					Никитина, 1960
Ставрополье	45°00'			80					6.0	Никитина, 1960
Южный Устюрт	°50'					1–2		60	5.5	Реймов, Карабев, 1988
Челкар	47°40'	200	25.03			32				Гарбузов, Варшавский, 1970
Калмыкия	46°30'	100	19.02			15.6	68.1			Никитина, 1960 Куницын, 1961
Кустанайская обл.	53°00'	200							8.7	Кыдырбаев, 1980
Аскания Нова	46°30'	100				1–4				Полищук, 2003
Приднестровье	49°30'	200		150			95.4		7.0	Горбенко, 1988

* взрослые

Таблица 251. Характеристика частей ареала малого суслика (нд – нет данных)

Показатель	Пессимум на севере ареала	Оптимум в центре ареала	Субоптимум в центре ареала	Пессимум на юге ареала
Северная широта	51°	47°30' – 50°18'	43°30' – 51°12'	45°18' – 49°06'
Высота местности, м	250	10–200	0–100	0–100
Экз./га	До 10	35.8	15.89	7.22
Дата пробуждения	27.03	23.03	9.03	16.03
Длина периода активности взрослых, дней	108–150	71.3	83	82
То же сеголеток	104	54	63.5	76
% размн. самок	нд	49.52	65.2	75.5
% берем. самок	85.6	56.5	66	60
СЧЭ	8.0	6.30	6.50	6.76
% резорбции эмбрионов	нд	3.5	3.2	2.42
% самок с резорбцией	нд	6	7	8.1

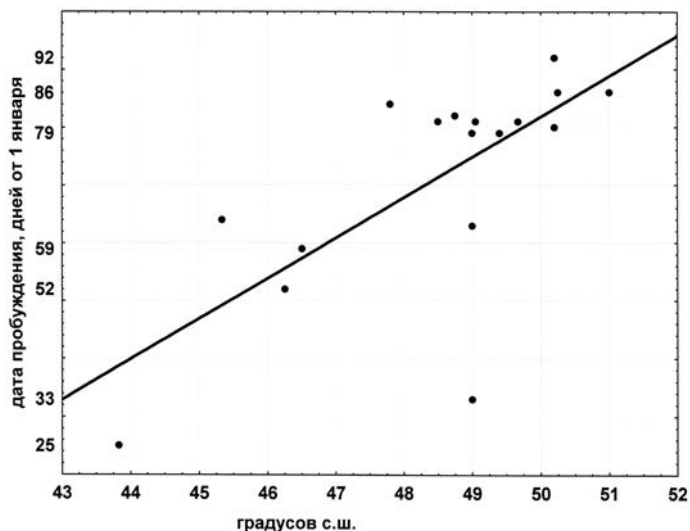


Рис. 197. Сроки пробуждения малого суслика от зимней спячки в различных частях ареала.

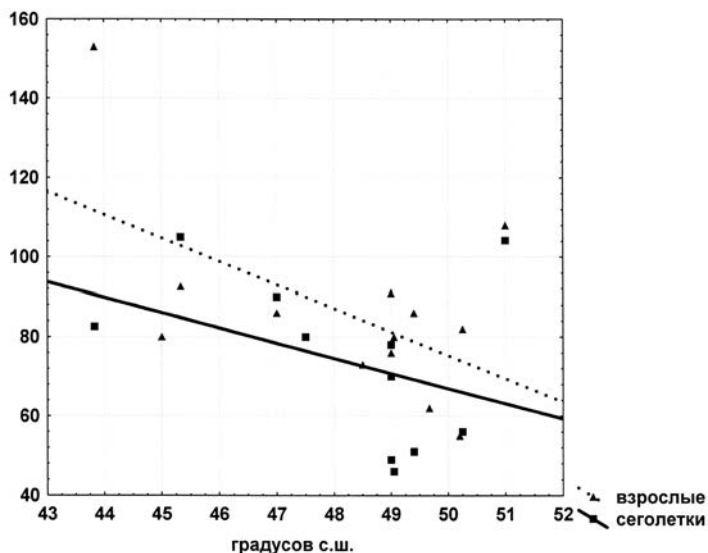


Рис. 198. Длина периодов активности (по оси ординат, дней) взрослых и сеголеток малых сусликов в днях в различных частях ареала.

достоверна и линейна: $r=0.7$, $p \leq 0.05$. Дата пробуждения тем раньше, чем выше температура воздуха весной и зимой. Так, для Западного Казахстана, по материалам зоологов УПЧС, связь даты пробуждения с температурой марта составляет $\eta=0.766$, $p \leq 0.05$ (рис. 135) и тем раньше, чем выше температура приземного слоя воздуха в период пробуждения. В Кизляре (Дагестан) дата пробуждения также зависит от температуры весны: $\eta=0.588$, $p \leq 0.05$ (по данным Добранравова, 1967).

Период активности зимовавших зверьков длиннее всего на севере ареала: 108–150 дней, в центре ареала – 71 день, в субоптимальных и южных песимальных участках – 82–83 дня (рис. 198). У сеголеток на севере ареала период активности велик (104 дня), в оптимуме минимален (54 дня), южнее составляет 64–76 дней. Связь широты местности с периодом

активности взрослых сусликов отрицательная, $r = -0.54$, $p \leq 0.05$, т.е. в в более высоких широтах (на севере) период активности короче. Длина периода активности и взрослых и сеголеток не связаны с датой пробуждения. На юге ареала значительно больше миграционная активность зверьков, т.к. растительность выгорает раньше (Никитина, 1960). Суточная активность суслика на юге ареала также меняется, из-за жары он чаще бывает активен на днём, а в сумерки или утром (Никитина, 1960).

1.9.2.3. Питание и жировые запасы

Численность сусликов во многом зависит от запаса кормов, даже в оптимуме ареала. Так, М. Р.– Д. Магомедов (1995) показал, что численность малого суслика зависит от урожая кормов в ц/га сухой массы при $r = 0.93$, $p \leq 0.05$ в оптимуме ареала (Джаныбекский район Зап. Казахской области) и при $r = 0.90$, $p \leq 0.05$ в субоптимальном участке ареала в Дагестане. Если в питании малого суслика, список кормов которого насчитывает более 60 видов, на большей части ареала важнейшую роль играет живородящий мятлик *Poa bulbosa*, то на юге ареала, в Северном Приаралье и южнее этот злак становится редким, так что малому суслику приходится переходить на другие корма. Основу в питании вида на юге ареала составляют мортуки и солянки эбелек *Ceratocarpus arenarius*. Зверьки на юге ареала залегают в спячку менее упитанными. Так, вес тела перед залеганием в спячку составлял у сеголеток в Северном Приаралье 159.8 г, в Азово-Черноморском районе – 170–180 г, на северном Кавказе – 164, в Западно-Казахстанской области – 250, в Акюбинской области – 320–350 г (Никитина, 1960). В Приднепровье малый суслик в середине июня имеет вес в среднем 230 г (Горбенко, 1988).

1.9.2.4. Состав популяции

В оптимальных биотопах оптимального участка ареала (Джаныбек, Западно-Казахстанская область, Магомедов, 1981; Абагуров, Магомедов, 1982) доля сеголеток в популяции малого суслика во влажные годы выше, чем в сухие: 77.2% против 50.5%, а в участках менее благоприятных на том же стационаре гораздо выше в сухие годы (влажные годы – 22.4%, сухие – 64.7%). В целом в оптимуме ареала во влажный год 49.8% сеголеток, а в сухой – 57.6%, среднее для стационара 53.7%. В субоптимальных участках ареала (Чёрные Земли, Астраханская область) соответствующий показатель составляет 26.5%, в пессимуме на Северном Приаралье – 50.4–59.7%, в среднем 55.05%. Процент однолеток в оптимуме ареала в наиболее благоприятный год составил 82.7%, в субоптимуме ареала (Сталинградская обл.) – 47.2%, в пессимуме (Северное Приаралье) – 51.8%. Таким образом, в оптимуме и пессимуме ареала доля сеголеток и однолеток на следующий год выше, чем в субоптимальных участках ареала. Возможно, это объясняется хорошим выживанием молодняка в первое лето и первую зиму жизни в оптимуме ареала, а в пессимуме – повышенной убылью более взрослой части популяции.

1.9.2.5. Размножение

Выводок минимален в оптимальной части ареала, на 48–50° с. ш. и на высоте местности 10–40 м над у.м. Связь размера выводка (y) с географической широтой местности (x) имеет вид вогнутой параболы с минимумом в средней части: $y = 257.097 - 10.34x + 0.167x^2$, $p \leq 0.95$; все коэффициенты при x достоверны при $p \leq 0.001$. Связь величины выводка с высотой местности в м может быть описана линейной функцией при $r = 0.66$ ($p \leq 0.95$) – чем больше высота местности, тем больше выводок. Это в целом отражает то, что на периферии ареала размер выводка увеличивается (Гарбузов, Варшавский 1970). В отличие от жёлтого суслика, размер выводка не уменьшается от севера к югу ареала, но, как и у жёлтого суслика, меньше в оптимуме и больше – в пессимуме ареала. Только на юге Устьюрта (Реймов, Карабеков, 1988) в крайне пессимальном участке ареала размер выводка уменьшен до 5.5,

что может быть связано с аналогичным падением уровня размножения в условиях крайне низкой численности малого суслика в Волго-Уральских песках (см. выше).

Резорбция эмбрионов может быть различной; в районах субоптимума и оптимума она составляет обычно 3–5%, в пессимуме ареала на юге Западно-Казахстанской области и на юге Устьюрта – 6–9.6%, на Северном Кавказе – 11% (Калабухов, Раевский, 1936), в Сальских степях (Лисицын, Карпушев, 1957, цит. по: Млекопитающие Казахстана, 1969) – 3.3%. Причины резорбции авторы видят в случае холодной весны с глубоким промерзанием почвы, в крайне сухом, жарком лете (Млекопитающие Казахстана, 1969). в случае, если самки очень худые после спячки, явно больные, старше 5 лет, с большим количеством гельминтов (Варшавский, Крылова, 1939).

Процент размножающихся и беременных самок, как правило, выше в пессимальных и ниже – в оптимальных условиях при высокой плотности. Значительное воздействие уровня плотности на интенсивность размножения было показано выше. На западе ареала, в Приднестровье, процент размножающихся самок достигает 95.4%. Подобные показатели наблюдаются во многих частях ареала в отдельные годы, но многолетние средние обычно значительно ниже. Так, процент размножающихся самок в оптимуме ареала (Джаныбек Западно-Казахстанской области) составляет в среднем 56.5%. При высокой плотности (81–100 экз./га) этот показатель падает здесь до 30%, а при более низкой численности превышает 80%. В оптимальных участках Фурмановского и Джамбейтинского районов той же области показатель низок (34.5–45.7%), хотя плотность суслика обычно не выше 50–90 экз./га, а в субоптимуме ареала (Чапаевский, Кара-Тюбинский районы) – возрастает до 62.4–68.7%, в ещё худших условиях (Южный песчаный ЛЭР; Калмыкия) составляет 67–68.7%. В Ергенях, в северо-восточном ЛЭР ещё выше: 70.1–77.8%. В пессимумах по окраинам ареала процент размножающихся самок максимален: на севере ареала 85.6%, на западе – 95.4% (табл. 251).

В случае неблагоприятных условий в оптимуме ареала параметры размножения колеблются меньше, чем в пессимуме. Так, в Западно-Казахстанской области (по В.Л. Шевченко, 1965) в оптимальном участке ареала в год со средними условиями существования малого суслика (1965) размножалось 95.3% самок, при среднем числе эмбрионов (СЧЭ), равном 7, ПИР =677. В год с сильным весенним похолоданием (1964) соответствующие показатели составили 39%, 6.13 и 239.1. Таким образом, продуктивность популяции составила в неблагоприятный год 26.3% от результатов года со средними условиями. В той же области, в субоптимальном участке в год со средними условиями размножалось 65.2% самок при СЧЭ=6.5 ПИР составил 423.6 на 100 самок, тогда как в неблагоприятный год там же показатели размножения были ниже: соответственно 42%, 5.45 и 228.9, т. е. в субоптимуме при неблагоприятных условиях размножение снизилось, составив 54.04% от среднего уровня. Наконец, в участке пессимума в той же области в год со средними условиями размножалось 87.7% самок при СЧЭ=6.7 и ПИР=587.1 эмбрион на 100 самок, т. е. в неблагоприятный год продукция популяции составила всего 18.1% от продукции среднего по условиям года. Таким образом, в условиях пессимума популяция даёт более сильный спад размножения в ответ на неблагоприятные условия, чем в условиях субоптимума и оптимума.

1.9.2.6. Заключение к разделу о различиях популяций в разных частях ареала малого суслика

В аридных и полуаридных ландшафтах условия обитания наземных беличьих в южных частях ареалов отличаются следующими особенностями: 1) на юге весной и летом бывает более короткий день, чем на севере; 2) на юге раньше наступает тепло, раньше начинается вегетация растений и раньше пробуждаются суслики; 3) на юге раньше начинается размножение; 4) в пессимуме ареала на юге ареала увеличивается интенсивность размножения (% размножающихся самок), а СЧЭ максимально в пессимальных и минимально –

в оптимальных участках ареала; 5) в южном пессимуме ареалов изменяется биотопическое размещение зверьков, они чаще селятся в более влажных участках, понижениях рельефа и на нижних частях склонов, тогда как в более северных участках больше тяготеют к возвышенным частям рельефа; 6) на юге ареала у сусликов меняется суточная активность, они чаще, особенно летом, бывают активными в сумерки, а в середине дня не выходят из нор, тогда как в центре и на севере ареала ведут преимущественно дневной образ жизни. 7) изменяется состав кормов, у малого суслика доминирование в питании живородящего мятлика сменяется на доминирование мортуков и солянок; безусловно, меняется химический состав и содержание воды в растениях, хотя специальных работ в этом направлении не проводилось; 8) из-за более раннего выгорания растительности при более жарком климате на юге ареалов суслики, особенно сеголетки, имеют более короткий период наживки и раньше залегают в спячку; 9) на юге ареала размножение сусликов идёт более интенсивно, а смертность молодых повышена. 10) доля сеголеток в пессимальных участках ареала повышена; 11) средний возраст зверьков в южных популяциях меньше; 12) зимняя смертность зверьков в южных частях ареала повышена из-за худшей наживки; 13) резорбция эмбрионов происходит по-разному, но всё же на юге ареала, в худших условиях, она выше. Все эти причины, а особенно слишком жаркие для малого суслика температуры, раннее высыхание и выгорание растительности приводят к невосполнимому сокращению численности и гибели зверьков на юге ареала. Из-за этого обитание малого суслика на более южных территориях становится невозможным.

1.9.3. Песчанки

1.9.3.1. Состав гильдий песчанок и состояние их популяций в различных частях ареалов на территории Средней Азии и Казахстана

При составлении этого раздела были использованы как собственные, так и литературные данные, б.ч. монографии «Млекопитающие Казахстана...», 1978 и «Зайцеобразные и грызуны...», 2005, а также отдельные более мелкие публикации. Цифровые характеристики частей популяций песчанок представлены в табл. 252–255.

В целом тамарисковую песчанку следует считать наиболее мезофильным видом среди песчанок, приуроченным как к супесным, так и песчаным грунтам. Полуденная песчанка – выраженный псаммофил, большая песчанка обитает на различных, часто плотных грунтах, оба вида широко распространены на рассматриваемой территории. Краснохвостая песчанка – наиболее южный вид, псаммофил, способный существовать в условиях значительной жары и сухости. На севере и северо-западе рассматриваемого региона обитают два вида – тамарисковая и полуденная песчанки (Предкавказье, правобережье Волги, Волго-Уральские пески). Тамарисковая песчанка доминирует по северной половине Волго-Уральских песков и в пойме р. Урал (многолетняя средняя до 10 экз./га). Полуденная песчанка преобладает южнее, в центре и на юге Волго-Уральских песков (до 5 экз./га). Большая и краснохвостая песчанки практически не обитают на правобережье р. Урал, хотя жили там 200–300 лет назад и в последние годы активно туда проникают. В Зауралье многолетняя средняя численность тамарисковой песчанки в средней части составляет 2–3 экз./га, полуденная песчанка – субдоминант (до 1 экз./га). В южном Зауралье появляется и быстро становится многочисленной большая песчанка (до 20 экз./га), тамарисковая песчанка – субдоминант, краснохвостая и полуденная песчанки малочисленны. Южнее, в Урало-Эмбинском междуречье, в пределах Гурьевской области, доминирование большой песчанки усиливается, но возрастает до 5–10 экз./га и численность краснохвостой песчанки. На Иргиз-Тургайской озёрной равнине доминирует тамарисковая песчанка (до 10 экз./га), полуденная песчанка – субдоминант (до 5 экз./га).

В горах Устюрта численность краснохвостых песчанок возрастает до 11–20 экз./га, на равнине – до 5. Полуденная песчанка распределена неравномерно, местами её много (до 20

Таблица 252. Характеристика популяций тамарисковой песчанки в различных частях ареала (параметры размножения относятся к месяцу максимального размножения; ПИР рассчитан нами по данным авторов)

Часть ареала	Градусов с. ш.	Многолет. средняя чис-ть осенью	СЧЭ	ИР	ПИР	Прирост	Выжи-вание	Авторы
Западно-Каз. обл. оптимальные участки	48°	8.5	6.1	33.8	507.1	2.17	0.61	УПЧС
Там же, средней оптимальности	47°30'	6.1	5.2	35.2	182.6	2.24	0.56	То же
Там же, мало благопр.	47°30'	5.08	5.6	38.5	217.4	3.71	0.53	То же
Там же, пессимум	47°	4.5	5.2	38.5	199.9	4.28	0.78	То же
Бетпақдала	45°	Редка	–	43	–	–	–	Млекоп. Каз., 1978
Северо-Восточ. Прикаспий	47°	–	5,1	–	–	–	–	То же
Северные Кызылкумы	44°	0.30	–	–	–	0.925	1.025	Ротшильд с соавт. 1967
Аму-дарьинский зап-к, Туркмения. Пессимум	43°	3.8	5.0	25.0	125.0	–	–	Зайце-обр... 2005

экз./100 лс при учёте ловушками Геро). В Северном Приаралье численность большой песчанки составляет около 5, местами – до 10 экз./га, численность краснохвостой, полуденной и тамарисковой песчанок меньше, по 1–2 экз./га. Южнее, в Туркмении, в гильдии песчанок значительно возрастает роль полуденной и краснохвостой песчанок. В Кызыл-Кумах доминирует большая песчанка, численность краснохвостой и полуденной песчанок относительно невелика (менее 1.7 на 100 лс Геро). Тамарисковая песчанка приурочена здесь и южнее почти исключительно к поймам крупных рек и увлажнённым понижениям, старым руслам, заросшим кустарниками. В этих, занимающих относительно малую часть территории местообитаниях численность её довольно велика (до 30% попадания в ловушки Геро). На севере Каракумов доминирует полуденная песчанка, её численность 15 (до 60) экз./га, краснохвостой около 3 экз./га, большой песчанки меньше (1.87–4.3). На северо-западе Туркмении местами преобладает полуденная песчанка (6.4 экз./га), нередко краснохвостая песчанка (3–5.5 экз./га), большая песчанка – субдоминант (3–3.5). В Юго-Западных Каракумах доминирует краснохвостая песчанка (8.7 экз./га), полуденная и большая песчанка – субдоминанты, их многолетняя средняя численность составляет соответственно 5.8 и 3.7–4.7 экз./га, численность последнего вида неустойчива. В Центральных Каракумах ещё более чётко доминирует краснохвостая песчанка (15 экз./га), довольно много полуденной песчанки (8), большая песчанка – субдоминант, её численность составляет 4.5–5.6 экз./га.. На большей

части территории Юго-Восточных Каракумов доминирует большая песчанка (8.9 экз./га), иногда периоды высокой её численности длятся до 30 лет; краснохвостая песчанка – субдоминант (5.9 экз./га), немного и полуденной песчанки. На востоке Юго-Восточных Каракумов большой песчанки становится меньше (3 экз./га, начинает преобладать полуденная песчанка (17 экз./га); многочисленна также краснохвостая песчанка (11.5 экз./га).

В Копетдаге выявлены локальные поселения больших песчанок (6.4 экз./га), но доминирует везде краснохвостая песчанка (18 экз./га). В Южной Туркмении (Бадхыз, Карабиль) большая и краснохвостая песчанки имеют сходную численность (по 5–6 экз./га). В оазисах Туркмении численность песчанок, особенно большой, невелика. В Муюнкумах и Чу-Таласском междуречье тамарисковых песчанок довольно мало, доминирует полуденная песчанка (12–16 экз./100 лс Геро), много больших песчанок (11 экз./га). В Южном Прибалхашье преобладают полуденная песчанка (10–20 экз./100 лс Геро), краснохвостая песчанка (5–10 экз./га); довольно много и больших песчанок, местами они доминируют.

В итоге можно выделить оптимальные (по преобладанию территорий с высокой численностью и доминированием над другими видами песчанок) районы для видов: большая песчанка: западный участок – Северо-Восточный Прикаспий к северу и югу от нижнего течения р. Эмба, на северо-восток от Аральского моря. 2) наиболее крупный центральный район к югу от Приаральских Каракумов, междуречье Сыр- и Аму-Дарьи, Юго-Восточные Кара-Кумы и Теджен-Мургабское междуречье. 3) восточный участок – Муюнкумы, Чу-Таласское междуречье, южное Прибалхашье и нижнее течение р. Или. Полуденная песчанка: можно выделить три участка ареала с повышенной численностью и доминированием вида: 1) западный участок – Волго-Уральские пески, юг и центр, и Приаральские Каракумы (до 5 экз./га), 2) центральный участок – Юго-Восточные Каракумы и 3) восточный участок – Муюнкумы, Чу-Таласское междуречье, южное Прибалхашье и нижнее течение р. Или. Тамарисковая песчанка – Волго-Уральские пески (северная половина), пойма нижнего течения р. Урал и поймы рек Аму- и Сыр-Дарьи. Краснохвостая песчанка – два участка: 1) западный участок (Центральные Каракумы, Копетдаг) и 2) юго-восточный участок (Бадхыз, Карабиль). Ввиду лабильности численности вида в отдельные годы (например, в 50-х гг. XX в.) численность может резко возрастать и в других местах, где обычно держится на среднем уровне (например, Красноводский полуостров).

1.9.3.1.1. Особенности популяций песчанок в северных и южных участках ареала

1.9.3.1.1.1. Фенология

Фенология животных тесно связана с климатическими условиями местности. В этой стороне их жизни ярче всего проявляется значение географического положения данной части ареала.

Сезон размножения. Для тамарисковой песчанки данные для сравнения имеются только по Западно-Казахстанской области. На северной кромке Волго-Уральских песков первые кормящие самки появляются здесь в более поздние сроки (17 апреля против 13–15 апреля на юге), как и первые активные сеголетки (16 против 5–6 мая на юге). У полуденной песчанки длина периода размножения на юге ареала больше, чем на севере и составляет на широте 45–48°с. ш. 7.2 месяца (по трём участкам), а на юге у 38–44°с. ш.) – 10 месяцев (по трём участкам ареала). У большой песчанки длина периода размножения на юге ареала в пределах рассматриваемой территории оказывается, как и у других видов песчанок, длиннее, чем на севере. Так, длина периода размножения по трём более северным, расположенным на широтах 45–48°с. ш., составляет 8.6 мес., а по трём участкам наблюдений на широтах 42–44°с. ш., – 9.3 месяца. Если считать начало и конец периода размножения в количестве декад от 1 января года учёта, то получится, что на севере ареала (4 точки на широтах 45–48°с. ш.) размножение большой песчанки началось на 11-й декаде, а на юге (три точки, широты 38–44°с. ш.) – на 9-й декаде. Анало-

гично, конец размножения пришёлся на севере на 30-ю декаду, а на юг – на 28-ю. Таким образом, у большой песчанки размножение на юге ареала начинается и заканчивается раньше, чем на севере. При более детальном рассмотрении длина периода размножения у этого вида невелика на севере ареала (48°с. ш., юг Волго-Уральских песков) увеличивается к югу до 46°с. ш. и далее до 40°с. ш., приближаясь к круглогодичному; южнее обычно сезон размножения более короткий из-за увеличения летнего перерыва в размножении. На широте 48°с. ш. (Западно-Казахстанская область) есть спад в размножении летом, но перерыв не ежегоден; в Северных Кызылкумах (44°с. ш.) этот спад длится 1.8 месяца, в северной Туркмении, на широте около 40°с. ш. перерыв составляет три месяца, южнее, на 38°с. ш. (Юго-Восточная Туркмения) – уже 4 месяца. У краснохвостой песчанки период размножения в более северной части ареала (на широте 41–42°с. ш.) на Устюрте, в Западных Каракумах составляет 4–9 месяцев, в среднем 6.6, а в южной части – у 36°с. ш. – до 12 месяцев, т. е. сезон размножения на юге ареала у этого вида также длится дольше. Максимальный процент беременных самок на севере ареала (41–43°с. ш.) наблюдается в марте – апреле (Северный Прикаспий) или в апреле – мае (Северное Приаралье), тогда как на юге (36°с. ш.) в Южной Туркмении – в мае-июне.

Таким образом, на юге ареалов, где раньше наступает тепло и раньше начинается вегетация растений, у песчанок сезон размножения начинается раньше: у полуденной и большой песчанок длина периода размножения с севера на юг увеличивается примерно на 0.5–0.7 мес. на каждый градус широты, у краснохвостой песчанки – ещё больше (1 месяц на 1 градус широты). У большой песчанки число декад с высокой частотой беременности самок растёт к югу примерно на две недели на 1 градус широты, а сроки начала и конца размножения сдвигаются на более ранний срок к югу со скоростью около 6 дней на 1 градус широты. Соответственно, на юге раньше начинается выгорание кормовых растений, и конец периода размножения на юге наступает раньше, чем на севере. Длина периода размножения на юге больше, чем на севере, возможно, в большой мере за счёт более длинного периода летнего перерыва.

1.9.3.1.2. Прирост и выживание

Для тамарисковой песчанки (табл. 252) мы располагаем данными только по Западно-Казахстанской области и 4 участкам в других частях ареала. Здесь на севере в участках оптимума (право- и левобережные поймы р. Урал) выживание довольно высоко (0.61), прирост минимален (2.17). На севере Волго-Уральских песков выживание и прирост средние (выживание 0.54, прирост 3.0), а на юге и выживание, и прирост максимальные (выживание 0.78, прирост 4.28). В Северных Кызылкумах (рассчитано по: Ротшильд с соавт., 1967) эта песчанка живёт только в поймах крупных рек, на старых руслах и в других относительно влажных местообитаниях; её выживание здесь в среднем лучше, чем в пойме р. Урал (1.025, такое выживание на р. Урал бывает лишь в некоторых участках поймы); прирост, т. е. изменение численности за летний период меньше, чем за зимне-весенний и составляет 0.925. Возможно, такое соотношение показателей зимнего выживания и прироста характерно для условий пойм крупных рек и особенно ярко выражено на юге ареала, где контраст аридных условий плакоров и пойм особенно заметен, а для самих пойм на юге характерны более высокие температуры при высокой влажности. Для полуденной песчанки (табл. 253) сравниваются те же районы. В центре Волго-Уральских песков выживание вида довольно высокое, 0.89–0.67, а прирост мал (2.74). К северным окраинам песков выживание падает до 0.41, а прирост возрастает до 4.51. В Северных Кызылкумах выживание полуденной песчанки такое же, как в центре Волго-Уральских песков (0.7), а прирост больше (4.21). У большой песчанки (табл. 254) на северо-западе ареала (47°с. ш.), где происходит активная реколонизация территории, выживание зверьков очень мало (0.293), а прирост велик – 4.58.

На востоке изучаемой территории в районе бассейна р. Или, в Прибалхашье, где условия благоприятны (широта местности 45°с. ш.), выживание довольно высоко (0.55–0.73). В Прикаспии и в Зааралье (около 44°с. ш.) на территориях, где многолетняя средняя численность вида составляет осенью до 3 экз./га, выживание составляет 0.49, а прирост 1.27. На тех же территориях на участках с более высокой численностью (3–4 экз./га) выживание хуже – 0.34, а прирост выше – 2.7. В Северных Кызылкумах (около 44°с. ш.) выживание максимально (0.765), а прирост равен 1.343. Таким образом, у большой песчанки хуже всего выживание и больше всего прирост на северо-западе, в активно заселяемой части ареала. Южнее, на 45°с. ш., выживание улучшается, а по приросту ничего сказать нельзя, т.к. данных нет. Ещё южнее, на 44°с. ш., в зависимости от уровня численности могут встречаться участки с лучшими или худшими показателями выживания и прироста. Для краснохвостой песчанки (табл. 254) выживание и прирост известны только для Западно-Казахстанской области и Северных Кызылкумов, в обоих случаях это участки низкой численности зверьков. На северо-западе ареала у этого вида, как и у большой песчанки, резко снижено выживание (0.28), а прирост средний – 3.4, вследствие чего численность зверька не возрастает столь интенсивно, как у большой песчанки. В более южном участке ареала эти показатели примерно такие же (выживание 0.344, прирост 3.1).

1.9.3.1.1.3. Размножение

Для характеристики размножения песчанок использовали такие его параметры как ИР – интенсивность размножения, процент беременных самок в месяц максимального размножения, СЧЭ – размер выводка, среднее число эмбрионов на 1 беременную самку, ПИР – условный показатель интенсивности размножения в популяции (ИР х СЧЭ). Говоря о стратегии размножения песчанок, следует выделить стратегии негативной и позитивной интенсификации размножения – рост параметров размножения при позитивной и уменьшение – при негативной. Эти понятия чаще всего имеет смысл сравнивать при выяснении роли плотности в регуляции размножения. Позитивная интенсификация обычно встречается в случае улучшения условий в местах, где численность невысока и не приводит к перенаселению; негативная интенсификация отражает отрицательное (авторегуляторное) воздействие плотности популяции на размножение. У тамарисковой песчанки СЧЭ на севере ареала в пойме р. Урал максимально (6.12), в центре Волго-Уральских песков минимально – 4.5, а в Туркмении среднее – 5.0. ПИР минимален в Амударьинском заповеднике Туркмении (125), как и процент беременных самок (25.0). У полуденной песчанки наименьшее СЧЭ было выявлено в центре Волго-Уральских песков (48°с. ш.) и в Восточном Предкавказье (45°с. ш.) – 4.9–4.97; 5 – в Северо-Западном Прикаспии (47°с. ш.), Северном Приаралье (48°с. ш.) и в Южных Кызылкумах (41°с. ш.); около 5.2–5.4 СЧЭ составлял на северо-восточной окраине Волго-Уральских песков (49°с. ш.) и в Амударьинском заповеднике (39°с. ш.), больше – 5.5–5.6 – в остальных частях Волго-Уральских песков (48°с. ш.). Максимальный размер выводка в 5.8–6 эмбрионов на 1 самку характерен для Юго-Восточных Каракумов (37°с. ш.), Южного Прибалхашья (45°с. ш.) и Северо-Восточных Кызылкумов (44°с. ш.). Таким образом, четкой связи плодовитости с географической широтой для этого вида проследить не удастся. Процент беременных самок ИР и ПИР были минимальны на северо-восточной окраине Волго-Уральских песков (28.2% и 147.4), максимальны – на северо-западе и севере Волго-Уральских песков (42.2–46.6% и 234.7–239.3) и в Северном Приаралье (47.1% и 235.5). Для большой песчанки также не выявлено связи СЧЭ с широтой местности: этот показатель составляет для 4 точек юга ареала (42–44°с. ш.) 6.34, а для 4 более северных точек – 6.4. ИР и ПИР слабо увеличены на юге ареала (соответственно 55.7% и 353.4 по 4 точкам) против более северных популяций (49.6% и 337.38 также по 4 точкам). У большой песчанки ИР и ПИР в месяц максимального размножения ниже там, где вид многочислен и доминирует (на юге рассмотренной части ареала). Так, в Западно-Казахстанской области и Северо-Восточном Прикаспии СЧЭ составляет в среднем по 2 участкам 6.6, процент беременных самок ИР – 37.8%,

ПИР – 245. При этом в участке активного расселения ПИР максимален (431). В средней части ареала (Мангышлак, Устюрт, Северное Приаралье) по трём участкам соответствующие показатели составляют 6.63, 41.85% и 277; на юге ареала по двум участкам – 6.3, 28.7% и 180.8. Из приведённых данных можно заключить, что размножение идёт наиболее интенсивно в центральной части ареала, а к северу и югу снижается. Численность при этом ниже всего на севере ареала и выше всего – в южных участках ареала (из тех, по которым мы располагаем материалом). У краснохвостой песчанки размер СЧЭ не меняется чётко в зависимости от широты местности. Другие показатели – ИР и ПИР – слабо возрастают на севере ареала по сравнению с югом: на широтах 45–49°с. ш. ИР=37.1%, а ПИР=244, тогда как на широтах 38–44°с. ш. – соответственно 36.6 и 238.7.

Таким образом, имеющиеся данные по четырём видам песчанок не дают оснований считать, что показатели их размножения, как и показатели выживания и прироста, достоверно меняются в зависимости от широты местности.

1.9.3.1.1.4. Связь уровня оптимальности участков ареалов песчанок и состояния популяций в них

Как правило, в оптимальных участках своего ареала песчанки доминируют и в гильдии песчанок. Исключение составляет тамарисковая песчанка, которая в центре и на юге ареала достигает высокой численности и доминирования только в небольших по площади биотопах (поймы и понижения рельефа), а на обширных пространствах плакоров малочисленна или отсутствует. В Западно-Казахстанской области, где оптимум ареала этой песчанки располагается в пойме р. Урал, выживание зверьков довольно высоко (табл. 252), прирост минимален, численность стабильна. На севере Волго-Уральских песков в точках средней благоприятности для вида численность тамарисковой песчанки довольно высока, вид продолжает доминировать, но выживание ухудшено, прирост возрастает. В пессимуме этого участка ареала, в центре Волго-Уральских песков (Южный песчаный район) выживание и прирост максимальны, но численность мала. Таким образом, наиболее обычные характеристики пессимальности участка ареала, когда низкая численность сопровождается плохим выживанием, здесь не вполне выражены. По-видимому, для ареала вида в целом этот участок не является пессимальным. В целом по всем данным по ареалу вида показатели размножения оказываются тем выше, чем выше многолетняя средняя численность (позитивная интенсификация размножения). Наиболее пессимальной из известных авторам точек оказался Аму-Дарьинский заповедник в Туркмении, где снижены и численность, и размножение.

У полуденной песчанки (табл. 253) в Западно-Казахстанской области оптимум ареала в центре Волго-Уральских песков характеризуется максимальной численностью, высоким выживанием и высоким приростом. Показатели размножения у полуденной песчанки заметно не связаны с плотностью популяции, и отсюда – с участками оптимума или пессимума. По всей вероятности, колебания параметров размножения связаны с местными колебаниями условий обитания.

У большой песчанки (табл. 254) в оптимуме ареала с численностью в 9–11 экз./га (Прибалхашье, низовья Или) размножение идёт менее интенсивно (ПИР=294 по 2 точкам), чем в других местах, в средних условиях в Северо-Восточном Прикаспии, Приаральских Каракумах, на полуострове Мангышлак – более интенсивно (ПИР=323 по 3 точкам), как и в участках с минимальной численностью (плотностью) в Центральных Кызылкумах и на равнине Дарьялык-Такыр (ПИР=320). На северо-западе ареала с быстро растущей плотностью и расширением ареала размножение в рассматриваемый период идёт наиболее интенсивно (ПИР=431). Таким образом, за исключением участка расселения, у этого вида имеет место негативная интенсификация размножения: чем больше численность, тем менее интенсивно размножаются зверьки.

У краснохвостой песчанки (табл. 255) на северо-западе ареала в зоне расселения вида условия пессимальны; здесь, как и в оптимуме на юге Туркмении, размножение идёт отно-

Таблица 253. Характеристика популяций полуденной песчанки в различных частях ареала (параметры размножения относятся к месяцу максимального размножения; ПИР рассчитан нами по данным авторов)

Часть ареала	Градусов с. ш.	Многолет. средняя чис-ть осенью	СЧЭ	ИР	ПИР	Прирост	Выживание	Авторы
Западно-Каз. обл. оптимальные участки	48°	4.97	5.6	37.6	209.2	2.74	0.67	УПЧС
Там же, средней оптимальности	47°30'	2,1	5.5	42.6	234.7	3.77	0.75	То же
Там же, мало благопр.	47°30'	1.4	5.2	28.2	147.4	5.52	0.89	То же
Там же, пессимум	47°	1.27	5.6	42.17	239.3	4.51	0.41	То же
Восточное Предкавказье	44°	–	4.9	41.6	203.8	–	–	То же
Северо-Восточ. Прикаспий	47°	–	5.0	31	158	–	–	Млекоп. Каз., 1978
Северное Приаралье	48°	–	5	47.1	235.5	–	–	То же
Северо-Вост. Кызылкумы	44°	–	6	32.7	196.2	–	–	То же
Южные Кызылкумы	41°	–	5	35.6	178	–	–	То же
Северные Кызылкумы	44°	3.86	–	–	–	4.21	0.70	Ротшильд с соавт. 1967
Аму-дарьинский зап-к, Туркмения. Пессимум	39°	–	5.2	50.0	266.0	–	–	Зайцеобр... 2005

сительно слабо. Наиболее активно зверьки размножаются в оптимальном участке в центре ареала. Можно предполагать, что более слабое размножение краснохвостой песчанки на севере ареала объясняется недостатком ресурсов, а в участке оптимума на юге ареала – экономизацией размножения.

Таким образом, в гильдии песчанок не наблюдается четкой и везде одинаковой связи размножения с численностью. Это, скорее всего, говорит об отсутствии развитой авторегуляции численности в этой гильдии. С другой стороны, такие результаты могут быть связаны с недостатком данных и их разрозненностью, поскольку они собирались разными авторами и с различными целями, поэтому выводы следует считать предварительными. Специальные исследования могли бы уточнить наши заключения.

1.9.3.1.1.5. Заключение к разделу 1.9.3 о песчанках

Песчанки, как было показано ранее (ч. 1 и 2), успешно разделяют экологические ниши по территории, биотопам, питанию, суточной активности и т. д. На территории Западно-Казах-

Таблица 254. Характеристика популяций большой песчанки в различных частях ареала (параметры размножения относятся к месяцу максимального размножения; ПИР рассчитан нами по данным авторов)

Часть ареала	Градусов с. ш.	Многолет. средняя чис-ть осенью	СЧЭ	ИР	ПИР	При-рост	Выжи-вание	Авторы
Западно-Каз. обл., юго-восток	48°	25	6.6	47	431	–	–	УПЧС
Центральные Кызылкумы	42°	Около 3	5.6	52.6	294.6	–	–	Млекоп. Каз., 1978
Приральские Каракумы	47°	7.5	6.6	55.3	365	–	–	То же
Северо-Восточ. Прикаспий, всего	47°	6.9	6.6	46.8	308.9	–	–	То же
Урало-Эмбинское междуречье	48°	2,5	–	–	–	0.79	0.54	То же
Район соровых впадин	45°	4.0	–	–	–	1.84	0.45	То же
Прикаспийские Каракумы	46°	2.8	–	–	–	1.3	0.43	То же
Южно-Эмбинская равнина	47°	3.2	–	–	–	1.59	0.40	То же
Западный Устюрт	43°	2.5	–	–	–	0.58	0.63	То же
П-в Мангышлак	44°	6.9	6.2	47.7	295.7	–	–	То же
Равнина Дарьялык-Такыр	42°	2,8	6.6	52.5	346.5	–	–	То же
Арыськум	43°	3.0	–	–	–	2.93	0.50	То же
Жанадарья	44°	3.8	–	–	–	3.63	0.24	То же
Сев. Кызылкумы	43°	3.1	–	–	–	3.50	0.36	То же
Талды-Курганская обл.	46°	–	–	–	–	–	0.55	То же
Южные Кызылкумы	41°	–	–	–	–	–	–	То же
Алма-Атинская обл. Казахстана	43°	10	6.2	–	–	–	–	Камбулин, 1941
Северные Кызыл-Кумы	44°	–	6.95	70	487	1.343	0.715	Ротшильд с соавт. 1967

станской области обитает по несколько экологических популяций каждого вида песчанок. Эти популяции различаются по ряду экологических параметров (многолетний средний уровень численности, многолетний ход изменений численности, характер размножения, сезонный ход процессов (фенология), выживание, прирост, а также вариабольность этих показателей). Популяции различаются также по экологическим предпочтениям, вариан-

Таблица 255. Характеристика популяций краснохвостой песчанки в различных частях ареала (параметры размножения относятся к месяцу максимального размножения; ПИР рассчитан нами по данным авторов)

Часть ареала	Граду- сов с. ш.	Мно- голет. средняя чис-ть осенью	СЧЭ	ИР	ПИР	При- рост	Выжи- вание	Авторы
Западно-Каз. обл. все участки	48°	1–2	6.6	39	257.4	3.4	0.28	УПЧС
Северо-Восточ. Прикаспий	47°	–	6.4	36.5	233.6	–	–	Млекоп. Каз., 1978
Горный Мангышлак	43°	10–12	6.4	41.7	266.9	–	–	То же
Устюрт	44°	–	6.8	47.4	322.3	–	–	То же
Южный Устюрт	43°	–	6.7	36	241.1	–	–	То же
Северное Приаралье	48°	–	–	41.9	–	–	–	То же
Северные Кызылкумы	44°	0.18	–	–	–	3.096	0.344	Ротшильд с соавт. 1967
Северо-Западная Туркмения	40°	2.25	6.8	33	224	–	–	Зайцеобр... 2005
Центральные и Юго-Вост. Каракумы	38–39°	5.4	5.8	24.4	141.5	–	–	То же

там реакции на изменение абиотических условий и характеру зависимости от внешних воздействий. Различны также характеристики авторегуляторных воздействий. В отличие от малого суслика, у песчанок не выявлено чёткой зависимости параметров размножения, выживания и прироста от предшествующего уровня численности, или же эта зависимость проявляется лишь иногда и внешне незакономерно при исследовании воздействий как внутри одной популяции (стационара), так и при их сравнении. По-видимому, эта сниженная роль авторегуляции представляет собой специфическую особенность песчанок.

Мы рассмотрели особенности экологии 4-х видов песчанок в зависимости от широты местности. Так, на более южных широтах период размножения, как и у малого суслика, начинается раньше из-за более раннего наступления весны, и заканчивается раньше, так что появившееся потомство весенне-летней волны успевает вырасти до заметного выгорания растительности. Летний перерыв в размножении лучше выражен и длиннее в южной части ареала. Однако не удалось выявить чёткой зависимости интенсивности размножения, выживания или прироста от широты местности. Способность песчанок в тёплые зимние дни при малоснежье активно питаться на поверхности земли на юге ареала, вероятно, доставляет им свежую пищу и улучшает зимнее выживание. Лишение этой возможности на севере ареалов из-за более холодных зим и более высокого снежного покрова, вероятно, способствует большей зимней смертности (худшему выживанию) зверьков в северных частях ареала. На севере ареалов для песчанок значимо неблагоприятны холодные и многоснежные зимы, гололёды, которые вынуждают зверьков редко выходить на поверхность из нор и испытывать неблагоприятное воздействие дефицита тепла зимой, а также иногда, возможно, и летом, в период выращивания детёнышей.

Было выявлено также, что в местах интенсивного заселения новых территорий на северо-западе ареалов большой и краснохвостой песчанок зимнее выживание обоих видов резко снижено, вероятно, по тем же причинам. Авторегуляторные воздействия на зимнее выживание в данном случае, по-видимому, не имеют значения, т.к. выживание было низким у обоих видов, как у большой песчанки с её высокой численностью, так и у краснохвостой – с низкой. Высокая численность в участках реколонизации на северо-западе ареалов двух видов песчанок, которая делает возможной активное заселение новых территорий, достигается за счёт усиленного размножения, несмотря на высокую смертность зверьков. Для характеристики видов важно также, что только один из 4 видов песчанок (тамарисковая песчанка) на рассматриваемой территории переходит на юге ареала к стеногопному образу жизни. Это позволяет ей заселить обширные территории в центральной и южной частях ареала, где основная масса территории неблагоприятна для жизни вида.

Получены также характеристики основных параметров популяций песчанок в оптимальных и менее оптимальных участках ареала, а также в участках пессимума, главным образом на территории Западно-Казахстанской области. Улучшение выживания и менее интенсивный прирост численности популяции говорит об экономизации репродуктивных усилий популяции в оптимуме ареала, когда высокая численность достигается меньшими энергетическими затратами, чем в менее благоприятных участках ареала. В оптимуме ареала тренды численности и других экологических показателей, как правило, отсутствуют, изредка положительны. В пессимальных участках ареала выявлено довольно много различных трендов экологических показателей, чаще всего они отрицательны, т.е. отрицательное воздействие окружающих условий имеет тенденцию к усугублению.

Зависимость размножения и других параметров популяции от степени оптимальности территории аналогична таковой от многолетнего среднего уровня численности, т.к., по определению, оптимальные участки имеют максимальную плотность. У тамарисковой песчанки в оптимальных участках ареалов выявлена позитивная интенсификация размножения (чем ниже численность, тем менее интенсивно размножение), для полуденной песчанки данных нет, а у остальных видов – большой и краснохвостой песчанок выявлена негативная интенсификация размножения (чем ниже численность, тем активнее размножение). В какой-то мере это связано, вероятно, с большей ролью авторегуляции в жизни двух последних видов. Зимнее выживание во всех известных случаях улучшено в оптимуме ареала и хуже – в менее благоприятных участках, кроме пессимального участка ареала тамарисковой песчанки в центре Волго-Уральских песков, где выживание оказалось максимальным.

Ввиду отсутствия сопряжённых рядов численности, прироста, выживания и параметров размножения в разных частях ареалов эти данные следует считать предварительными.

1.9.4. Заключение к разделу 1.9

Для животных южного происхождения в Западно-Казахстанской области существуют маргинальные тепловые условия, что влияет на сроки активности (увеличенная длительность спячки, укороченный период активности) и длину сезона размножения. Это в некоторых случаях, по-видимому, снижает возможность принесения дополнительных выводков и размножения сеголеток. Создаются ограниченные условия для использования биотопов пустынными животными. Так, в Западном Казахстане мохноногий тушканчик использует только пески, а не плотные грунты, как это бывает в более южных частях его ареала (Шенброт с соавт., 1995), подобно тому как разноцветная ящурка *Eremias arguta* Pall. в центре ареала (Западный Казахстан) использует в основном глинистые грунты, но также и пески, а на северо-западе ареала – на юго-востоке Украины, в Румынии – только пески (разноцветная ящурка, 1993). Для северных видов в Западном Казахстане на южных окраинах ареалов сокращаются списки кормовых растений, у степных и полупустынных видов в пустыне снижается их продуктивность, кормовые качества – падает биомасса

зелёной массы, семян, плодов, луковиц. Животные более северного экологического облика вынуждены использовать менее подходящие корма (например, обыкновенная полёвка в Гурьевской области, Башенина, 1962). Особенно меняются фенологические характеристики популяций, сроки и частота сезонных пиков размножения, а иногда и частота выводков.

На основе литературных и собственных данных проведено сравнение фенологических параметров и других популяционных показателей с широтой местности и положением точек работ относительно центра ареала малого суслика. Установлено, что на юге ареала сезон активности суслика сокращается, хотя пробуждение и начало размножения наблюдается в более ранние сроки. Нажировка молодых на юге ареала приходится на более узкий промежуток времени из-за раннего выгорания растительности, что приводит к ухудшению наживки молодых и большей их зимней смертности. К тому же приводит географическая смена основных кормов и замена оптимального корма – живородящего мятлика – на другие корма. На юге ареала суслики теряют своё доминирующее положение в населении зверьков, их немногочисленные поселения сохраняются только на небольшой территории более увлажнённых биотопов. На севере ареала для малого суслика условия наживки более благоприятны, т.к. растительность выгорает не столь быстро, как на юге, но здесь неблагоприятны более суровые условия зимовки, которые ведут к большему расходу жировых запасов. Особенно опасны на севере более холодные вёсны, когда возвраты холодов, залив нор талыми водами, гибель молодых от интенсивных весенних дождей значительно вероятнее, чем на юге ареала. В центре ареала, где малый суслик наилучшим образом адаптирован к внешним условиям, чаще всего располагаются оптимальные участки ареала.

Для южных видов тушканчиков (тарбаганчик, малый и мохноногий тушканчики) в Западно-Казахстанской области (на севере ареала) спячка длится дольше, чем в других частях ареалов, размножение длится более короткий промежуток времени имеет один пик (мохноногий тушканчик в Западно-Казахстанской обл.). На юге изучаемой области у мохноногого тушканчика намечается летний спад в размножении. Южнее сезон размножения больше, но возникает летний перерыв в размножении до 3.5 мес. длиной. У тарбаганчика на севере ареала, в Западном Казахстане имеется 1 пик размножения, а южнее – два, весной старшие самки могут приносить 2-й выводок. В Тургайской депрессии и на востоке ареала у тарбаганчика только один пик размножения – летом.

Для более северного вида тушканчиков – большого – характерно, что в Западном Казахстане спячка короче, чем в более северных частях ареала. Период размножения достаточно продолжителен (4 месяца), хотя максимально велик он чуть западнее – в Нижнем Поволжье (5 мес.), тогда как в южных частях ареала сокращается до 2 месяцев. В северном Прикаспии у этого вида бывает два пика размножения, в других частях ареала – один.

Для песчанок на севере ареалов (Западный Казахстан), возможно, особенно неблагоприятен высокий снеговой покров и холодные зимы. Это ограничивает их возможности зимнего пребывания и питания на поверхности земли. Дефицит тепла влияет, вероятно, и на их зимнее выживание и выживание детёнышей летом. Особенно резко зимнее выживание в Западном Казахстане снижено у более южных видов – большой и краснохвостой песчанок. На севере ареалов песчанки, также как малый суслик и тушканчики, начинают размножаться позже, летний перерыв в их размножении короче, чем в центрах ареалов или на их юге. Для песчанок, как и для малого суслика, улучшено выживание и уменьшен прирост популяции, т.е. характерна экономизация размножения в оптимальных участках областного ареала по сравнению с пессимальными. Для краснохвостой и большой песчанок экономизация размножения сохраняется и в области реколонизации (на юго-востоке Западно-Казахстанской области). Тренды ряда экологических показателей популяций песчанок в оптимальном ареале отсутствуют или положительны, а в пессимуме – отрицательны, т.е. там имеется большая вероятность гибели популяции и отсюда – сокращения ареала.

Таким образом, на конкретном материале показано, что на окраинах ареалов грызунов кормовые и абиотические условия жизни ухудшаются, что приводит к росту смертности и большей частоте возникновения отрицательных трендов численности. При неблагопри-

ятном стечении обстоятельств (длительной повторяемости неблагоприятных абиотических условий) это может привести к гибели популяции на данном участке пессимума.

1.10. ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ О ПОПУЛЯЦИЯХ

Рассмотрение особенностей структуры и динамики популяций наиболее многочисленных видов на протяжении длительного периода времени (40–70 лет) позволило сделать ряд заключений.

1. В многолетней динамике численности популяций всех видов отмечаются короткие (3–7) и длительные (15–30 лет) циклы. Для популяций различной плотности и различного географического положения в ареале соотношение и частота циклов того или иного типа (микро- и мезо- динамика) различны.

2. Выявлена зависимость хода динамики численности отдельных экологических популяций видов от специфических внешних факторов, а также специфическая реакция видов на уровень предшествующей плотности (авторегуляция процессов).

3. Система воздействующих на животных абиотических факторов представляет собой сложный конгломерат взаимосвязей и взаимовлияющих воздействий, среди которых значимо влияют не только непосредственные местные погодные факторы, но и факторы более общего характера – региональные (например, колебания уровня Каспийского моря, факторы глобального потепления), глобальные (приливообразующая сила Луны и Солнца), космические (солнечная, геомагнитная активности) и др. Эмерджентные (возникающие только от совокупных воздействий) специфические влияния этих факторов своеобразны в каждой точке биосферы и в каждый отрезок времени. Также существенны и факторы прошлого (ретрофакторы) – как состояния популяции, так и окружающей среды.

4. Для ряда видов разработана система уравнений множественной регрессии, достоверно описывающих динамику численности или отдельные воздействия на популяцию (малый суслик, тамарисковая песчанка, обыкновенная полёвка, домовая мышь) в изучаемом регионе. Эти уравнения могут быть использованы для создания практически полезных схем краткосрочного прогнозирования численности и отдельных процессов в популяциях (фенология, размножение и т.п.). Оценка и дальнейшая разработка связей динамики численности популяций позволит подойти к разработке долгосрочных прогнозов численности и судьбы популяций на данной территории.

5. Различия в результатах воздействия факторов объясняются тем, что экологические предпочтения видов, единые для вида, имеют отклонения от средних значений в сторону более аридных условий (более высокие температуры и засушливость) на юге ареалов и в сторону более мезофильных условий – на севере ареала (адаптации). Выявлена система специфических особенностей условий на севере и юге ареалов, которые ведут к ухудшению условий существования. Это различия в температурных условиях, определяющих начало, продолжительность и конец периодов спячки для зимоспящих животных, а также длину периодов сезонной активности всех видов, географические изменения их биотопической приуроченности, в частности, сужение круга избираемых биотопов, ограничение их пониженными, более увлажнёнными на юге и приуроченность к более возвышенным и сухим участкам на севере. Это также географическая изменчивость состава кормов, характера потребления различных видов и частей растений в разные сезоны, изменение пищевой ценности растений при их быстром выгорании летом и разные возможности зимнего питания в зависимости от температур и высоты снежного покрова на севере и юге ареалов у незимоспящих животных. Оценена роль весеннего и осеннего увлажнения для наживровки и успешной зимовки сусликов, в создании условий активного размножения полёвок и других грызунов, в сокращении южной части ареала малого суслика в Волго-Уральских песках, отрицательное влияние высокого снежного покрова на выживание песчанок на севере ареала.

6. Оценена степень оптимальности различных участков ареала для многочисленных видов, получены характеристики условий оптимума, средней и низкой благоприятности

и пессимума ареалов. Установлено, что, как правило, в участках оптимума выживание зверьков улучшено, а интенсивность размножения и прирост минимальны (экономизация размножения).

7. Показано, что некоторые группы видов (песчанки) не имеют чётко выраженной авторегуляции численности и параметров размножения или выживания при рассмотрении в пределах отдельных экологических популяций; авторегуляция заметна, да и то не всегда, лишь при сравнении географических популяций. У этих видов имеет место резкое преобладание позитивной интенсификации размножения (чем выше численность, тем активнее размножение). У большинства других рассмотренных видов грызунов имеет место авторегуляция внутривидовых процессов уровнем предшествующей плотности и преобладает отрицательная интенсификация размножения (чем ниже численность, тем выше интенсивность размножения). Показано особое значение увлажнения и соответственно, длины периода размножения в возникновении пиков численности этих грызунов. Установлена также тесная связь динамики численности у домовых мышей из природных и антропогенных биотопов. Показано, как меняется влияние предшествующей плотности на последующий уровень численности в зависимости от временного лага.

8. Подтверждён тезис А. А. Максимова (1984) о том, что временная динамика популяций есть звено циклики биогеоценозов, а в итоге – составная часть общей циклики природных процессов на Земле и в Солнечной системе.

2. ГИЛЬДИИ

2.1. СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ ДВУХ ГРУПП СУСЛИКОВ ПОДРОДА COLOBOTIS

Известно, что три вида сусликов, обитающих в Западно-Казахстанской области, относятся к двум группам подрода *Colobotis*: 1) группа **major** – крупные суслики, включающие жёлтого и большого сусликов, а также обитающих в Северной Евразии краснощёкого *S. erythrogeus* и близкие формы; 2) группа **pygmaeus** – мелкие суслики, включающая малого суслика, а также крапчатого и, вероятно, европейского. Группа **major** – наиболее древние представители подрода. Эти две группы различаются как размерами тела, так и образом жизни, экологической стратегией. Литературные данные по ряду видов показаны в табл. 256.

Из таблицы видно, что, помимо более крупных размеров, суслики группы **major** отличаются бóльшим индексом веса тела, что отражает способность к накоплению жира.

Таблица 256. Основные экологические характеристики представителей наземных беличьих подрода *Colobotis*

Группа	major			pygmaeus	
	большой	жёлтый	краснощёкий и средний	малый	крапчатый
Предпочитаемые ландшафты	Рыхлые грунты, степь	Песчаная пустыня	Глинистая полупустыня, сухая степь	Глинистая полупустыня	Глинистая полупустыня, сухая степь
Основные группы кормов	Зелень, семена, насекомые	Луковичные, реже зелень	Луковичные, зелень, семена	Зелень, луковичные, семена	зелень, семена
Длина тела в мм, L	288	276	214–220	210	205
Отношение веса тела к его длине, M/L	2.95	2.5–2.6	1.52	1.55	1.07
Продолжительность спячки, мес.	9	8.5–9	8.5	5.5	6
Средний размер выводка, СЧЭ	9.7	4–8.4, до 10	8.5	6.7	4.9
% размножающихся самок в месяц максимального размножения, % ИР	>75	60	нд	62	нд
ПИР=СЧЭ * ИР	728	480	нд	415	Нд
Авторы	Млекопит. Казахстана, 1978; Зайцеобразные... 1999; Исмагилов, 1952	Млекопит. Казахстана, 1978	Млекопит. Казахстана, 1978	Млекопит. Казахстана, 1978	Лобков, 1999

Он может быть в 2–3 раза выше, чем у мелких сусликов. Для питания зверьков группы **major** характерна большая доля более питательных подземных частей растений, главным образом луковиц, чем у **pygmaeus**, тогда как в последней группе выше доля зелени и семян.

Размножение сусликов группы **major** характеризуется многоплодностью. Подробнее о размере выводка у рассматриваемых видов сообщалось в повидовых очерках. Размер выводка в группе **major** 8–9 эмбрионов, на 1 беременную самку, в группе **pygmaeus** – 4.9–6.7. В итоге ПИР (интегральный условный показатель интенсивности размножения) выше у крупных и ниже – у мелких сусликов. Рассматривая более подробные данные по двум представителям групп сусликов на примере жёлтого (группа **major**) и малого (группа **pygmaeus**) сусликов в Западно-Казахстанской области (табл. 257), видим, что СЧЭ и здесь, в отдельном регионе, выше у крупных, чем у мелких сусликов: 7.9 – в экологическом оптимуме и 9.1 – в пессимуме областного ареала для жёлтого и 6.4–6.2 – соответственно для малого. Процент размножающихся самок в месяц максимального размножения существенно не различается, а ПИР заметно выше у жёлтого суслика (539–638), чем у малого суслика (307–423 эмбриона на 100 размножающихся самок). Таким образом, «затраты» на размножение выше у жёлтого суслика.

Характерно, что численность зверьков в оптимальных участках ареала в области (а также и в других регионах) в 5–8 раз ниже у жёлтого суслика, чем у малого, отсюда УПП – показатель интенсивности размножения с учётом численности популяции (число эмбрионов у самок, живущих на 1 га площади) из-за более низкой плотности оказывается у жёлтого суслика более низким, чем у малого: 2469 против 9216 соответственно, т.е. почти в 4 раза меньше. Биомасса в оптимуме и в среднем у жёлтого суслика в 3–4 раза меньше, чем у малого суслика почти в 4 раза. Прирост популяции при этом у жёлтого суслика за год более чем вдвое выше, чем у малого, а выживание – почти в три раза хуже.

Таблица 257. Сравнение популяционных параметров у жёлтого и малого сусликов в Западно-Казахстанской области

Показатель	жёлтый				малый			
	Оптимум ареала	Пессимум ареала	CV	Кратность колебаний	Оптимум ареала	Пессимум ареала	CV	Кратность колебаний
Плотность, экз./га, П	4.43	1.47	75.9	3.0	32.04	9.64	71.57–77.5	3.11
СЧЭ	8.79	7.92	17.4–47.6	1.15	6.28	6.42	23.25–10.47	1.03
ИР	63.04	80.72	33.4–17.3	1.29	51.2	70.35	80.67–33.41	1.11
ПИР	539.3	637.9	37.4–22.3	1.18	361.29	53.5	32.54–165.35	1.37
УПП= П*ПИР	2468.7	650.92		3.79	7801	5878		1.33
Прирост (средний)	3.547				1.51			
Выживание (среднее)	0.324				0.86			
Биомасса кг/га	Оптимальные участки – 3.15; среднее – 2.1				Оптимальные участки – 11.1; среднее – 9.29			

Таким образом, на примере представителей двух групп сусликов подрода *Colobotis* мы видим два варианта популяционной стратегии беличьих: 1) в группе **major** – крупные размеры тела, высокопитательная, но менее обильная пища, длительная спячка, многоплодность, худшее выживание, более резкие колебания численности, выживания, прироста, параметров размножения; в итоге – более низкая плотность и биомасса, и 2) в группе **pygmaeus** – более мелкие размеры, менее питательная пища, более короткая спячка, меньший размер выводка, лучшее выживание, большая устойчивость параметров размножения, выживания и прироста, в итоге более высокая плотность населения и биомасса. При этом каждая самка у крупных сусликов производит большее количество молодых, чем у мелких, но в пересчёте на площадь и плотность биомасса у крупных сусликов оказывается меньшей, чем у мелких, т.е. размножение у крупных сусликов менее эффективно. Менее эффективная, более консервативная экологическая стратегия в группе крупных сусликов привела, по-видимому, к тому, что мелкие суслики смогли освоить более обширные северные пространства сухих и настоящих степей Евразии и достигнуть более высоких плотностей в местах обитания. Большая адаптированность к засушливым и жарким условиям позволила выжить жёлтым сусликам в песках области в период прогрессирующего иссушения в 50–90-х годах XX столетия, когда малый суслик практически не смог сохраниться в пустынном ландшафте.

2.2. ТУШКАНЧИКИ

2.2.1. Разделение тушканчиками экологических ниш по годам с разными метеорологическими условиями

В ч.1 монографии было рассмотрено разделение территории между видами тушканчикообразных грызунов. В ч. 1 в разделе о погодных условиях в Западно-Казахстанской области было показано, что, учитывая все варианты разнообразия погодных характеристик по 8 параметрам, можно выделить 5 метеорологических типов лет. В процессе работы нами было установлено, что соотношение видов тушканчиков (подсем. Allactaginae) меняется в зависимости от метеорологических типов лет. На рис. 69 показано число поимок разных видов этого подсемейства в годы разного метеорологического типа. Видно, что в песках число поимок тушканчиков в год максимально в довольно прохладные и сухие годы 2-го типа, относительно велико также в годы 5-го типа (средне-влажные и жаркие), а в максимально сухие и довольно жаркие годы 1-го или в максимально прохладные и довольно влажные годы 4-го типа – минимально. Все найденные виды изменяются в зависимости от этого фактора единообразно.

В глинистой полупустыне наблюдаются видовые различия. Так, емуранчик и толстохвостый тушканчик наиболее часто встречаются в наиболее сухие и жаркие годы 1-го типа, но весьма малочисленны в другие годы. Остальные виды имеют довольно сходный характер изменений: они чаще всего встречаются в максимально влажные и жаркие, с высокой СЗВЗ годы 3-го типа, а в годы прохладные, как сухие, так и влажные (2 и 4 типов), – гораздо реже, т.е. здесь у тушканчиков наблюдается некоторый дефицит тепла, тогда как в песках, где в целом условия более жаркие, они предпочитают более прохладные годы, а если и жаркие, то достаточно увлажнённые; прочие условия менее благоприятны.

Соотношение видов пятипалых тушканчиков подсем. Allactaginae в годы различных метеорологических типов представлено в табл. 258. Среди этих тушканчиков, как видно из таблицы, в песках преобладает малый, а в глинистой полупустыне – большой тушканчик. Доля тарбаганчика в обоих типах ландшафтов сходная. При этом видно, что резко возрастает доля малого тушканчика: в песках в наиболее влажные годы (3 и 4-го типов) до 56.8–74.4% против 41.7–47.4% в другие годы, а в глинистой полупустыне – в сухие (1-го и 3-го типов) до 40.65–54.43% против 21.4–32.61% в другие годы.

В песках большой тушканчик преобладает среди пятипалых тушканчиков в максимально сухие и довольно жаркие годы 1-го типа, а минимальна его доля в прохладные сухие

Таблица 258. Процентное соотношение видов в группе тушканчиков п/сем. Allactaginae в годы с различным сочетанием условий погоды (Западно-Казахстанская область, 1950–1989 гг.)

Годы	Соотношение видов в песках, %%			Всего зверьков, пески	Соотношение видов в глинистой полупустыне, %%					Всего зверьков, полупустыня
	БТ*	МХТ	Т		БТ	МТ	Т	ТТ	Е	
1 тип лет										
1951, 1955, 1972	37.33	42.25	20.42	142	47.67	40.7	11.7	0.93	89.93	214
2 тип лет										
1952, 1956–1959, 1975, 1979, 1980, 1981	25.0	47.4	27.6	976	39.87	54.4	5.7	0	91.83	158
3 тип лет										
1963, 1964, 1973, 1983, 1987	32.24	56.83	10.93	183	32.51	30.9	37.0	0	23.67	486
4 тип лет										
1960, 1968–1971, 1982, 1988, 1989	22.61	74.37	3.02	199	44.23	21.4	34.3	0	3.65	364
5 тип лет										
1950, 1953, 1954, 1961, 1962, 1965, 1967, 1974, 1976, 1978, 1984–1986	27.81	41.75	30.44	1291	43.02	32.6	24.4	0	24.38	788
всего	27.07	47.1	25.89	2791	40.95	32.6	26.4	0.10	37.27	2010

*БТ – большой тушканчик; МХТ – мохноногий тушканчик; Т – тарбаганчик; МТ – малый тушканчик; ТТ – толстохвостый тушканчик; Е – емуранчик

годы 2-го типа. Малый тушканчик может преобладать в группе в годы 3-го и 4-го типов, когда влажность относительно высока или максимальна, а температурные условия могут быть и максимально жаркие и максимально прохладные. Меньше всего его доля в годы 5-го типа, со средними условиями температуры и осадков, но с минимальными характеристиками гравитации и уровня Каспия. Тарбаганчик максимальную долю среди пятипалых тушканчиков составляет в годы 2-го и 5-го типов, отличающиеся средними условиями увлажнения и температуры, а минимальна его доля в максимально прохладные и довольно влажные годы 4-го типа.

В глинистой полупустыне большой тушканчик наибольшее место в группе пятипалых тушканчиков занимает, как и в песках, в годы 1-го типа, а минимальное – в годы 3-го типа, наиболее влажные и жаркие. Малый тушканчик наибольшую долю в населении группы составляет в годы 2-го типа (довольно прохладные и сухие, при максимуме СА и ГМА), а минимальна его доля в этом ландшафте в годы 4-го типа (довольно влажные и максимально прохладные). Тарбаганчик имеет максимальную долю среди пятипалых тушканчиков в условиях лет 3-го типа (максимальные увлажнение и температура, низкая СА и минимальная – ГМА), а минимальную – в годы 2-го типа, когда довольно сухо и прохладно, при максимумах СА и ГМА. Толстохвостый тушканчик был отмечен исключительно в годы 1-го типа, максимально засушливые и довольно жаркие.

Рассматривая видовые экологические предпочтения, можно заключить, что большой тушканчик везде предпочитает максимально сухую и довольно жаркую погоду; в песках

его наиболее угнетает снижение температуры, в глинистой полупустыне – максимальные жара и увлажнение. Малый тушканчик испытывает в песках недостаток влажности и тепла, отчего предпочитает годы с максимальным или большим количеством осадков при различных температурных условиях, а наименее благоприятны для него годы со средними условиями, но с минимумом уровня Каспия (т.е., как и минимум осадков, по всей вероятности, снижение уровня Каспия и падение уровня грунтовых вод вызывают недостаток почвенного увлажнения растений) и минимальными характеристиками гравитации (возможно, худшее поступление питательных веществ в подземные части растений – луковицы, корневища, которые важны в питании тушканчиков). В глинистой полупустыне предпочитает довольно сухие и прохладные годы, а наименее благоприятны для него условия наиболее низких температур при относительно высоком увлажнении.

Тарбаганчик в песках предпочитает годы со средними или довольно сухими и прохладными условиями, а минимальна его доля в годы сырые и наиболее прохладные. В глинистой полупустыне тарбаганчик имеет максимальную долю в населении в максимально влажные и жаркие годы, а наименее благоприятно для него здесь сочетание прохладной и сухой погоды.

Из табл. 259 видно, насколько чётко разделяют пятипалые тушканчики экологические ниши по абиотическим условиям лет. Так, в песках в годы 1-го типа отмечается максимальная доля большого тушканчика, в годы 2-го и 5-го типов – тарбаганчика, 3-го и 4-го типов – малого. В глинистой полупустыне большой тушканчик максимальную долю составлял в годы 1-го и 4-го типов, малый – в годы 2-го типа, тарбаганчик – в годы 3-го типа.

Отметим, что тушканчики, тесно связанные с глинистым грунтом (включая емуранчика), слабо различаются по территориальному размещению (расчёт коэффициента ассоциации по участкам местности на кадастровой карте), но при этом в группе «малый и большой тушканчики, тарбаганчик» выделяется своей экологической обособленностью большой тушканчик (по размещению в различных ЛЭР). Остальные два вида этой группы сходны по территориальным предпочтениям обоих типов, но разделяют экологические ниши по своему предпочтению различных метеорологических типов лет: и в песках и в глинистой полупустыне тарбаганчик максимально часто встречается в годы 2-го и 5-го типов, а малый – в обоих типах ландшафтов в годы 3 и 4-го типов, минимальны же тарбаганчик в песках – в год 4-го, а в полупустыне – в годы 2-го типа, а малый – соответственно в годы 5-го и 4-го типов. Таким образом, годы, благоприятные для одного вида, неблагоприятны для другого. Емуранчик и толстохвостый тушканчик используют практически те же ландшафтные участки, но территориально распространены независимо друг от друга. При этом разделяются и их экологические ниши по благоприятности лет с разным метеорологическим типом: наибольшую долю среди тушканчиков емуранчик составляет в годы 2-го типа, а толстохвостый – 1-го, а минимальную – соответственно в годы 4-го типа (тарбаганчик); толстохвостый тушканчик был встречен исключительно в годы 1 типа.

Таблица 259. Разделение пятипалыми тушканчиками экологических ниш по метеорологическим типам лет. Над чертой – пески, под чертой – глинистая полупустыня (доля вида в населении тушканчиков)

Тип года	БТ	МТ	Т	ТТ
1	Max/max			/только в эти годы
2	/min	/max	Max/min	
3	/min	Max/	/max	
4	/max	Max/min	Min/	
5		Min/	Max/	

* расшифровку видов см. табл. 258.

2.2.2. Экологические предпочтения разных видов тушканчиков

Для оценки экологических предпочтений тушканчиков мы использовали 16-клеточные таблицы, где размещены доли видов в гильдии тушканчиков (все виды), табл. 260. Оказалось, что максимальные доли в гильдии у большого тушканчика наблюдаются при сочетании низких температур (среднегодовая температура до 5.5 °С) и довольно высокого увлажнения (251–400 мм в год). В целом для области наиболее тепло- и сухолюбив мохноногий тушканчик (8.6–10 °С и 256–400 мм/год); менее теплолюбив и предпочитает те же условия увлажнения малый тушканчик (7.1–8.5 °С и 256–400 мм), а емуранчик при тех же температурных предпочтениях избирает максимально сухие условия (до 125 мм). Очень тепло- и влаголюбивым видом оказался тарбаганчик (8.6–10 °С, осадки >400 мм). Таким образом, тушканчики чётко разделяют экологические ниши по температуре. В целом почти ни в одной клетке 16-клеточной таблицы нет совмещения максимальных значений для какой-либо пары видов (кроме частичного совпадения клеток 7.1–8.5 °С и 126–250 мм у малого и мохноногого тушканчиков), что также подтверждает успешное разделение видами в пределах гильдии тушканчиков экологических ниш по абиотическим условиям.

2.2.3. Фенология и размножение тушканчиков

По данным Ю. М. Ралля и М. П. Демяшева (1937) у мохноногого тушканчика в центре Волго-Уральских песков в 1932–1935 гг. в апреле – августе размножалось около 16% взрослых самок, максимум наблюдался в июне – августе (40% беременных самок). Самки-сеголетки этого тушканчика размножались редко: на 75 самок отмечено всего 3 беременных (4%). Средний размер выводка составлял, по данным этих авторов, 2.87 (n= 174).

Фенология. По наблюдениям зоологов УПЧС в 1932–1978 гг. большой тушканчик и тарбаганчик активны со 2-й декады марта (реже тарбаганчик – с 1-й декады марта) в центре Волго-Уральских песков, а севернее – с 3-й декады марта до ноября (даты последней в сезон встречи меняются по годам от 1-й до последней декады), табл. 261. Малый тушканчик пробуждается тоже в марте, последние его особи залегают в спячку в середине июля. Мохноногий тушканчик пробуждается в среднем немного позднее – в конце марта – начале апреля. У него наблюдается два пика размножения – в 1–2 декадах апреля и в начале-конце мая. Кормящие самки встречаются с мая до сентября. Все дальнейшие сезонные процессы протекают у тушканчиков примерно в одни и те же сроки, но залегают в спячку большой и мохноногий тушканчики гораздо позже, чем малый и тарбаганчик.

К сожалению, данные о фенологии других видов скудны. Известно, что первые беременные самки у емуранчика и толстохвостого тушканчика появляются в апреле, а пик размножения толстохвостого тушканчика приходится на конец апреля – начало мая.

Участие в размножении. У мохноногого тушканчика участвовало в размножении в 1937–1948 гг. 50–69% взрослых самок (юг области). Там же, в центре Волго-Уральских

Таблица 260. Экологические предпочтения тушканчиков (название вида помещено в участок оптимума). По ТТ данных нет

Годовое количество осадков, мм	Среднегодовая температура, °С			
	До 5.5	5.6–7	7.1–8.5	8.6–10
Более 400				Т
251–400	БТ		МТ	МХТ*
126–250				
До 125			ЕМУР?	

* столь же часто встречается также при 7.1–8.5 °С и 251–400 мм.

Таблица 261. Фенология тушканчиков в Западно-Казахстанской области

Вид	Начало активности	Первые беременные самки	Пик размножения	Последняя кормящая самка	Появление молодых	Конец активности
БТ	1–2-я дек. марта, реже начало апреля	3-я декада апреля – 1 дек. мая	3-я декада апреля	19 июля	нд	Ноябрь, до 19 ноября
МТ	На юге – 1–2 декада марта, на севере – с конца апреля	На юге – с 14 апреля, на севере – с 3-й дек. апреля- в начале мая	нд	19 июля	нд	Конец июня – 10 июля
Т	На юге – 9–13 марта, на севере – с 3-й дек. марта	20 апреля – 17 мая	нд	19 июля	1-я дек. – середина июля	Конец июля
МХТ	Юг – 20 марта – 8 апреля; север – начало или середина апреля	1-я декада – середина апреля – по начало мая	нд	До начала августа	1-я декада июля	11 ноября, на севере – 2 ноября

нд – нет данных

песков (стац. Новый Уштаган) в 1949 г. из 47 самок малого тушканчика беременных было 19 (42.2%), всего размножавшихся – 21 (47%), на 72 самки; у тарбаганчика там же в тот же год – 18.5% беременных и 58.6% размножающихся. Таким образом, доля размножающихся самок была сходной, несколько выше – у мохноногого тушканчика и тарбаганчика, чем у малого.

Величина выводка. Среди тушканчиковобразных минимальный размер выводка в области отмечен у мохноногого тушканчика и тарбаганчика (по 3.1), а максимальный – у степной мышовки, малого тушканчика и емуранчика (4.1–4.5; табл. 262) Соответственно, у первой пары видов изменчивость величины выводка минимальная среди пятипалых тушканчиков, а у второй – максимальная. Емуранчик отличается минимальным коэффициентом вариации среди всех видов. Первая пара видов с минимальной величиной выводка отличается также достоверной положительной асимметрией рядов по величине выводка (т.е. есть тенденция к росту величины выводка, особенно у тарбаганчика). У мохноногого тушканчика

Таблица 262. Характеристика величины выводка у тушканчиковобразных в Западно-Казахстанской области (см. степная мышовка)

Вид	n	$M \pm m$	$A \pm m_A^*$	$E \pm m_A$	CV
СМ	10	4.5±0.563	1.109±0.687	0.223±1.334	39.56
БТ	9	3.889±0.455	1.391±0.717	3.757±1.4	35.07
МТ	33	4.152±0.317	0.586±0.409	-0.951±0.798	43.88
Т	37	3.135±0.161	1.041±0.388	1.115±0.759	31.15
МХТ	306	3.108±0.058	0.626±0.139	0.872±0.278	32,53
Е	11	4.091±0.343	0.789±0.661	-0.546±1.279	27.77

*Жирным шрифтом отмечены достоверные коэффициенты асимметрии и эксцесса

Таблица 263. Территориальные различия в величине выводка и характеристиках распределений этого показателя у двух видов тушканчиков в Западно-Казахстанской области

Вид	Место	n	M±m	A±m _A	E±m _A	CV
МХТ	Новый Уштаган	189	2.968±0.066	0.237±0.177	0.210±0.352	30.49
	Байгазы	6	2.667±0.211	-0.968±0.845	-1.875±1.74	19.35
	Урда	13	3.077±0.473	0.455±0.616	-0.562±1.191	55.44
	Кара-Тюбе	9	2.778±0.147	-1.620±0.717	0.734±1.40	15.87
	Новая Казанка	87	3.414±0.109	0.917±0.258	0.603±0.511	29,82
Т	Урда	19	4.091±0.343	0.789±0.661	-0.546±1.279	27.77
	Калмыково	10	3.6 ±0.34	1.691±0.687	1.864±1.334	29.86

имеет место также и положительный эксцесс ряда по величине выводка. Среди остальных видов большой тушканчик отличается значительным положительным эксцессом распределения (стабилизация размера выводка).

Территориальные различия в величине выводка в пределах Западно-Казахстанской обл. возможно проследить только у двух видов: мохноногого тушканчика и тарбаганчика (табл. 263).

Максимальный размер выводка у мохноногого тушканчика отмечен в крупных песчаных массивах Волго-Уральских песков в окрестностях Новой Казанки, Урды и Нового Уштагана (3.0–3.4), минимальный – на стационаре Байгазы (окраина Волго-Уральских песков) и Кара-Тюбе (2.7–2.8). Достоверные различия средних значений величины выводка получены при сравнении данных стац. Новая Казанка со стац. Байгазы, Кара-Тюбе, Новый Уштаган. Все эти различия достоверны при $t > 3.0$, а также при сравнении величины выводка из окрестностей Кара-Тюбе с Новым Уштаганом (2.88). Остальные различия недостоверны. При этом на стационаре Новая Казанка наблюдается достоверная тенденция к увеличению размера выводка (положительная асимметрия), а на стац. Кара-Тюбе, где выводок и так невелик, – ярко выраженная тенденция к его уменьшению (отрицательная асимметрия). Для тарбаганчика не отмечено достоверных различий в величине выводка на западе области (стац. Урда) по сравнению с таковым на юге области (стац. Калмыково), при этом на последнем стационаре есть значимая тенденция к увеличению выводка.

Географическая изменчивость размеров выводков у тушканчиков. Размер выводка, средний для вида по всем точкам ареала, оказался максимальным у толстохвостого тушканчика (5.46); довольно большой выводок отмечен у емуранчика (4.8), меньше – у малого (4.45) и большого (4.32) тушканчиков, минимальный, как и в Западно-Казахстанской области, – у мохноногого тушканчика (3.83) и тарбаганчика (3.39), табл. 264.

Размер выводка у большого тушканчика оказался максимальным в Приаральских Кызылкумах (5.0), средним – в Бетпақдале, Прибалхашье, в Зайсанской котловине, на востоке Казахстана, в Киргизии и Монголии (4.15) и минимален – на северо-западе ареала (3.84). У малого тушканчика максимальный выводок отмечен на юге Туркмении (5.73), меньше – в Ферганской долине, на Северо-западе Кызылкумов, в Северном Приаралье, Устьюрте (4.4–4.6), ещё меньше – в Западно-Казахстанской области, Северо-Западном Прикаспии, в Центральных Кызылкумах, на севере Туркмении, у оз. Алаколь в Центральном Казахстане (4.15–4.37), и минимальный – в Киргизии, Каршинской степи (Туркмения), Бетпақдале (3.6–4.0). Для тарбаганчика максимальный размер выводка отмечен на севере Прибалхашья и в Северном Приаралье (3.61–3.89), меньше – в Устьюрте, на западе Туркмении, в Каршинской степи, в Западных Кызылкумах (3.34–3.49); ещё меньше выводок у этого вида в Западно-Казахстанской области, Северо-Западном Прикаспии, Нижнем Поволжье и Монголии (3.14–3.29), минимален – в окрестностях Семипалатинска (восточный Казахстан), 2.95. У толстохвостого тушканчика выводок оказался максимальным на северо-востоке Прика-

Таблица 264. Размер выводка у тушканчиков с территории б. СССР (жирным шрифтом выделены достоверные данные по асимметрии и эксцессу)

Место, вид зверька	n	$M \pm m$	σ^2	$A \pm m_A$	$E \pm m_E$	CV
<i>A. elater</i>						
СВ Прикаспий	99	4.374±0.129	1.282	0.361±0.243	0.326±0.481	29.31
Западно-Казахст. обл	33	4.152±0.317	1.822	0.586±0.409	-0.951±0.798	42.88
Устюрт	217	4.604±0.079	1.167	0.427±0.165	0.689±0.329	25.35
С. Туркмения	158	4.253±0.101	1.267	0.254±0.193	-0.160±0.384	29.79
Ю. Туркмения	22	5.727±0.230	1.077	0.100±0.491	-0.391±0.953	18.81
С. Приаралье	147	4.524±0.088	1.068	0.467±0.200	0.956±0.397	23.61
С.-З. Кызылкумы	189	4.407±0.092	1.271	0.155±0.177	-0.136±0.352	28.84
Ц. Кызылкумы	328	4.299±0.063	1.148	0.226±0.135	0.114±0.268	26.70
Каршинская степь	118	3.992±0.090	0.983	-0.093±0.223	-0.603±0.442	24.62
Фергана	85	4.635±0.137	1.262	-0.149±0.261	-0.07±0.517	27.23
Вахшская долина	59	4.576±0.139	1.070	0.057±0.311	-0.213±0.613	23.38
Бетпақдала	36	3.750±0.151	0.906	-0.198±0.2393	-0.701±0.768	24.16
Алакуль	30	4.20±0.194	1.064	0.678±0.427	0.125±0.833	25.33
Киргизия	17	3.588±0.193	0.795	0.097±0.550	-0.162±1.063	22.16
<i>A. major</i>						
С. В. Прикаспий	10	3.800±0.389	1.229	1.364±0.687	0.373±1.334	32.34
Западно-Казахст. обл	9	3.889±0.455	1.136	0.789±0.661	-0.546±1.279	29.21
Сев. Приаралье	22	5.000±0.335	1.574	0.483±0.491	-0.710±0.953	31.48
Таласская долина	13	4.154±0.191	1.689	-0.203±0.616	-0.496±1.191	40.66
<i>A. saltator</i>						
Приаралье	16	3.438±0.182	0.727	0.246±0.564	0.249±1.091	21.15
Ц. Казахстан	19	3.684±0.265	1.157	-0.263±0.524	0.715±1.014	31.41
Киргизия	7	3.714±0.522	1.138	0.706±0.794	-0.326±1.587	30.64
Тува	40	3.700±0.261	1.652	0.616±0.374	-0.659±0.733	44.65
Забайкалье	18	2.778±0.191	0.808	-0.300±0.536	0.024±1.038	29.09
Монголия	110	3.345±0.097	1,018	0.536±0.230	0.243±0.457	30.43
<i>A. severtzovi</i>						
С. Туркмения	35	4.429±0.237	1.399	0.258±0.398	-0.350±0.778	31.59
С. З. Кызылкумы	98	4.143±0.106	1.045	0.703±0.244	0.242±0.483	25.20
Ц. Кызылкумы	55	4.145±0.133	0.989	0.532±0.322	0.364±0.634	23.86
Каршинская степь	120	3.883±0.100	1.094	0.235±0.221	-0.081±0.438	28.17
Фергана	12	4.000±0.348	1.206	-0.373±0.637	-0.160±1.232	30.15
<i>A. vinogradovi</i>						
Каратау	31	4.129±0.201	1.258	-0.903±0.421	0.142±0.821	30.47
С. Киргизия	24	3.583±0.192	0.881	0.141±0.472	-0.610±0.918	24.59

Место, вид зверька	n	M±m	σ^2	A± m _A	E± m _E	CV
<i>A. lichtensteini</i>						
Ю. и Ц. Кызылкумы	26	5.038±0.251	1.280	-0.579±0.456	-0.727±0.880	25,41
З. Кызылкумы	30	6.30±0.284	1.557	-0.833±0.427	1.0291±0.833	24.71
Каракумы	10	5.800±0.359	1.135	-0.661±0.687	-0.709±1.334	19,57
<i>Pyg. pumilio</i>						
Ниж. Поволжье	231	3.286±0.062	0.944	0.400 ±0.160	0.114±0.319	28.73
Дагестан	319	3.439±0.063	1.117	1.225 ±0.137	3.058 ±0.272	32.48
С. В. Прикаспий	98	3.153±0.077	0.765	0.156±0.244	0.337±0.483	24.26
С. Приаралье	71	3.887±0.134	1.128	0.535±0.285	0.313±0.563	29.02
Устюрт	43	3.372±0.173	1.134	0.538±0.361	-0.383±0.709	33.63
З. Туркмения	32	3.344±0.159	0.902	-0.202±0.414	0.508±0.809	26.97
З. Кызылкумы	160	3.506±0.088	1.116	0.520 ±0.192	-0.049±0.381	31.83
Каршинская степь	164	3.484±0.083	1.065	0.046±0.190	-0.277±0.377	30.57
С. Прибалхашье	57	3.614±0.119	0.901	0.707 ±0.316	0.301±0.623	24.93
Семипалатинская обл.	20	2.95±0.235	1.050	0.714±0.512	-0.716±0.992	35.59
Монголия	33	3.242±0.145	0.830	0.203±0.409	-0.390±0.798	25.60
<i>Pyg. platyurus</i>						
С. В. Прикаспий	10	5.700±0.153	0.483	-1.035±0.687	-1.224±1.334	8.47
Сев. Приаралье	15	5.400±0.214	0.828	0.801±0.580	0.337±1.121	15.33
С. В. Прибалхашье	10	5.400±0.306	0.966	-0.111±0.687	-0.623±1.334	17.89
Зайсанская котловина	57	5.333±0.131	0.988	-0.610±0.316	2.469 ±0.623	18.53
<i>Salp. crassicauda</i>						
Южная Монголия	36	2.566±0.108	0.662	1.419 ±0.393	3.863 ±0.769	25.9
<i>St. telum</i>						
С. В. Прикаспий	95	4.400±0.116	1.134	0.320±0.247	0.341±0.490	25.77
Западно-Казакхст. обл	11	4.091±0.343	1.136	0.789±0.661	-0.546±1.279	27.77
Приарал. Каракумы	164	5.201±0.105	1.344	0.102±0.190	-0.072±0.377	25.84
<i>Dipus sagitta</i>						
Западно-Казакхст. обл.	98	3.092±0.082	0.813	1.472 ±0.244	4.976 ±0.483	26.29
Сев. Приаралье	32	3.438±0.142	0.801	-0.185±0.414	-0.376±0.809	23.30
З. Кызылкумы	209	4.220±0.096	1.390	0.510 ±0.168	-0.024±0.335	32.94
В. и Ю. Кызылкумы	274	4.270±0.066	1.089	0.440 ±0.147	-0.008±0.293	25.50
Туркмения	142	4.486±0.105	1.248	0.477 ±0.203	0.221±0.404	27.82
Монголия	24	3.500±0.147	0.722	1.888 ±0.472	4.966 ±0.918	20.63

спия (5.7), средней величины – в Северном Приаралье и Северо-Восточном Прибалхашье (5.4), минимален – в Зайсанской котловине (5.3). У мохноногого тушканчика выводок максимален в Туркмении (4.48), достаточно велик в Кызылкумах (4.22–4.7), меньше – в Северном Приаралье и Монголии (3.44–3.5), минимален – в Волго-Уральских песках (3.09–3.11).

У емуранчика в Приаральских Кызыл-Кумах размер выводка заметно больше (5.2), чем на северо-западе ареала (4.25).

При сравнении размеров выводка у видов, обитающих на изучаемой территории с такими в других частях ареалов оказывается, что в оптимумах (чаще всего это центры ареалов) выводки обычно крупнее, чем на периферии. Максимальные размеры выводков отмечены у мохноногого и малого тушканчиков в Туркмении, у большого тушканчика, тарбаганчика и емуранчика – в Приаралье, а у толстохвостого тушканчика – на северо-западе ареала (Северо-Восточный Прикаспий).

Коэффициент вариации одно- и многолетних рядов распределений величины выводка, рассчитанный по литературным данным (Шенброт с соавт., 1995; Янушевич с соавт., 1975), оказался тем меньше, чем больше размер выводка. По Западно-Казахстанской обл. такая зависимость не выявляется. Наиболее устойчивый размер выводка наблюдается у толстохвостого тушканчика ($CV=15.1\%$), максимальный разброс данных отмечен для большого тушканчика (34.8%), что может быть связано с большим размером ареала и большими колебаниями условий обитания у последнего вида. CV размера выводка уменьшается от северо-запада к юго-востоку ареала для мохноногого и малого тушканчиков, возрастает – у большого и толстохвостого. У тарбаганчика максимальная изменчивость величины выводка отмечается в центре ареала (Устюрт, Приаралье), а на периферии уменьшается.

На основе литературных и собственных данных мы провели оценку статистического типа распределений по величине выводка у тушканчиков с территории бывшего СССР (табл. 263). Оценка отклонений от нормального распределения в рядах изменчивости размера выводка показала, что чаще всего отклонения встречаются у трёхпалых тушканчиков (5 из 19 рядов, 55.5%) и у большого тушканчика (2 из 4), тогда как у малого тушканчика отклоняется 2 из 14 рядов (14.3%), у толстохвостого – 1 из 4-х, у остальных пятипалых тушканчиков – 3 из 16 (18.8%) всего по пятипалым тушканчикам – из 34 рядов 14.71% отклоняется от нормального распределения, что меньше, чем у трёхпалых тушканчиков.

Если взять 6 видов тушканчиков, обитающих в изучаемой области, то оказывается, что отклонения рядов от нормального распределения чаще всего бывают отмечены для северо-запада аридной зоны (Дагестан, Прикаспий) – из 8 рассмотренных рядов отклонения от нормального распределения обнаружены в половине случаев (4 ряда). Из них в 4 случаях наблюдается отклонение по асимметрии, а в двух – по эксцессу (эксцесс положительный). В Устюрте, Приаралье, на территории песков Кызылкум отклонения встречаются реже: в 5 из 13 рядов, при этом отмечена только асимметрия распределений. На остальной части аридной территории отклонения встречаются ещё реже: из 18 рядов 3 (16.67%) отклоняются по асимметрии и 2 (11.1%) – по эксцессу, при этом два ряда отклоняются от нормального распределения по обоим параметрам.

Таким образом, у тушканчиков на северо-западе аридной зоны выводок мельче (кроме толстохвостого тушканчика), чем в других частях ареала, наиболее изменчив и отличается максимальной частотой отклонений рядов по величине выводка от нормального распределения. Это может говорить о том, что условия существования этих зверьков на северо-западе аридной зоны менее стабильны и благоприятны, чем в остальных частях ареалов.

2.3. ПЕСЧАНКИ

Разделение экологических ниш по территории рассматривалось для малых песчанок в части I. Между тем, разделение экологических ниш имеет место и по другим направлениям – во времени, по питанию, по суточной активности. Рассмотрим некоторые из них. Обозначим коэффициент перекрытия экологических ниш **по годам через I_3** (табл. 265).

Такое разделение ниш становится возможным благодаря разной реакции видов на погодные условия и прочие факторы многолетней динамики численности. Судя по табл. 265, показатель перекрытия экологических ниш по годам оказался ниже, чем по двум территориальным показателям – 0.448. Коэффициент перекрытия экологических ниш по

Таблица 265. Данные для расчёта перекрытия экологических ниш малых песчанок по годам (стационар Байгазы, 1950–1960)

Год	Численность		P (частоты)		d (разность частот)
	ТП*	ПП	ТП	ПП	
1950	14.4	1	0.082	0.023	0.059
1951	13.7	1.2	0.078	0.028	0.050
1952	16	2.1	0.091	0.049	0.042
1953	19.2	2.3	0.110	0.054	0.056
1954	10.2	3.4	0.058	0.079	0.021
1955	9.1	0.9	0.052	0.002	0.050
1956	14.5	1.3	0.082	0.030	0.052
1957	19.5	0.4	0.111	0.001	0.110
1958	21.6	3.2	0.123	0.075	0.048
1959	20.5	0.7	0.117	0.0016	0.1155
1960	15.8	26.1	0.089	0.601	0.512
Итого I_3					0.448

*ТП – тамарисковая песчанка; ПП – полуденная песчанка.

Таблица 266. Данные для расчёта перекрытия экологических ниш малых песчанок по питанию (Южный песчаный стационар)

Тип пищи	Процент желудков с этим видом корма		p		d
	ТП	ПП	ТП	ПП	
Зелёные части растений	79.3	65.18	0.497	0.420	0.077
Зерно и подземные части растений	62.9	85.4	0.394	0.551	0.157
Остатки беспозвоночных животных	7.7	6.9	0.048	0.045	0.003
Остатки позвоночных животных	9.7	6.9	0.061	0.045	0.016
Итого I_4					0.874

питанию обозначим как I_4 . Для оценки перекрытия экологических ниш по питанию у двух видов малых песчанок в Волго-Уральских песках мы воспользовались данными Ю. М. Ралля (1940), табл. 266.

Из табл. 266 видно, что семенной корм полуденные песчанки используют чаще, а зелёные части растений – реже, чем тамарисковые песчанки. Расчёт перекрытия экологических ниш по питанию показал, что перекрытие ниш очень велико и составляет 0.874. Коэффициент перекрытия экологических ниш по суточной активности можно обозначить как I_5 . По данным С. А. Шиловой, Д. Ю. Александрова (2002) в полупустынях Калмыкии изучаемые виды практически не различаются по суточной активности. Мы использовали данные этих авторов для расчётов по перекрытию экологических ниш по суточной активности в течение наиболее различающегося – летнего – периода активности. Цифры взяты из рисунка 2а цитируемой статьи. Данные и результаты расчётов приведены в табл. 267.

Таблица 267. Данные для расчёта перекрытия экологических ниш малых песчанок по суточной активности (Чёрные Земли Калмыкии, лето)

Часы суток	Число регистраций активных зверьков		<i>p</i>		<i>d</i>
	ТП	ПП	ТП	ПП	
20	3	7	0,029	0,123	0,094
22	20	10	0,196	0,175	0,021
24	28	15	0,274	0,263	0,011
2	20	10	0,196	0,175	0,021
4	20	7	0,196	0,123	0,073
6	8	5	0,080	0,087	0,007
8	3	3	0,029	0,054	0,025
Итого I_5					0,874

Из неё видно, что действительно, перекрытие экологических ниш по суточной активности даже в период наибольших различий столь же велико, как и по питанию, и составляет 0.874.

В итоге (используя также наши данные по территориальному перекрытию ниш в части 1) можно заключить, что два вида малых песчанок потребляют относительно сходную пищу и избирают сходные биотопы, активны почти в одно и то же время суток, но различаются по территориальному размещению в пределах области и по годовой динамике численности, вследствие чего один вид многочисленнее в одни годы, а другой – в другие.

Поскольку показатель *I* является по своей сути вероятностным показателем, можем применить к нему закон теории вероятности о том, что вероятность одновременного наступления событий равна произведению вероятностей каждого из событий в отдельности. Напомним, что перекрытие экологических ниш по участкам территории было рассмотрено в Ч.1 монографии и обозначено как I_1 (составляло 0.726), а по биотопам – как I_2 и составило 0.710. Учитывая это, можно сказать, что комплексный показатель перекрытия ниш двух видов по пяти аспектам экологии равен произведению вероятностей I_1, I_2, I_3, I_4, I_5 , т.е. $0.726 \times 0.710 \times 0.448 \times 0.874 \times 0.874 = 0.176$. Таким образом, суммарное перекрытие экологических ниш мало – около 1/6, а фактически ещё меньше, т.к. число экологических ниш, по которым происходит разделение, в природе значительно больше, чем было использовано нами в расчётах. Особенно существенны, вероятно, сезонные изменения в перекрытии экологических ниш по многим аспектам, не учтённые нами. На результаты расчётов влияет также то, что различные экологические характеристики получены в разных местах и в разное время. При получении одновременных данных результаты будут, вероятно, более показательны.

Итак, полуденная песчанка по сравнению с тамарисковой песчанкой в Западно-Казахстанской области малочисленнее, численность её более вариабельна. Несмотря на значительное сходство в использовании биотопов, питании, суточной активности, малые песчанки различаются в своём распространении по области и колебаниями численности по годам. Полуденная песчанка многочисленнее в более сухих и жарких условиях отдельных лет и участков территории, а тамарисковая песчанка – в более прохладных и влажных. Благодаря этим различиям один вид преобладает там и тогда, когда условия для существования другого вида менее благоприятны. Это является основой для сосуществования двух видов и гильдии в целом, т.к. чередование жарких сухих лет с более прохладными и влажными – основная черта климата аридных и полуаридных ландшафтов. Оба вида составляют стабильный двучленный комплекс – из двух видов один (тамарисковая песчан-

ка) более многочислен в соответствии с преобладанием в области более благоприятных для этого вида относительно прохладных и влажных лет и мест, а другой вид (полуденная песчанка) – вид-дублёр – приспособлен к более редким, но также типичным для полупустыни, устойчиво повторяющимся по годам или встречающимся на территории условий засухи. Южнее, где чаще наблюдаются более высокие температуры и чаще засухи, начинает устойчиво преобладать полуденная песчанка, а тамарисковая песчанка переходит в дублёры. Аналогичную структуру сообщества с основным видом и дублёром, приспособленным к более жарким и сухим условиям, мы наблюдали ранее (Окулова, 2003) для тех же условий среди блох норы малого суслика.

2.4. ХОМЯКИ И ХОМЯЧКИ

Как и тушканчики, хомяки существенно не разделяют экологических ниш по суточной и сезонной активности, сходно и их питание, хотя детального сравнения никем не проводилось. Обыкновенный хомяк в наибольшей степени предпочитает сочные корма – зелень, корнеплоды; у серого хомячка летом около половины, а к осени все желудки содержат семена. Н. В. Башенина (1951) отметила, что зелень и семена занимают равное место в питании этого вида. Хомячок Эверсмманна более семянояден, особенно часто он поедает животные корма: насекомые встречаются в 63–80% желудков, а мясо позвоночных животных – в 4.4–26% (Крыльцов, Шубин, 1964, цит. по: Млекопитающие Казахстана, 1977). Г. Б. Рюриков и А. В. Сувор (2005) отмечают, что хомячок Эверсмманна более агрессивен и более склонен к хищничеству, чем серый, так что он, будучи к тому же крупнее серого, может успешно вытеснять серого хомячка из удобных местообитаний. У видов мелких хомячков имеет место некоторое различие экологических ниш по абиотическим условиям и отсюда – в доле видов в населении мелких зверьков в разные годы. Так, серый хомячок предпочитает прохладные сухие годы с условиями II типа в песках и в жаркие влажные годы V типа в глинистой полупустыне, тогда как хомячок Эверсмманна чаще встречается в песках в годы III типа, а в глинистой полупустыне, как и серый хомячок, в годы V типа. Обыкновенный хомяк в песках максимальную долю в населении мелких зверьков составлял в прохладные влажные годы IV типа, а в глинистой полупустыне – в более жаркие влажные годы III и V типов. Таким образом, экологические ниши по климатическим условиям разделяются между хомяками наиболее резко в песках и менее чётко – в глинистой полупустыне.

2.5. СТЕПНЫЕ ПОЛЁВКИ

Питание. В период высокой численности 1954–1955 гг. в глинистой полупустыне на западе области изучалось питание общественной полёвки и степной пеструшки (Динесман, 1960). Зверьков ловили на «базищах» – развалинах бывших посёлков и на открытых пространствах с солончаковой растительностью. Осенью обоих лет общественная полёвка предпочитала полынок (в 19–62% в желудках отмечены побеги, в 37–42% – семена), семена моргука (37%), солянок (13%). Вегетативные части солянок и полынка наблюдали в 29–13% желудков. Степные пеструшки в тех же условиях предпочитали побеги полынка (51%) и луковичного мятлика (40%), семена полынка (26%). Весной пеструшки встречались только на солонцах, где потребляли чаще всего вегетативные части чёрной полыни, ромашника, прутняка, остреца. Общественная полёвка там же чаще поедала вегетативные части житняка, (40%), люцерны (30%), ромашника (24%).

Сравнивая на большем материале питание этих видов в той же местности по данным К. С. Ходашовой (1960), видим, что излюбленным кормом для общественной полёвки во все периоды года оказываются житняк и полынок (вегетативные части), ковыли – зимой и весной; мятлик луковичный поедается главным образом в начале весны. К лету питание становится разнообразнее, а осенью существенное место отводится семенам чёрной полыни

и полынка. В питании степной пеструшки большое место, особенно осенью, занимают вегетативные части луковичного мятлика, житняка и полынка (особенно в начале лета), вегетативные части остреца (особенно зимой и весной); в конце весны поедается много эфемеров. Осенью степная пеструшка активно поедает семена чёрной полыни. В целом можно сказать, что общественная полёвка в несколько большей мере поедает семена, пеструшка – зелёные части растений. Индекс сходства двух видов по частоте встречаемости того или иного вида корма составляет 0.19, по вегетативным частям растений – 0.167, по семенам и луковицам – 0.264. Расчёт показателей перекрытия экологических ниш (ПЭН) по питанию этих видов показал, что при среднем показателе 0.505 он максимален в наиболее сложные периоды – весной (0.65), и зимой (0.597), летом перекрытие ниш уменьшается до 0.55 и становится минимальным в наиболее благоприятных условиях питания – осенью (0.25).

Расчёт перекрытия экологических ниш по биотопам на Волжско-Узенской водораздельной равнине в период максимума численности двух видов (1952–1956 гг.) по данным К. С. Ходашовой (1960) дал средний показатель 0.357. При этом минимальный показатель отмечен для 1953 и 1954 гг., в годы пиков численности одного и высокой – другого: 0.336 и 0.427, а максимальное перекрытие (вероятно, сопряжённое с максимумом конкуренции) – в 1955 г. (0.858), на спаде численности обоих видов. В год депрессии численности обоих видов (1956) ПЭН был снова невелик (0.385).

Эти два вида различны и по *стратегии размножения*. Так, у общественной полёвки в данном регионе выводок невелик, но характерно быстрое половое созревание и большое число выводков, тогда как у обыкновенных полёвок выводок значительно больше, а число выводков меньше. Как мы отмечали ранее для лесных полёвок (Окулова, 1986), стратегия размножения, связанная с числом выводков, и особенно с размножением потомков второго и третьего поколения за один сезон, даёт прирост численности в геометрической прогрессии, тогда как стратегия, ориентированная на увеличение числа молодых в выводке, значительно менее эффективна и обеспечивает прирост только в арифметической прогрессии. Возможно, именно эта особенность размножения позволяет общественным полёвкам, как и близким к ним в этом отношении другим видам полёвок возникать как бы «из ничего» после многих лет практического отсутствия и обитания на очень небольших, наиболее благоприятных кусочках ареала в состоянии минимальной численности.

Обыкновенная полёвка в области встречается чаще других видов полёвок, она более влаголюбива, чем остальные виды. Известно, что пики численности обыкновенной полёвки и степной пеструшки в местах их совместного обитания могут приходиться на разные по влажности годы; в более влажных условиях преобладает обыкновенная полёвка, в более сухих – степная пеструшка. Это наблюдали Н. П. Наумов (1937) в типчаково-полынной степи на юге Украины (окрестности г. Бердянска) и А. Г. Воронов (1964) в степях Наурзумского заповедника (Кустанайская обл.).

Синхронности в динамике численности степных полёвок, по данным за 40 лет (расчёт по баллам численности) мы не выявили.

Разделение экологических ниш между этими видами идёт, вероятно, в наибольшей степени по территории: пеструшки приурочены больше к кромке песков и пескам, а обыкновенная полёвка – к глинистой полупустыне.

2.6. ПОЛЁВКИ ВЛАЖНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ

В эту гильдию на изучаемой территории входят водяная полёвка, ондатра, из обыкновенных полёвок скорее всего, восточно-европейская, полёвка-экономка и европейская рыжая полёвка. Последние два вида редки (рыжая полёвка достаточно обычна только в северной половине пойменных биотопов области, а экономка практически отсутствует) в центральной и южной частях области. Наиболее многочисленны во влажных местообитаниях обычно водяная полёвка, ондатра, обыкновенная полёвка. Будучи гораздо более крупной и более влаголюбивой, водяная полёвка вытесняет обыкновенную в более сухие

местообитания, а во влажных конкурирует в основном с ондатрой. В силу своей принадлежности к полёвкам эти два вида имеют r- стратегию существования и поэтому при появлении новых ресурсов (например, при возникновении оросительной системы) быстро расселяются и используют их, так же быстро исчезая при сокращении ресурсов.

Доля видов в населении мелких млекопитающих в разных погодных условиях рассматривается в разделе о климатических аспектах фауны. В песках водяная полёвка максимальную долю в населении зверьков составляет в максимально жаркие влажные годы III типа, ондатра – тоже во влажные годы III-го и в прохладные влажные годы IV типа. В глинистой полупустыне водяная полёвка составляла большую долю в населении в годы прохладные и влажные (IV), а ондатра – в жаркие влажные годы (V). Таким образом, оба вида наибольшую долю в населении составляют во влажные годы, но водяная полёвка в песках избирает максимально жаркие, а ондатра – прохладные условия, тогда как в глинистой пустыне, напротив, ондатра оказалась более теплолюбивой, чем водяная полёвка.

2.7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ 2 О ГИЛЬДИЯХ

Таким образом, гильдия отличается тем, что все её члены используют сходные условия, а видовые различия состоят в специфической адаптации к определённому варианту условий, участку на градиентной шкале. Примером могут послужить степные полёвки с их разной адаптацией к условиям влажности. Аналогичным образом в гильдии мышей Ставрополя и Северного Кавказа (Тарасов, 1989) в засушливые годы доминирует домовая мышь, а во влажные преобладает малая лесная.

Возможен градиент видов по питанию, например, в гильдии мышей – на Северо-Западном Кавказе (Окулова с соавт. 2005). Кавказская лесная мышь *Sylvaemus ponticus* в большей мере употребляет в пищу орехи и крупные семена деревьев широколиственных пород (граб, бук, каштан, дуб), чем кавказская форма малой лесной мыши *S. uralensis ciscaucasicus*, которая предпочитает более мелкие семена трав и кустарников. Это соответствует чёткой разобщенности биотопов и высот: в нижнем ярусе гор, где произрастают высокопродуктивные орехоплодные широколиственные леса, обитает почти исключительно кавказская лесная мышь, а по мере подъёма в горы, снижения продуктивности и выпадения из состава растительности широколиственных пород начинает всё больше преобладать малая лесная мышь.

Различия в питании приводят к разделению ниш по биотопам, см. пример с домовою и малой лесной мышами в лесополосах Джаныбека, раздел о гильдии мышей. Иногда в благоприятных условиях, когда пищи много, различие в разделении ниш по питанию незаметно, а в случае дефицита кормов проявляется. Это ярко показано в работе М.–Р. Д. Магомедова с соавт. (2003) на примере тамарисковой и полуденной песчанок Дагестана. Сравнение питания общественной полёвки и степной пеструшки по ПЭН в годы их присутствия на западе Казахстана показало, что максимальное перекрытие экологических ниш по питанию между этими видами полёвок бывает весной, в период дефицита ресурсов, минимальное – осенью, когда пищи достаточно.

Разделение экологических ниш близкими видами по биотопам имеет множество примеров, приведённых в предыдущих главах и в литературе. Например, на севере Ростовской области мыши домовые обитают только в поселениях человека, желтогорлые – в байрачных лесах, малые лесные – в степи (Шилова с соавт., 1994). В Среднем Прииртышье (Шутеев, Вахрушев, 1980) полевая мышь встречается чаще всего в лесополосах, домовая мышь – в бурьянниках, малая лесная приурочена к берёзово-осиновым колкам, меньше – к лесополосам. В пойме среднего течения Днепра (Днепроовско-Орельский заповедник) полевая мышь предпочитает дубовые леса по верхней пойменной террасе, а европейская лесная мышь *Sylvaemus sylvaticus* – песчаные «арены» – степные и засаженные сосной участки поймы, тогда как малая лесная мышь придерживается прибрежных пойменных зарослей кустарников и пойменных лесов (Окулова, Антонен, 2002).

Часто встречается также разделение ниш по экологическим предпочтениям (различные требования к условиям температуры и влажности среды). Это имеет свои следствия как в распределении видов по территории, так и во времени. Из рис. 211 (см. далее) видно, что в климатическом поле области виды распределены строго в соответствии со своими экологическими предпочтениями. Соответственно в сухие годы преобладают виды южного экологического облика, а в сырые и прохладные – северного. Наиболее многочисленный вид в гильдии обычно располагается ближе к центру климатического поля области, менее многочисленные – на его периферии. В годы с наиболее вероятными, стандартными условиями получает предпочтение наиболее многочисленный вид, адаптированный к типичным для местности условиям, а в годы, отклоняющиеся от среднего – вид-дублёр (или дублёры), из той же гильдии, но лучше приспособленные к данному отклонению, например, в гильдии полёвок в жаркие годы – степные пеструшки и общественные полёвки, в годы более прохладные и обычные – обыкновенные полёвки. Таким образом обеспечивается стабильное существование гильдии при всех вариантах градиента условий.

Количественное выражение перекрывания экологических ниш по территории, биотопам, питанию и другим признакам показывает, что при сочетании таких вероятностей перекрывание ниш становится минимальным, т.е. обеспечивается практически независимое существование видов, исключая редкие случаи особенно высокой численности одного или нескольких видов одновременно, тогда возникают непосредственно конкурентные отношения.

Тренды – длительные направленные смещения условий – могут менять соотношение видов. Так, в лесах Удмуртии за последние 25–30 лет значительно возросла численность и доля в населении мелких зверьков европейской рыжей полёвки *Myodes glareolus* Sch. за счёт красной полёвки *M. rutilus* Pall., почти исчезнувшей из прежних мест обитания, что связано с положительным трендом количества осадков и высоты снежного покрова, следствием глобального потепления (Бернштейн и др., 2003). Тренды климатических условий могут вести к практически полному, хотя иногда и обратимому, исчезновению видов с определённой территории. Примером является исчезновение большой и краснохвостой песчанок из Волго-Уральского междуречья вследствие увлажнения климата в XVIII–конца XIX вв. Их отсутствие длилось до начала XXI в., когда началось новое иссушение и потепление климата, открывшее возможность для большой и краснохвостой песчанок реколонизировать Волго-Уральское междуречье. Аналогичным образом, иссушение климата в песках во второй половине XX в. привело к исчезновению малого суслика из Волго-Уральских песков. Длительная многолетняя тенденция к потеплению и увлажнению климата на Русском Севере привела к снижению численности и роли в сообществе красной полёвки Пинжского заповедника (Архангельская обл., Окулова и др. 2003), нарушению циклики и резкому снижению численности норвежского лемминга в Лапландском заповеднике (Катаев, 2008; Окулова, Катаев, 2009).

Ещё более длительные смещения средних показателей погодных условий приводят к устойчивой смене не только в соотношении видов, но и в составе видов – доминантов. Так, на территории работ в глинистых ландшафтах при рассмотрении в геологическом масштабе времени произошла замена вида – доминанта – жёлтой пеструшки *Eolagurus luteus* на малого суслика (Дмитриев, 2001; 2004).

Редкие виды, располагающиеся на периферии климатического поля области, находятся в наименее устойчивом положении, им чаще угрожает опасность неблагоприятных воздействий и только тренды условий в благоприятную сторону могут укрепить их положение и даже повысить статус до обычных. Так, обычная, но немногочисленная в черневой тайге Западной Сибири полёвка – экономка в отличие от оптимальных участков ареала даёт редкие пики численности, один раз за 7 лет в особо благоприятные для вида дождливые годы, тогда она временно становится видом – доминантом и даже угнетает размножение более мелкого типичного доминанта – красной полёвки (Окулова, 1986). Постепенное изменение погодных условий на юге Дальнего Востока привело к резкому снижению

численности мыши – малютки, которая была массовым видом в открытых луго-степных и полевых биотопах в первой половине XX в. (Слепцов, 1947) и стала малочисленной – в конце XX в., резко изменив свой статус в населении мелких млекопитающих от массового вида до редкого или немногочисленного.

Между гильдиями возможны сходные взаимоотношения, но конкуренция между ними обычно меньше в силу больших различий между представителями разных гильдий, чем внутри них. Если в одной и той же местности синхронность многолетней динамики численности между видами в пределах гильдии редка (главным образом, в случае внезапного обилия или, напротив, недостатка ресурсов), то пики численности и депрессии у представителей, например, фоновых видов разных гильдий нередко бывают синхронными. Так, в условиях растущего потепления и увлажнения в ландшафтах области с глинистыми грунтами в 1900–1980 гг. численности фоновых видов гильдии наземных беличьих (малого суслика) и гильдии мышей (домовая мышь – кроме участков пойм крупных рек) изменялись, в общих чертах, синхронно. На юго-западе Волго-Уральского междуречья отмечен рост численности как домовой мыши, так и полуденной песчанки в годы обилия весенне-летних осадков, что способствует отрастанию и хорошему плодоношению солянок, которые составляют пищу и укрытие для обоих видов. Хорошее состояние солянок способствует продлению периода осеннего размножения мышей на ноябрь и декабрь, а также хорошему зимнему выживанию обоих видов (Скиртачѳв, 1979; Дробинский с соавт., 1980).

В пределах гильдий формируются т. н. «жизненные формы», т. е. происходит адаптивная радиация и отбор целостного комплекса адаптивных признаков и функций в одном организме, который обеспечивает наилучшее использование того или иного сочетания условий. Наиболее специализированные формы обладают набором морфологических адаптаций, все – комплексом физиологических и этологических адаптаций, развитых в разной степени.

3. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ПЯТИ ОТРЯДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОЛУПУСТЫНЬ И СЕВЕРНЫХ ПУСТЫНЬ ЗАПАДНОГО КАЗАХСТАНА

Анализ 5 отрядов млекопитающих – обитателей области – позволил выявить 19 жизненных форм, благодаря формированию которых в данном участке биосферы млекопитающие могут наиболее полно использовать имеющиеся ресурсы и достигать максимальной продуктивности. Каждая выделенная нами «жизненная форма» может, в свою очередь, дробиться на более мелкие варианты в соответствии с особенностями видов, поэтому предлагаемое деление представляет лишь нашу, в данном случае оптимальную, схему. Приводим краткую характеристику этих жизненных форм.

3.1. ГРЫЗУНЫ

1. *Жизненная форма сурков и сусликов.* Зимоспящие крупные и средних размеров колоннальные моноэстральные млекопитающие с дневной активностью и растительным типом питания (суслики, сурки). Обитатели открытых пространств – степей, полупустынь и пустынь. Внутри жизненной формы адаптивная радиация идёт по вариантам территории (ландшафтным зонам), типу питания (разная степень питания вегетативными частями растений, луковичками и семенами). В пределах рода сусликов *Colobotis* зверьки разделяются на две группы. Первая – группа **major**. Её представители – довольно крупный жёлтый суслик, приуроченный к песчаной пустыне, с большой ролью питания подземными частями растений, с высокой плодовитостью, но плохим выживанием потомства и невысокой численностью; близкий к нему вид – большой суслик, обитающий в сухих степях. Вторая группа – **pygmaeus**. Группу представляет более мелкий вид – малый суслик – обитатель полупустынь, с максимальной среди сусликов долей в питании надземных частей растений, с относительно низкой плодовитостью, но с более короткой спячкой и довольно хорошим выживанием молодых. Вследствие более мелких размеров этот суслик может осваивать мелкие благоприятные участки, численность его гораздо выше, чем у видов группы **major**. К сусликам примыкает степной, наиболее крупный и наиболее зеленоядный сурок-байбак, с небольшой плодовитостью, но относительно хорошим выживанием молодых. Численность сурка может быть довольно высокой и устойчивой, но в современных условиях на территории работ вид сведён к минимуму из-за воздействия человека.

В соответствии с ландшафтной приуроченностью видов их экологические предпочтения различны и определяют не только их распространение, но и преобладание в годы с различными метеорологическими условиями, более жаркими у жёлтого суслика и более прохладными и влажными – у остальных видов. Регуляция размножения идёт главным образом за счёт неполного участия зимовавших самок, особенно однолеток, в размножении.

Все эти виды относительно долгоживущие, живут до 4–6 и более лет, их жизненная стратегия более, чем у других грызунов, близка к k- стратегии.

2. *Жизненная форма тушканчиков.* Зимоспящие, б.ч. моноэстральные виды средней величины и мелкие, с рикошетирующим типом бега и смешанным растительно-животным типом питания. Обитают на открытых пространствах, главным образом полупустыни и пустыни. Адаптивная радиация внутри жизненной формы идёт прежде всего по линии приспособления к разным типам грунтов – плотным у пятипалых и сыпучим – у трёхпалых тушканчиков. Исключение составляет только трёхпалый емуранчик, который живёт на относительно мягких, но всё же плотных грунтах. Среди обитателей плотных грунтов идёт радиация по характеру питания: толстохвостый тушканчик зеленояден, емуранчик – со смешанным типом питания; остальные виды также различаются по доле зелёных, луковичных и животных кормов в пище (Shenbrot et al., 2000). Делятся тушканчики также по экологическим предпочтениям. Наиболее холодолюбив из них большой тушканчик, к более жарким условиям лучше приспособлен малый тушканчик. Виды, имеющие сходную приуроченность к грунтам, пище, экологическим предпочтениям, могут различаться

географическим распространением. Так, земляной зайчик и емуранчик распространены: первый – в основном в Волго-Уральском междуречье, а второй – в Зауральной части области. Наиболее мелкий представитель – степная мышовка.

Это одиночные, ночные зверьки. Известны случаи повторного в сезоне размножения самок. Регуляция размножения идёт главным образом за счёт неполного участия взрослых самок в размножении. Довольно долго живущие зверьки, местами многочисленны, с устойчивой численностью. Жизненная стратегия у тушканчиков промежуточная между k- и r-стратегиями, у степной мышовки – l- стратегия.

3. *Жизненная форма песчанок.* Средних и мелких размеров незимоспящие грызуны, приуроченные к пустыням как с сыпучими, так и с плотными грунтами.

Питаются в основном надземными частями растений – побегами, листьями (преобладают у большой и тамарисковой песчанок), семенами (их предпочитает полуденная песчанка). Размножение характеризуется элементами полиэстральности с преобладанием моноэстральности. Самки сеголетки иногда принимают участие в размножении. Регуляция размножения наблюдается не всегда, а когда она есть, идёт за счёт неучастия в размножении взрослых и сеголеток, уменьшения величины выводка. Колониальные дневные (большая песчанка), с сумеречной активностью и склонностью к социальности краснохвостая и полуденная песчанки, ведущая индивидуальный образ жизни, активная в сумерки и ночью тамарисковая песчанка. Варианты адаптаций внутри жизненной формы – к грунтам: сыпучие (полуденная песчанка), плотные (остальные виды); различают их также экологические предпочтения – обитание на окраинах пустынь, в кустарниках, в более северных (более холодных и влажных условиях) – тамарисковая песчанка. У остальных видов – приспособление к различной интенсивности жарким условиям пустынь (максимум – краснохвостая песчанка, минимум – тамарисковая). Большая песчанка имеет наиболее широкий спектр биотопических и пищевых адаптаций, что обеспечивает ей широкое распространение в зоне пустынь.

Довольно долго живущие грызуны с менее устойчивой, чем у сусликов численностью, иногда песчанки способны создавать высокие пики численности с последующими депрессиями, что связано обычно с климатическими и кормовыми условиями. Характерна стратегия, промежуточная между k и r-типами.

4. *Жизненная форма хомяков и хомячков.* Мелкие и средние грызуны с широким спектром питания, широко используют как растительные, так и животные корма. Характерны зимний прерывистый сон, способность к запасанию кормов. Виды различаются по величине (от крупного обыкновенного до наиболее мелкого серого). Полиэстральны, молодые принимают малое участие в продукции популяции. Нередко имеют очень большие выводки, особенно обыкновенный хомяк. Продолжительность жизни 2–3 года, активность главным образом сумеречная и ночная (у обыкновенного хомяка и дневная). Разделение экологических ниш в месте работ идёт по территории: обыкновенный хомяк тяготеет к северу, среди биотопов избирает культурные возделываемые земли, хомячок Эверсмanna чаще встречается в Зауралье на востоке области, живет в сухой степи и глинистой полупустыне; если встречается в песках, то тяготеет к «ашикам» (участкам полупустыни), склонен к синантропии. Серый хомячок приурочен к междуречью рек Волга – Урал, в районе работ более обычен в песках, а там приурочен к мелкобугристым закреплённым песчаным биотопам. По своим экологическим предпочтениям наиболее тепло- и сухолюбив серый хомячок, средние условия выбирает хомячок Эверсмanna, а более северный экологический облик характерен для обыкновенного хомяка. В сфере питания хомячок Эверсмanna отличается наибольшим предпочтением животной пищи и семян растений, серый хомячок чаще всего поедает семена трав, а обыкновенный хомяк – корнеплоды, вегетативные и генеративные части растений. Довольно агрессивные животные, особенно обыкновенный хомяк и хомячок Эверсмanna.

Как правило, представители этой жизненной формы не дают всплеск высокой численности и резких её колебаний. Могут быть отнесены к видам с l-стратегией, приближающейся к r-стратегии.

5. *Жизненная форма мышей и крыс.* Короткоживущие полиэстральные грызуны средних (крысы) и мелких (мышь) размеров с преимущественно сумеречным и круглосуточным типом суточной активности. Активны круглый год. Иногда в сильные морозы скапливаются в норах по нескольку штук, находясь в полуактивном состоянии (чаще лесные, реже полевые и домовые мыши). Созревание сеголеток длится 2–3 месяца, вследствие чего участие сеголеток в сезонной продукции популяции ограничено, за исключением особо благоприятных лет с длинным (вплоть до круглогодичного) сезоном размножения. Зимовавшие самки способны давать несколько помётов в год, нередко с большим количеством молодых, что создаёт условия для быстрого наращивания и колоссальных всплесков численности этих зверьков. Эта жизненная форма оказалась наиболее приспособленной к синантропии, она дала два вида настоящих синантропов – серую крысу и домовую мышь. Разделение экологических ниш идёт по вариантам условий с ограниченным запасом кормов (в жилых помещениях, стогах преобладает домовая мышь) и с изобилием кормов (в помещениях для скота, на элеваторах и мясокомбинатах доминирует серая крыса). Среди других представителей этой жизненной формы резко отграничена (по существу, представляет особый вариант жизненной формы) мышь-малютка, мелкий траволлазующий грызун, обитающий среди зарослей высоких трав в поймах рек и по берегам озёр. В оптимальной части ареала в отдельные годы способна давать крупные всплески численности. Домовая и малая лесная мышь имеют сходные экологические предпочтения и обитают в природе в сходных биотопах. При этом домовая мышь получает предпочтение в случаях с более сухими условиями, при малых ресурсах семенного корма и преобладании мелкосемянных кормов (плакитные пространства полупустыни) в силу меньшей потребности в пище и адаптации к питанию мелкими семенами, тогда как малая лесная мышь приурочена к понижениям рельефа и берегам биотопов с более богатой растительностью. В лесных биотопах малая лесная мышь доминирует над домовою мышью, вследствие более крупных размеров и адаптации к разгрызанию более крупных, с твёрдой оболочкой семян древесных растений. В поймах возможно круглогодичное размножение. Виды гильдии используют r- стратегию в динамике численности, хотя лесные мыши рода *Sylvemus* обычно не дают таких крупных всплесков численности, как *Mus*, *Micromys*, *Apodemus*. Резкие колебания численности связаны с колебаниями погодных условий и урожайности кормов. Виды с преобладанием r-популяционной стратегии.

6. *Грызуны с подземным образом жизни.* Мелкие (слепушонка) и средних размеров (гигантский слепыш) незимоспящие грызуны, питающиеся подземными частями растений. Различаются по размерам тела, биотопике и географическому распространению. Незимоспящие формы. Характерна активная роющая деятельность, круглосуточная активность, низкая продуктивность популяции и, по-видимому, относительно высокая продолжительность жизни. Виды, приближающиеся к k- стратегии, насколько это возможно у грызунов, с элементами r- стратегии.

7. *Степные полёвки.* Сюда включены степная пеструшка, общественная полёвка и обыкновенная полёвка, обитающая на плакорных пространствах (скорее всего, восточная форма обыкновенной полёвки). Среди них по своим экологическим предпочтениям резко выделяется общественная полёвка, предпочитающая наиболее жаркие условия, тогда как степная пеструшка и обыкновенная полёвка предпочитают более прохладные условия, а обыкновенная полёвка – ещё и более влажные. В области обыкновенная полёвка доминирует в стандартные, наиболее обычные по погодным условиям годы, тогда как остальные виды достигают высокой численности в годы, отклоняющиеся по погодным условиям, причём для общественной полёвки наиболее важна высокая температура, для степной пеструшки – увлажнение. В случае присутствия двух видов из гильдии степная пеструшка преобладает в годы с сухими, а обыкновенная – в годы с более влажными условиями. В условиях нашей работы степная пеструшка была более приурочена к пескам, а общественная – к глинистой полупустыне. Все эти полёвки полиэстральны, молодые (особенно у серых полёвок) быстро созревают и активно участвуют в размножении, особенно в годы, когда возможен длинный (а иногда и круглогодичный) период размножения. Короткожи-

вущие колониальные незимоспящие грызуны с ярко выраженным зеленоядным типом питания. Как правило, колониальны, мало агрессивны. Имеют максимальный потенциал размножения и могут давать крупные вспышки численности на обширных территориях. Представители видов с ярко выраженной популяционной стратегией г-типа.

8. *Полёвки влажных местообитаний.* Для берегов водоёмов характерны виды грызунов, специально приспособленные к этим условиям и виды – мезофилы. Это и более крупные формы – ондатра, и средние – водяная полёвка, и более мелкие – восточноевропейская полёвка, полёвка-экономка. К влажным местообитаниям приурочена в области и европейская рыжая полёвка. Ондатра приурочена к большим массивам прибрежных зарослей (поймы крупных рек, берега больших озёр), где нередко вступает в конкурентные отношения с водяной полёвкой и вытесняет её из наиболее благоприятных мест. Полёвка-экономка использует наиболее увлажнённые участки с травянистой растительностью, обыкновенная и рыжая полёвки – все остальные участки; последние два вида разделяют экологические ниши по питанию и по степени закрытости биотопов (рыжая полёвка заселяет облесённые и покрытые кустарниками участки поймы, обыкновенная полёвка – чаще луга и заросли прибрежных трав.). Незимоспящие, обычно с сумеречной и ночной активностью, зеленоядные (ондатра, водяная и серые полёвки) и со смешанным растительным типом питания (рыжая полёвка) грызуны, обычно нуждающиеся в большом количестве сочных кормов и влажных условиях существования. Как правило, ведут одиночно-семейный образ жизни. Характеризуются способностью к интенсивному размножению, полиэстральны, с быстрым созреванием молодых и нередко с участием их в продукции в год рождения. Могут давать вспышки численности, особенно водяная полёвка, ондатра. Динамика численности больше всего зависит от характера атмосферных осадков и величины паводка, многолетнего ритма водности водоёмов. Относятся к г – стратегам.

9. *Жизненная форма бобра* – крупного околоводного грызуна. Довольно крупный зверь, питающийся околоводной травянистой и древесной растительностью. Живёт семьями, преобразует среду для удобного обитания путём строительства плотин, каналов, хаток. Живёт довольно долго, 7–10 лет. Размножение мало интенсивное, молодые долго живут с родителями. Характерна к- стратегия.

3.2. НАСЕКОМОЯДНЫЕ

10. *Жизненная форма насекомоядных средней величины* открытых пространств. Это ежи – белогрудый и ушастый. Один из них (белогрудый) приурочен к твёрдым грунтам, другой – к сыпучим (ушастый). Виды чётко разделяют между собой и территорию, и биотопы. Зимоспящие хищные виды, питаются насекомыми и рептилиями, реже – яйцами и птенцами наземно гнездящихся птиц. Живут долго, до 10–12 лет, относятся к к- стратегам.

11. *Жизненная форма мелких насекомоядных.* Включает представителей четырёх родов – *Diplomesodon*, *Crocidura*, *Sorex*, *Neomys*. Путорак приспособлен к песчаным грунтам, белозубки – обитатели плакорных ландшафтов глинистой полупустыни с склонностью к синантропии, тогда как бурозубки – это представители лесных, более северных ландшафтов, в области приурочены в основном к влажным биотопам. Водяная кутора – лесной вид с полуводным образом жизни, обитает только на самом севере области по берегам водоёмов. Для землероек-бурозубок характерно разделение пищевых экологических ниш по размерам жертв (Dickman, 1988). В оптимальных частях ареала виды достаточно многочисленны. Не зимоспящие виды с круглосуточной активностью. Характеризуются интенсивным обменом веществ. Длительность жизни 1–2 года. Численность путорака и белозубок достаточно устойчива, для бурозубок характерны значительные колебания численности по годам. Переходная по своей экологической стратегии группа – от слабо выраженной к– к чётко выраженной г– стратегии.

12. *Жизненная форма околородного насекомоядного средней величины* (выхухоль). Ведёт полуродный образ жизни. Для неё характерна к– стратегия с долей г– стратегии.

3.3. КОПЫТНЫЕ

13. *Стадные номадные копытные* – обитатели открытых пространств. Из диких животных – сайгак. Растительноядное животное с широким спектром питания, приурочен к глинистой полупустыне, в пески заходит только на период ягнения. Характерны сезонные миграции и смена пастбищ, что позволяет избегать конкуренции с видами, близкими по питанию и распространению (малый суслик, домашние копытные). Обладает круглогодичной дневной активностью. Депрессии численности возникают из-за джотов, климатических перемен. Типичный к– стратег.

14. *Копытные – обитатели прибрежных биотопов и пойменных лесов*. С одной стороны, кабан, с другой – достаточно редкие представители семейства оленьих – лось, косули, пятнистый олень. Кабан и олени разделяют экологические ниши по биотопам и питанию. Кабан – обитатель более сырых биотопов – тростниковых зарослей по берегам озёр и рек, тогда как копытные придерживаются лесных биотопов в поймах крупных рек, чаще на севере области, что связано с достаточно большой ролью веточного корма в питании оленьих. Долгоживущие (10–12 лет) животные с к – популяционной стратегией.

3.4. ХИЩНЫЕ

15. *Жизненная форма мелких куньих хищников открытых пространств*. Степной хорь, ласка. Ведут одиночный образ жизни. Разделяют ландшафты: ласка встречается главным образом в песках, хорь приурочен к глинистой полупустыне и встречается в песках только в годы пиков численности мелких грызунов. Разделяют ниши по питанию: хорь охотится главным образом за сусликами, ласка наиболее приспособлена к питанию мелкими грызунами, реже – песчанками. Оба вида адаптированы к охоте в норах, хорь раскапывает норы сусликов и зимой. Характерна круглосуточная и круглогодичная активность. Достаточно оседлы. Живут довольно долго (до 10 лет). Для хоря характерна многоплодность. Являются к – стратегами.

15. *Средние по величине куньи хищники околородных биотопов*. Это горностаи, два вида норки, выдра. Способы добычи пищи – скрадывание, подкарауливание у нор, открытое преследование на суше и в воде. Ведут одиночный образ жизни. Виды разделяют экологические ниши по питанию (различаются размерами жертв и долями в питании рыбы, водных животных, а также водяной полёвки, которую добывает чаще всего горностаи), степени приуроченности к воде (более всего приурочена к воде выдра, менее всего – горностаи). Вселение американской норки в места обитания европейской норки привело к обострению конкуренции и почти полному исчезновению более мелкой формы – европейской норки – из мест, где обитает американская. К этой жизненной форме примыкает барсук – довольно крупный хищник, питающийся главным образом насекомыми, использующий берега водоёмов для норения. к – стратеги.

17. *Псовые хищники – обитатели открытых пространств*. Это волк, лисица, шакал, енотовидная собака, корсак. Ведут одиночный (лисица, корсак, енотовидная собака) или стайный (волк, шакал) образ жизни. Способы охоты – открытое преследование, загонная охота (стайные), индивидуальный поиск с помощью чутья, скрадывание, раскопка, «мышкование». Разделение экологических ниш – по размерам жертв (копытные, падаль – волк, преимущественно песчанки и зайцы – лисица, енотовидная собака всяядна, корсак предпочитает насекомых и мышевидных грызунов). Долго живущие к – стратеги. Максимальное сходство экологических ниш у лисицы и корсака, они разделяют экологические ниши по ландшафтам (в песках преобладает лисица, в глинистой полупустыне – корсак). Различаются по экологическим предпочтениям – лисица (по-видимому, это пустынный подвид –

караганка) предпочитает наиболее жаркие и сухие условия; к более прохладным и влажным условиям приурочен корсак. Волк бывает многочислен в наиболее влажные годы. к– стратеги. Динамика их численности зависит не только от абиотических условий, но и от динамики численности жертв.

18. *Жизненная форма кошачьих*. Крайне редка в Западно-Казахстанской области, единственный дикий представитель – степная кошка, предположительно может быть и рысь. Степная кошка – зверь средней величины с преимущественно ночным образом жизни и круглогодичной активностью. Питается в основном мелкими мышевидными, яйцами и птенцами наземно гнездящихся птиц. Способ охоты – подстерегание. к- стратеги.

3.5. ЗАЙЦЕОБРАЗНЫЕ

19. Одна жизненная форма, включающая три вида – зайцев – беляка и русака, а также степную пищуху; средней величины и небольшие животные, приуроченные к степным кустарникам (заяц-русак, пищуха) или лесам (заяц-беляк); питаются побегами кустарников и травянистой растительностью. Круглогодично активны, главным образом днём. Оди-ночный или колониальный образ жизни. Разделяют экологические ниши за счёт различий в биотопической приуроченности (два вида зайцев), питании и размерах тела, бóльшей подвижности зайца-русака, меняющего места обитания в течение сезона. Размножение слабой или средней интенсивности. К – стратеги.

Рассматривая размещение ряда видов из одних и тех же или разных гильдий в климатическом поле области, видим, что степные полёвки, хомячки и хомяки разделяют экологические ниши главным образом по градиенту температур, тогда как тушканчики, песчанки, влаголюбивые полёвки и мыши – скорее всего, по градиенту влажности. Хищные звери в равной мере зависят и от температуры и от влажности.

ГЛАВА 4. ЗАВИСИМЫЕ СООБЩЕСТВА, ОСНОВАННЫЕ НА ПИЩЕВЫХ И ТЕРРИТОРИАЛЬНО-ПИЩЕВЫХ СВЯЗЯХ

4.1. СООБЩЕСТВО ТИПА «ХИЩНИК–ЖЕРТВА»

Задача данного раздела – выявить значение позвоночных животных – хищников в жизни популяций млекопитающих и оценить характер взаимодействий хищников и жертв, постараться заметить популяционные адаптации, обеспечивающие существование системы, выявить её основные особенности. В данном разделе мы рассматриваем наиболее массовые виды хищных птиц, четвероногих хищников и змей, связанных в своём питании с млекопитающими.

Для глинистой полупустыни и песчаной пустыни характерны специфические экологические системы типа «хищник – жертва» в соответствии с размерами и биомассой жертв. Можно выделить три основные группы таких систем: 1) сайгак – волк + птицы-падальщики; 2) зайцы, суслики, тушканчики обычно служат жертвами для хищников двух типов – пернатых и четвероногих (зайцы – волк, лисица, филин; суслик – степной хорь, степной орёл, реж – лисица, волк, канюки; тушканчики – филин, совы, корсак, лисица) 3) мелкие мышевидные также служат пищей как для четвероногих, так и для пернатых хищников: канюк мохноногий, луни, филин, совы, ласка, хорь, корсак, лисица и др. При этом хищные птицы – более подвижная группа хищников, быстро, за счёт миграций реагирующая на местный рост численности жертвы, тогда как четвероногие реагируют на рост численности чаще на следующий год, отчего их роль возрастает в годы значительных, многолетних подъёмов численности мелких грызунов. Наиболее существенное давление на численность жертв оказывают хищники – специалисты, адаптированные к определённому виду жертв, и менее существенны виды – генералисты, имеющие широкий спектр питания. Роль последних возрастает в периоды высокой численности жертв. Наибольшим разнообразием и сложностью, обилием сочленов сообществ у фоновых видов по сравнению с менее многочисленными отличаются и другие биоценотические связи, характеризующие различные варианты сообществ: консорции, связи типа «паразит – хозяин» или «возбудитель инфекции – теплокровный хозяин».

В разделе использованы данные учётов, результаты разбора погадок хищных птиц, экскрементов хищных млекопитающих, желудков змей по материалам авторов и архива УПЧС, а также литературные данные.

4.1.1. Сообщество «млекопитающие-фитофаги–хищные птицы»

Проанализированы материалы учётов численности хищных птиц, проведённые зоологами станции и её отделений в 1952–1992 гг.

Автомобильные учёты проводили обычно в дневное время на дорогах области дважды в год – весной (апрель – июнь) и осенью – в сентябре-декабре. Небольшие автомобильные учёты были проведены также зимой, в январе. Поэтому в работе, к сожалению, не затрагиваются вопросы о численности ночных хищников – сов, а приводимые цифры отражают случайные учёты птиц, возможно, в сумерках или при изобилии пищи. Наиболее часто объём учётов составлял 30–90 км за сезон на территории одного стационара. Всего в данном разделе использованы материалы более чем 16 тыс. км автомобильных учётов хищных птиц. Кроме того, иногда использовали материалы конных и пеших учётов.

Представление о видовом составе и численности зарегистрированных в учётах хищных птиц можно получить из табл. 268 и 269. В первой таблице приведены материалы пеших и конных учётов, усреднённые по участкам области. В области во время учётов было выявлено 19 видов дневных хищных птиц: орлы – степной *Aquila nipalensis* (Hodgson, 1838), и могильник *A. heliaca* Sav., скопа *Pandion haliaetus* (L.), орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* (L.), большой подорлик *Aquila clanga* Pall., ястреб – перепелятник *Accipiter nisus*

Таблица 268. Численность дневных хищных птиц в Западном Казахстане по материалам конных и пеших учётов (экз. на 10 км учёта)

Место	Годы	Км учёта	Орёл степной	Орёл могильник	канюки	луни	Ястреб-перепелятник	кобчик	всего
Новый Уштаган	1952	98.4	0.914	–	–	0.508	1.423	–	2.846
Калмыково	1958–1960	158.5	0.757	0.063	0.631	0.568	0.631	0.063	2.713
Всего		256.9	0.817	0.039	0.389	0.545	0.934	0.039	2.764

(L.), канюк-курганник *Buteo rufinus* Cr., канюк мохноногий *Buteo lagopus* (Pont.), луни – степной *Circus macrourus* Gm., луговой *Circus pygargus* (L.) и болотный *C. aeruginosus* (L.), чёрный коршун *Milvus korschun* Gm., пустельги – степная *Falco neumanni* Fl. и обыкновенная *F. tinnunculus* L., а также кобчик *Erythropus vespertinus* и сокол балобан *Falco cherrug* Gray, 1834. Среди сов преобладают домовый сыч *Athene noctua* Scop., встречаются болотная сова *Asio flammeus*, филин *Bubo bubo* (данные УПЧС, Линдеман с соавт., 2005).

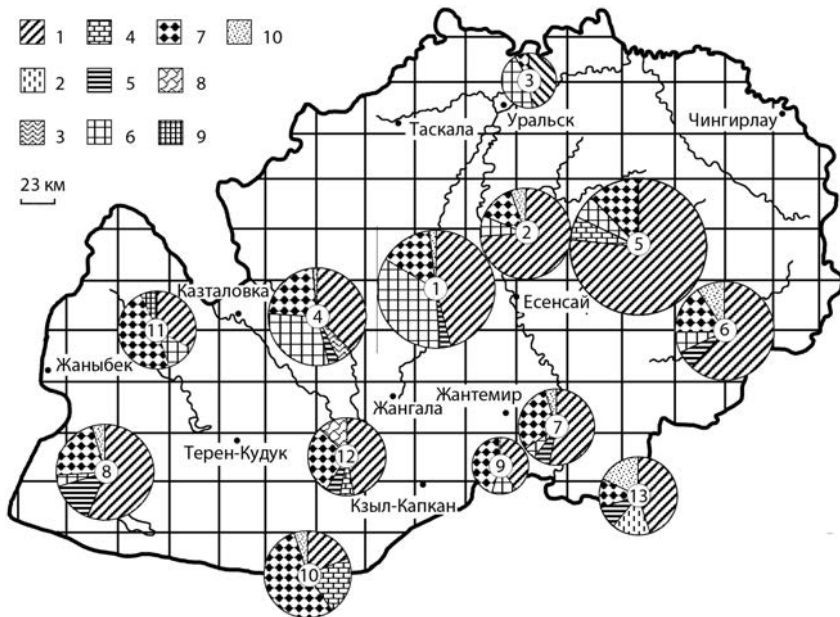


Рис. 199. Численность и соотношение видов хищных птиц в Западно-Казахстанской области по данным многолетних автомобильных учётов (1952 – 1992 гг.)

Размеры кругов пропорциональны численности; штриховка секторов: 1 – степной орёл; 2 – орлан белохвост; 3 – балобан; 4 – ястреб-перепелятник; 5 – пустельга степная; 6 – чёрный коршун; 7 – луни; 8 – филин; 9 – совы; 10 – прочие. Места сбора данных (в середине круга): 1 – Чапаевский р-н, Приуральная часть; 2 – То же, Зауральная часть; 3 – северные районы; 4 – Фурмановский район; 5 – Джембейтинский р-н; 6 – Каратобинский р-н; 7 – Тайпакский р-н; 8 – Урдинский р-н; 9 – стационар Байгазы; 10 – стационары Новый Уштаган, Айбас; 11 – Жаныбекский р-н; 12 – стац. Новая Казанка; 13 – стац. Райгородок.

Видовое богатство хищных птиц в целом невелико и по отдельным участкам территории составляет 5–10 видов (на севере области, в силу недостаточного объёма работ, выявлено всего два вида). Богатство видов максимально в центре (вдоль р. Урал) и на юге области (Чапаевский, Тайпакский и Джангалинский административные районы).

Соотношение видов дневных хищных птиц. Среди хищных птиц области первое место в учётах занимает степной орёл, второе – луни, третье – коршун, далее по обилию следуют пустельги, остальные виды в учётах редки. Из рис. 199, где показано соотношение видов хищных птиц в разных районах области, видно, что максимальное преобладание степного орла отмечено на территории, занятой глинистой полупустыней – в Волго-Уральском междуречье на северо-западе области и в районе стационаров Джамбейта, Есенсай, Чапаево, а также в других участках Зауралья, кроме самой юго-восточной части и по пойме р. Урал, т.е. в местах, где в населении грызунов господствует малый суслик. Луни занимают довольно большое место в фауне хищных птиц на Камыш-Самарском стационаре

Таблица 269. Результаты автомобильных учётов хищных птиц в Западно-Казахстанской области (экз. на 10 км учёта)

Место учёта	Годы	Км учёта	все-го	СО*	ОБ	С	БП	ЯП
Север (Приуральный, Зелёновский, Теректинский р-ы)	1951–1970	842	1.62	0.77	-	-	0.01	0.15
Чапаевское Приуралье	1950–1960	1809	4.83	2.09	0.03	-	0.01	-
То же	1961–1979	834		2,46	0.06	-	0.02	-
То же	1950–1979	2643	5.78	1.95	0.04	-		0.015
Чапаевское Зауралье	1963–1967	710	1.35	1.0	0.06	-		0.014
Фурмановский стационар (включая Казталовский р-н)	1952–1958	795	2.47	0.64	0.025	0.14	-	-
То же	1963–1965	186	2.42	2.15	-	0.05	-	-
То же	1952–1965	981	2.46	0.93	0.02	0.12	-	-
Джамбейтинский стационар	1950–1959	250	4.6	4.0	-	-	-	-
То же	1960–1969	216	6.34	4.17	-	0.05	-	0.65
То же	1950–1969	466	5.41	4.08	-	0.02	-	0.30
Кара-Тюбе, Бийрюк-Тайсуган	1964	495	2.69	1.66	0.08	-		0.04
Калмыково	1955–1983	2758	1.74	0.92	0.004	0.018	-	0.04
Байгазы	1952–1958	645	3.37	1.38	0.02	0.02	-	-
Урда	1952–1970	1877	2.31	1.29	0.03	0.01	-	-
Джангала	1952–1992	3334	2.69	0.71	0.01	0.39	-	0.04
Новый Уштаган	1952	165	4.79	0.91	-	0.18	-	1.03
Райгородок ****		400	1.43	0.75	-	-	-	-
Глинистая полупустыня, запад области до р. Кушум (Ходашова, 1960)	1950–1954	2736	1.41	0.45	-	-	-	-
Всего по области, бесснежный период		18762	2.55	1.14	0.02	0.01	0.001	0.026
Зимний учёт, Джангалинский стационар	1957	135	0.14	-	-	-		0.07

Место учёта	Годы	П	К	КК и МК	ЧК	ЛС	ЛБ	Филин	Балобан
Север (Приуральный, Зелёновский, Теректинский р-ы)	1951–1970	0.11	-	-	0.71	0.13		-	-
Чапаевское Приуралье	1950–1960	0.15	-	0.03	1.89	0.61		0.01	0.01
То же	1961–1979	0.11	-	-	1.18	0.89		-	-
То же	1950–1979	0.11	-	0.02	1.33	0.70	0.003	0.003	0.003
Чапаевское Зауралье	1963–1967	-	-	-	0.10	0.18	0.03	-	-
Фурмановский стационар (включая Казталовский р-н)	1952–1958	0.08	-	-	0.89	0.68		0.01	-
То же	1963–1965	0.11	-	-	0.05	0.05		-	-
То же	1952–1965	0.08	-	-	0.73	0.56		0.01	-
Джамбейтинский стационар	1950–1959	-	-	-	0.44	0.16		-	-
То же	1960–1969	0.14	-	-	0.14	1.20		-	-
То же	1950–1969	0.064	-	-	0.30	0.644		-	-
Кара-Тюбе, Бийрюк-Тайсуган	1964	0.16	-	-	0.18	0.53		0.04	-
Калмыково	1955–1983	0.12	-	0.06	0.09	0.52		-	-
Байгазы	1952–1958	0.02	-	-	0.47	1.47		-	-
Урда	1952–1970	0.34	0.03	0.03	0.09	0.50		-	-
Джангала	1952–1992	0.14	0.02	0.05	0.03	1.31		0.003	-
Новый Уштаган	1952	-	-	-	0.06	2.61		-	-
Райгородок ****		0.2	-	0.28	-	0.18	0.3	-	-
Глинистая полупустыня, запад области до р. Кушум (Ходашова, 1960)	1950–1954	0.06	0.007	0.026	0.18	0.68		-	0.004
Всего по области, бесснежный период		0.12	0.01	0.04	0.40	0.714		0.002	0.002
Зимний учёт, Джангалинский стационар	1957	-	-	0.07	-	-	-	-	-

СО – степной орёл; ОБ – орлан-белохвост; С – совы; БП – большой подорлик; ЯП – ястреб-перепелятник; П – пустельги; К – кобчик; КК – канюк-курганник; МК – мохноногий канюк; ЧК – чёрный коршун; ЛС – лунь степной; ЛБ – лунь болотный.

**** Северо-восток Гурьевской области у границ Западно-Казахстанской обл.

(Джангалинский р-н) и на юге Зауралья. Доля пустельг и канюка – курганника повышена в южных районах области.

По данным К. С. Ходашовой (1960), на 2736 км учётов в 1950–1954 гг. в западной части области в период повышенной численности степных полёвок среди дневных хищных птиц преобладали луны (степной и луговой) – 48.1% от всех учтённых, довольно много было и степных орлов. Реже встречались чёрный коршун, степная пустельга, канюк-курганник. Наиболее редки были кобчик и балобан.

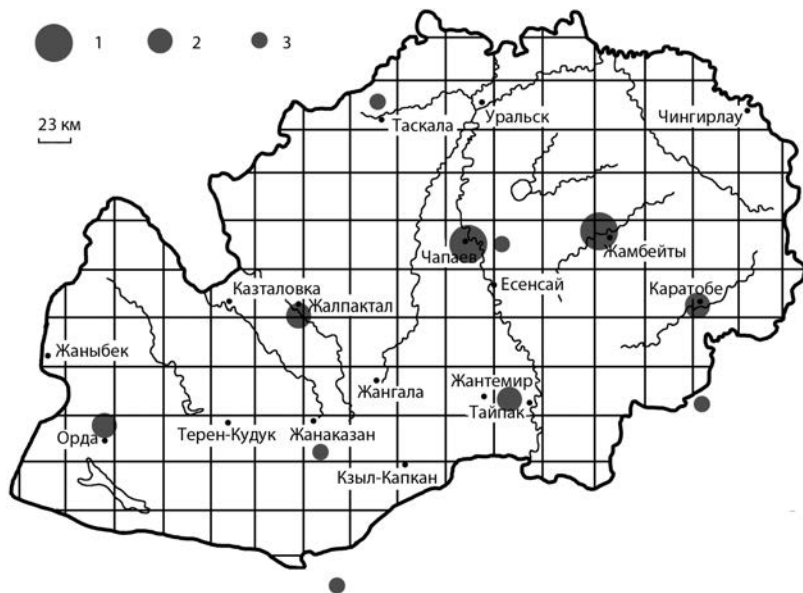


Рис. 200. Численность степных орлов на карте области, экз. на 10 км: 1 – много (2.1 и более), 2 – средне (1.1 – 2), 3 – мало (до 1)

Численность степного орла (Рис. 200) повышена до 2–4 экз./10 км на территориях, занятых глинистыми полупустынными ландшафтами, где много малых сусликов. К югу и северу падает численность и малого суслика, и степного орла. Лунь степной более многочислен также в центре области, включая Камыш-Самарский стационар (рис. 201). В годы пиков численности степных полёвок луней было много в глинистых полупустынях запада области (Ходашова, 1960). Пустельги многочисленнее, чем в других местах, в районе стационара

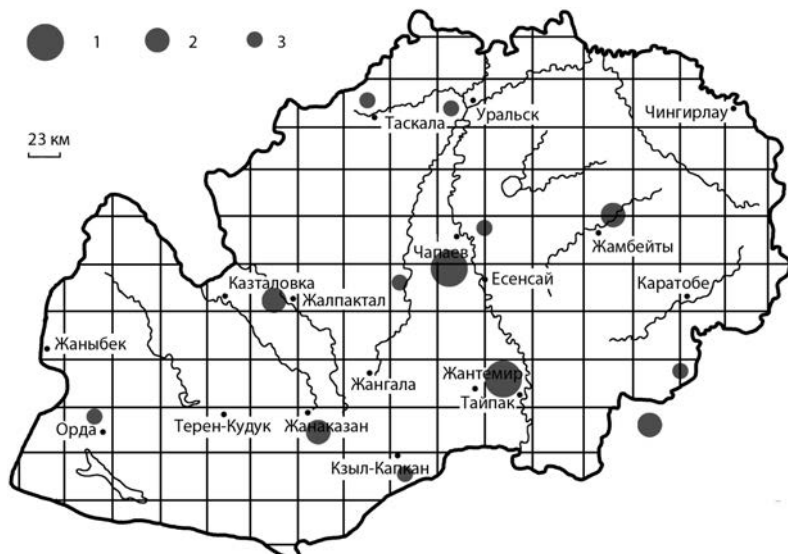


Рис. 201. Численность луней на карте области, экз./10 км автомобильного учёта: 3 – до 0.3; 2 – 0.31 – 0.60; 1 – 0.61 и более

Таблица 270. Сезонные изменения численности хищных птиц по данным автомобильных учётов в 1952 г. на стационаре Новая Казанка (экз. на 10 км учёта). Обозначение видов см. табл. 269

месяц	Км учёта	СО	ЧК	Луни	П	ЯП	Совы	Филин	Всего
Глинистая полупустыня									
Апрель	128	1.25	1.72	0.23	-	-	-	-	3.2
Май	125	2.24	1.84	1.12	-	0.08	-	0.08	5.36
Июнь	182	3.19	0.66	1.04	0.16	-	-	-	5.05
Июль	75	4.8	0.27	0.13	-	-	-	-	5.2
Август	100	1.5	2.7	0.2	-	-	0.4	-	4.8
Октябрь	198	0.05	0.4	0.2	0.05	-	0.1	-	0.8
Ноябрь	50	-	1.2	1.2	-	-	-	-	2.4
Декабрь	100	0.3	-	-	-	-	-	-	0.3
За год	758	2.25	1.74	0.6	0.04	0.01	0.13	0.01	4.93
Пески									
Март	15	-	-	-	-	0.67	-	-	0.67
Апрель	55	2.73	0.118	1.09	-	1.82	0.18	-	6.0
Май	58	1.8	0.8	0.4	-	0.4	-	-	3.4
Июнь	55	1.45	0.36	0.36	-	1.09	-	-	3.26
Июль	50	0.6	0.2	0.2	-	-	-	-	1.0
Август	30	0.75	-	0.75	-	-	0.33	-	1.83
Октябрь	30	0.33	-	0.33	-	-	0.33	-	0.99
Декабрь	30	-	-	-	-	-	0.33	-	0.33
За год	315	1.27	0.25	0.51	-	0.60	0.10	-	2.73

Урда. Коршун наиболее обилён в Чапаевском Приуралье и на севере области (0.33–1.18). Довольно часто этот хищник встречается и в Зауралье на стационарах Джамбейта, Кара-Тюбе, в песках Бийрюк-Тайсуган (0.13–0.18). В остальных местах редок. Канюк – курганник и кобчик отмечены только на юге области. Остальные виды в учётах встречаются реже.

Материалы пеших учётов (табл. 268) обогащают наши знания о численности и соотношении видов хищных птиц в центре Волго-Уральских песков (Южный песчаный стационар), где данные автомобильных учётов невелики. Доля степных орлов на юге в целом ниже, чем в других участках области (32.14%) за счёт значительной доли в населении птиц ястреба – перепелятника (50%) и луней (17.86%). Численность хищных птиц в целом здесь оказалась выше (по данным пеших и конных учётов), чем в соседнем Джангалинском районе и близка к данным по Калмыковскому стационару (автоучёты). Различия касаются второстепенных видов (луней, канюка, ястреба). Результаты этих учётов сходны с таковыми автомобильных учётов (табл. 269).

Максимальная численность хищных птиц наблюдается на стационаре Джамбейты (табл. 270, рис. 199). Довольно много их и в Чапаевском Приуралье; в остальных местах численность ниже, минимальная – на юге и у южных границ области (стац. Новая Казанка, Калмыково, Райгородок), а также на севере области, хотя здесь данные м. б. неточны из-за малого объёма учётов.

Таблица 271. Численность хищных птиц на 10 км автомобильного учёта в 1955 г. в различных районах области

Место	Км учёта	Всего	СО	ЦК	Луни	ОБ	П	Филин	БП	Совы	Канюки	ЯП
Чапаевское Приуралье	240	3.63	1.79	0.875	0.875	-	-	-	0.083	-	-	-
Калмыково	437	4.28	1.85	0.23	2.11	0.023	0.05	-	-	-	-	0.023
Фурманово	320	3.094	0.531	0.844	1.25	0.063	0.031	0.031	-	0.094	-	0.25
Байгазы	223	2.29	0.63	-	1.256	-	0.135	-	-	0.224	-	0.023
Новая Казанка	929	5.38	0.57	0.043	3.38	-	0.28	-	-	0.936	0.172	-
Всего	2149	4.30	0.968	0.289	2.303	0.014	0.149	0.005	0.009	0.442	0.074	0.042

Представление о сезонной активности хищных птиц можно получить из табл. 270. Здесь представлены данные по стационару Новая Казанка. Как видно из таблицы, в песках основная активность пернатых хищников приходится на апрель – июнь, в участке полупустыни – на май – август (когда выходят на поверхность молодые суслики). Отметим, что приведённые годы были годами подъёма численности степной пеструшки, которой особенно много было в песчаной части. В течение всего сезона активны наиболее многочисленными видами – степной орёл, коршун, луни, тогда как ястреба и филины отмечены только в первой половине сезона, а пустельги и совы – чаще во второй. Значительно большая встречаемость хищных птиц в первую половину сезона связана с устройством гнёзд и выкармливанием птенцов

Из 12 наиболее многочисленных птиц Западно-Казахстанской области преобладают степной орёл и луни (чаще степной), много чёрного коршуна, встречаются совы. Остальные виды могут быть причислены к немногочисленным и редким. От 50-х к 60–80-м гг. XX в. на всех четырёх стационарах (Чапаево, Джамбейта, Фурманово, Урда) возросла численность степного орла, в двух (Чапаево, Джамбейта) – также и луней, в Фурманово и Урде стало больше пустельг, в Урде также и канюка – курганника, а в Чапаево – также и орлана – белохвоста. Везде упала численность чёрного коршуна, на двух стационарах (Фурманово, Урда) – также и луней. На стац. Фурманово стало меньше сов, а на стационаре Чапаево – канюков-курганников.

В некоторые годы соотношение видов хищных птиц изменяется. Так, сравнивая соотношение видов и численность птиц в 1955 г. с многолетними средними, можно отметить, что численность в этом году была более чем в 1.5 раза выше обычного (Табл. 271). При этом численность степного орла была против среднего снижена в 1.3 раза, орлана – белохвоста – в 1.4, чёрного коршуна – в 1.52 раза, ястреба – в 1.7 раз, тогда как численность остальных видов была повышена: луней – в 3.2 раза, филина – в 1.67 раз, большого подорлика – в 9 раз, сов – более чем в 40 раз, канюков – в 2.4 раза. Рост численности отмечен как раз для видов, в питании которых большую роль играют мышевидные грызуны. Это необходимо связать с пиками численности степной пеструшки и общественной полёвки, наблюдавшимися в эти годы. Интересно, что скопление этих хищников сопровождалось вытеснением других, часто более крупных видов пернатых хищников, являющихся по отношению к степным полёвкам неспециализированными хищниками.

Распределение хищников по территории области в 1955 г. (табл. 271) подтверждает наши заключения. Так, в Чапаевском Приуралье и на стац. Калмыково уровень численности всех хищных птиц был близок к среднему, в Фурмановском районе, где началась депрессия численности общественной полёвки и степной пеструшки – в 1.12 раз выше среднего, на стац. Байгазы составляла всего около 52% от среднего, а в Джангалинском районе была в 1.25 раз выше среднего. В последнем районе с преобладанием песчаных ландшафтов был ярче всего выражен пик численности степных пеструшек, в 1955 г. пик пошёл на убыль, но в начале года численность ещё была высока. Если взять территорию, представленную в таблице 271, то оказывается, что максимальная численность пустельг, луней, сов и канюков (хищников – специалистов – миофагов) наблюдалась именно в этом районе, тогда как численность чёрного коршуна была повышена в Чапаевском Приуралье и Фурмановском районе, что объясняется, по-видимому, не пиком численности пеструшки, а другими причинами. Однако не исключена также и приуроченность чёрного коршуна к местам обилия полёвок. Так, К. С. Ходашова (1960) отметила высокий процент этих птиц среди пернатых хищников в годы пиков численности степных полёвок. Численность степного орла и большого подорлика была повышена в полупустынях Тайпакского и Чапаевского Приуралья, что тоже связано с пиком численности пеструшек.

Известно, что хищные птицы скапливаются в местах обилия пищи. Так, в Западно-Казхстанской области были отмечены скопления орлов и канюков – курганников по 20 и более особей в местах истребления сусликов фосфидом цинка, когда на земле оказалось много трупов отравленных зверьков, как это было, например, в 1959–1960 гг. в окр. пос. Калмыково. В местах охоты на сайгаков собиралось до 68 орлов, они нападали на подранков и питались на погибших от ран животных. На одном трупке сайгака сидело по 4–6 орлов (Калмыково, Байгазы, 1979). Скопления хищных птиц, наряду с волками, отмечены и в местах охота сайгаков, когда среди растений прячется множество беспомощных новорожденных сайгачат. Так, в местах охота сайгаков в песках Южного песчаного стационара (Айбас, 1976) можно было видеть до 30 орлов и канюков сразу. Скопляются пернатые хищники также и в местах массовой гибели грызунов в периоды эпизоотий чумы (например, в Бескалинских песках на юго-востоке области в 1977 г в точках Кыргыз, Жалтыр-сор наблюдались скопления филинов и других птиц). В 1950–1951 гг. на территории Тельновского стационара было отмечено скопление хищных птиц, в основном степных орлов: пешими и конными учётами было отмечено 9.38 степных орлов и 0.547 коршунов на 10 км (объём учётов 128 км). Плотность гнёзд степного орла при этом составила 1 на 500 га (учтено 2 гнезда). Скопления орлов состояли из групп по 4–7 штук, реже до 20. В Зелёновском районе в 1951 г. при численности степных орлов 1.03 на 10 км из 154 обследованных точек степной орёл был обнаружен в 45, а хищные птицы вообще – в 134. Плотность гнёзд степного орла при этом составила 1 на 300 га (учтено 3 гнезда). Уже в 60–70-х гг. XX в. зоологи УПЧС отмечали, что в местах, густо населённых человеком, степных орлов нет.

Биология размножения степного орла в изучаемом регионе сходна с таковой в Калмыкии (Сурвилло, 1983). Фенология хищника тесно связана с фенологией его основной жертвы – малого суслика, что отмечает и А. В. Сурвилло (1983). По наблюдениям в Урде (1952) и в Уштагане (1971), прилёт орлов весной отмечается 13–18 марта, что согласуется со сроками пробуждения сусликов. Первая кладка у степного орла зарегистрирована 20–22 апреля, птенцы отмечаются с 3–5 июня, когда появляются молодые суслики, последние пуховики – 26 июня, первые оперённые птенцы – 5 июля. Откочёвка орлов согласована со сроками залегания сусликов в спячку. Так, например, в 1957 г. на стац. Фурманово суслики залегли в конце сентября, и орлы оставались на территории стационара до этого срока, тогда как в 1958 г. там же суслики залегли раньше, и орлы откочевали раньше. Осеннее группирование орлов отмечено 5 августа, а последний пролёт – 7–10 октября. В кладке зоологи наблюдали 2–3 яйца. В 1951 г. в Зелёновском районе отмечено 3 гнезда, по два яйца в кладке. В 1958 г. на стац. Тельнов обнаружено 2 гнезда, 1 с двумя яйцами, 1 – с двумя птенцами. В 1958–1959 гг. на стационаре Калмыково гнёзда орла с яйцами

наблюдались с 25 апреля по 3 мая (1958) или с 22 по 29 апреля (1959), а 29 мая 1959 г. было найдено гнездо с пуховыми птенцами. В целом в полной кладке наблюдается 2–3 яйца (в среднем 2.29, $n=7$), т.е. столько же, сколько отмечал и в Калмыкии А. В. Сурвилло (1983), где он насчитывал в среднем в кладке 2.3 яйца (от 1 до 3). Гнёзда устраивались на суслиных курганчиках, копнах, тригонометрических вышках.

4.1.2. Сообщество «млекопитающие-фитофаги–хищные млекопитающие и рептилии»

4.1.2.1. Численность хищников по данным учётов

В области обитает 7 видов наиболее многочисленных четвероногих хищников: волк, лисица, корсак, барсук, горноста́й, ласка, степной хорь, Остальные виды встречаются единично (см. видовые очерки в ч.1).

Численность наземных хищников не изучали в достаточном объёме специально. Представление о видовом составе, численности, соотношении видов можно получить различными способами, каждый из которых, обладая своими достоинствами и недостатками, всё же не даёт целостного представления, поэтому необходимо рассматривать результаты разных методов совместно. Были использованы следующие методы: 1) данные попадания хищных (практически только куньи) в капканы, поставленные для учёта грызунов; для характеристики численности хищных здесь использовали число зверьков, попавших на 100 капкано-суток; 2) данные по среднегодовому количеству хищников, вскрытых баклабораторией и добытых зоологами любым способом – во время учётов, при вольном вылове или охоте, включая найденные трупы; за единицу учёта принимали среднее число хищников данного вида, вскрытое лабораторией стационара за год. 3) по заготовкам шкур хищных пушных зверей (данные организаций Заготпушнины, число шкур, заготавливаемых в районе за год). 4) изредка проводили специальные учёты нор степного хоря (в количестве нор на гектар); 5) имеются и единичные учёты численности четвероногих хищников по первому снегу в декабре (в количестве следов на 10 км маршрута).

В целом по области соотношение видов четвероногих хищников показано на рис. 202. Наиболее многочисленным видом хищных зверей в области является степной хорь (табл. 272–273). Второе место, судя по данным вскрытий (табл. 273) занимает ласка. Данные заготовок пушнины мало характеризуют её численность. Из пушных хищных зверей второе место после степного хоря занимает лисица, третье – волк, четвёртое – корсак. Изменение хода заготовок по годам представлено в табл. 1–9 Приложения к ч.2.

Из табл. 272 видно, что при следовом учёте наиболее многочисленна обыкновенная лисица. Второе место занимает корсак, третье – степной хорь. Максимальная плотность хищников зимой наблюдается на юге области, по северной окраине Волго-Уральских песков. В центре песков также иногда наблюдалась высокая численность хищников. Так, на стационаре Айбас в апреле 1976 г. в связи с окомом сайгаков численность волка была высока и составила 1 экз./10км маршрута, лисицы – 0.17.

Однако, если говорить о реальной численности хищников, независимо от методов учёта, степной хорь всё же – наиболее многочисленный хищник.

Учёты плотности нор степного хоря на территории главным образом Чапаевского района проводили в 1963–1970 гг. как весной, так и осенью (табл. 272). Места учёта хорей плотно заселены малым сусликом.

Кроме того, мы располагаем данными учётов нор степного хоря по стационару Калмыково (1971 г.). При объёме учётов в 50 га там было отмечено 0.04 норы на га. В 1963 г. на стационаре Кара-Тюбе весной на 100 капкано-суток учтено 0.33 степных хоря и 0.83 ласки (объём учётов 600 кс). Судя по этим материалам, численность хоря составляет в Чапаевском районе около 0.54 на 100 капкано-суток, при этом на 1 гектар насчитывается 0.25 нор

Таблица 272. Численность степного хоря в Чапаевском районе Западно-Казахстанской области (по материалам учётов нор на площадках и животных – капканами)

Год	Сезон	Площадь учётов, га	Нор/га	Число капкано-суток	Хорей, экз./100 капкано-суток	Сусликов, экз./га весной
1963	осень	64	2.45	-	-	67,1
1964	Весна	40	0.08	-	-	54.5
	Осень	40	1.78	-	-	
1965	Весна	40	0.33	17637	0.75	44.7
	Осень	40	1.6			
1966	Весна	52	0,33	13853	0.13	31.9
	Осень	52	1.1			
1967	Осень	52	2.12	6412* 2462**	0.19* 1.34**	66.8
1968	Весна	52	0.25	23706	0.18	44.7
	Осень	52	1.81			
1969	Весна	51	0.16	14557	1.02	81.1
	Осень	51	1.31			
1970	Весна	51	0.10	23706	0,18	47.7
	Осень	54	0.72			
1971	За год	50	0.7	17835	0.6	53,5
1975	То же	-	-	1675	0.06	23,5
1978	То же	-	-	2403	0.04	28,1

*Междуречье Урал-Кушум.

**Закушумье.

этого зверя. К осени число нор возрастает примерно в 6.4 раза и составляет в среднем 1.6 норы на гектар. На стационаре Урда в 1971 г. плотность нор хоря составила также 1.6, а на стационаре Кара-Тюбе в 1974 г. – 2.8 на га, на стационаре Калмыково – гораздо ниже.

Из табл. 273 видно, что, по данным вскрытий, суммарное количество хищников очень невелико на севере области и в Чапаевском Зауралье, максимально – в участках глинистой полупустыни и в переходной к пескам зоне Волго-Уральского междуречья, ниже – в Зауралье и самое низкое – в Волго-Уральских песках. Точное определение вида при данном способе учёта позволяет отметить, что мелких и средних хищников, включая псовых и барсука, в области не менее 7 видов, и эти виды, кроме перевязки, встречаются не единично. Несравненно чаще других при данном методе учёта попадает степной хорь, особенно в районах, занятых центральными и южными вариантами глинистой полупустыни (13–20 экз. в год). В песках численность хоря ниже, за год здесь на лабораторный стол попадало ежегодно до 5 хорей. В то же время, в песках была гораздо многочисленнее, чем в глинистой полупустыне, ласка: 0.27–1.8 в год в песках, если не считать Н. Казанку, где ласок было поймано много в период пика численности степных пеструшек, против 0–0.53 в районах, лишённых песчаных массивов. Далее по числу попавших на вскрытие животных следует лисица. Её было добыто зоологами больше всего также в южной половине области – на Уиле (2 в год), на стационаре Новая Казанка (1.0), на стационарах Калмыково (0.70), Кзыл-Капкан (0.50), а также на стационаре Джамбейта (0.57). Горностаий

Таблица 273. Число хищников, пойманных зоологами попутно при учётах грызунов и вскрытых баклабораториями станции за весь период работ (зверей в среднем за год, 1940–2002 гг.)

Стационар	Лет учёта	Хорь	Перевязка	ласка	горностай	Лисица	Барсук	Корсак	Всего хищных зверей
Уральск и Зелёновский р-н	4	1.0	-	-	0.25	-	-	-	1.25
Северные районы	4	-	-	-	0.25	-	-	-	0.25
Фурманово	16	13.06	-	0.125	0.063	0.25	-	0.188	13.686
Чапаево	13	22.3	-	0.07	0.61	0.21	-	0.07	23.25
Чапаевское Зауралье	2	2.0	-	-	-	-	-	-	2.0
Калмыково, Байгазы	17	18.65	0.59	0.529	0.294	0.706	0.059	0.412	20.24
Новая Казанка	16	6.0	-	13.0	0.188	1.0	0.125	-	20.94
Кзыл-Капкан	10	0.4	-	1.4	-	0.51	-	-	2.3
Южный песчаный	10	0.3	-	1.8	0.10	0,3	-	-	2.5
Урда	15	0.67	-	0.267	-	0.133	-	-	1.07
Джамбейта	21	7.29	-	0.571	0.19	0.57	0.095	0.19	8.305
Бийрюк-Тайсуган	3	5.0	-	-	-	0.3	-	-	5.3
Уил	4	6.7	-	2.7	1.3	2	-	1	13.7
Всего	135	8.362	0.007	2.02	0.225	0.594	0.036	0.138	11.38

встречался чаще на Уиле и в Чапаевском районе, реже – на стационарах севера области, на стационаре Калмыково, Джамбейты, ещё реже – по окраинам и в центре Волго-Уральских песков. Корсака отлавливали реже, главным образом по р. Уил, в Калмыково, Джамбейте и Фурманово, реже – в Чапаево. Барсук чаще встречается в окрестностях Новой Казанки, Джамбейты, реже – на стационаре Калмыково. Единично на стационаре Калмыково была поймана перевязка.

Безусловно, что численность таких зверей как псовые и барсук отражается данным методом учёта неполно, в данном случае можно сравнивать лишь заселенность этими видами разных частей области. Для куньих же этот метод достаточно показателен, он отражает и численность, и соотношение видов, и приуроченность зверей к различным участкам. В целом можно сказать, что степной хорь и корсак приурочены к районам с преобладанием глинистой полупустыни, тогда как ласка, горностай, лисица и барсук более многочисленны в песчаной части области, хотя наиболее чётко различия в ландшафтной приуроченности выражены у пары хорь – ласка.

Рассмотрение соотношения видов хищных зверей в Западно-Казахстанской области по данным лабораторных вскрытий (рис. 202) позволяет видеть, что на севере области заметное место занимает горностай (поскольку отловы, видимо, были приурочены к долинам рек), но по всей территории полупустынной части области господствует степной хорь. На

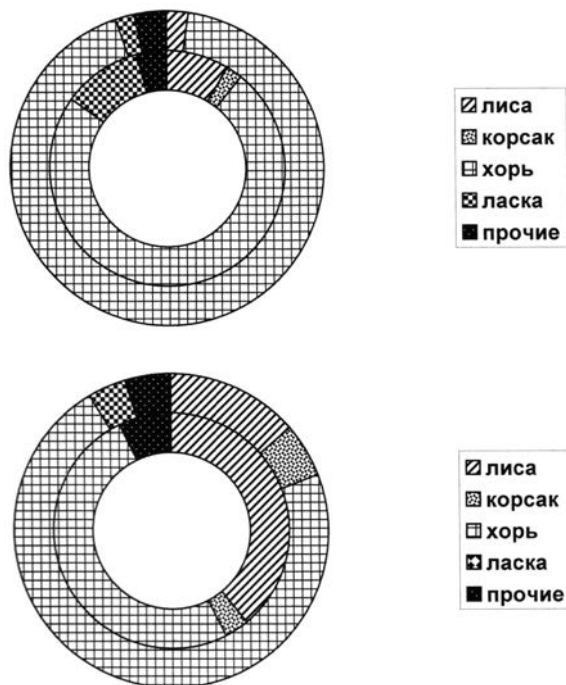


Рис. 202. Соотношение видов хищных зверей: в песках (внутреннее кольцо) и в глинистой полупустыне (внешнее кольцо); сверху – по заготовкам шкур от числа добычи в данном ландшафте за год; внизу – то же по данным лабораторных вскрытий, от числа экз. на стационар за год

востоке и юго-востоке области в районе Джамбейты, Калмыкова, нижнего Уила преобладание хоря несколько снижено за счёт бóльшей доли поимок других видов. В песчаной части области доля хоря остаётся высокой только в районе Урды, на переходе к полупустыне, но и здесь заметно повышена доля ласки и лисицы. В остальных песчаных районах области и возле неё в отловах зоологов преобладает ласка, а хорь оттеснён на 2-й и даже 3-й план за счёт лисицы.

4.1.2.2. Заготовки шкур хищных пушных зверей

К анализу материалов заготовок следует подходить с большой осторожностью, т.к. на эти данные оказывают влияние не только природные, но и социальные человеческие факторы (войны, изменения численности людей, общественного строя и отсюда – природопользования, колебания политики государства в отношении уничтожения или охраны тех или иных видов, заготовительные цены и т.д.). Доступные нам данные по заготовкам пушных зверей в области приведены в Приложении. Согласно этим материалам, всего за 1942–1966 гг. в области было заготовлено 208499 шкур хищных зверей. Разделение территории на две ландшафтные зоны – глинистой полупустыни и северной песчаной пустыни позволило рассмотреть соотношение видов хищников в заготовках по этим двум зонам. В полупустыне три четверти всей добычи охотников составляет степной хорь, 14.2% – лисица, корсак и волк – 5.9 и 4.2% соответственно. В песках хорь составляет половину добычи; сильно, до 39.2% возрастает в песках доля лисицы. В песках также возрастает доля в добыче охотников волка (до 6.4%), тогда как доля корсака падает до 3.4% (рис. 202). Добыча волка была максимальной в 1949 г. и особенно в 1955 г., после чего стала сокращаться. Доля корсака была максимальной в 1949 г., а позднее стала уменьшаться, тогда

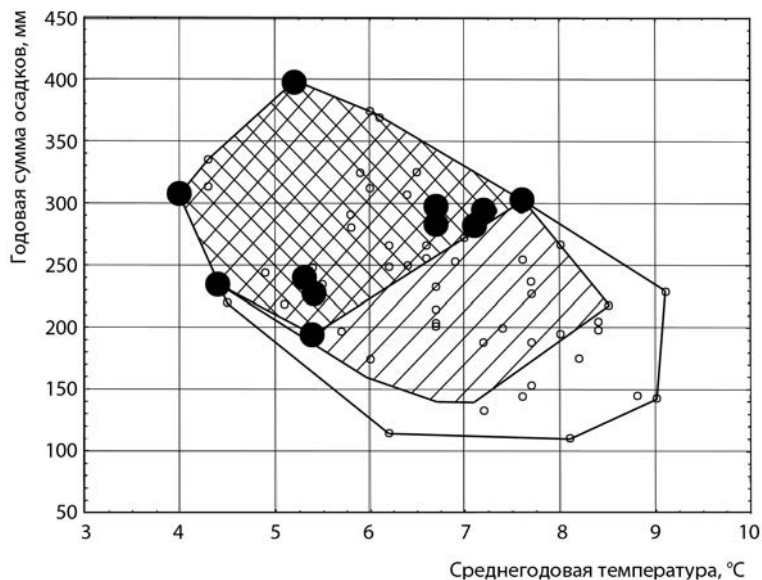


Рис. 203. Экологические предпочтения хищников по материалам автомобильных учётов. Степной орёл, экз. на 10 км учёта: 1 – до 1; 2 – 1.1 – 3; 3 – 3.1 и более

как добыча лисицы возрастала до 1951 г. и далее оставалась довольно высокой до 1955 г., после чего начала падать. Доля горностая и ласки везде низка, но выше в глинистой полупустыне (0.26), чем в песках (0.045%). Доли барсука и енотовидной собаки вдвое больше в песках, чем в полупустыне.

В середине XX в. наиболее типичное для глинистой полупустыни преобладание степного хоря было максимальным в Джангыбекском районе, велико – в Казталовском и Урдинском. Это можно связать с высокой численностью малого суслика в этих районах. Южнее, в Джангалинском районе, доля хоря в заготовках падает до трети за счёт увеличения доли в добыче главным образом лисицы. Если в местах особо высокого доминирования хоря лисица составляла 16.6–19.4% в добыче пушнины, то в южных районах доля лисицы возрастает до 30.6–52.2%.

В песках в питании лисицы большое место занимают песчанки и мышевидные млекопитающие, а также насекомые и заяц русак (см. раздел о питании хищников). Результаты, сходные с таковыми для пары «хорь – суслик» были получены и для пары «лисица – заяц русак». Чем больше заготовлено шкурок русака, тем больше заготавливается и шкур лисицы. В районах, лежащих к северу, северо-западу и северо-востоку, доля лисицы менее $\frac{1}{4}$. В южных и юго-восточных районах области в добыче охотников несколько повышена доля волка.

В полупустыне был период, благоприятный для всех хищников, это 1945–1955 гг., а до и после них заготовки были меньше (кроме волка). Низкие показатели добычи в 1942–1946 гг. можно объяснить малым объёмом работ по добыче, когда мужчины охотники были на фронтах или работали для фронта. Это привело к восстановлению численности пушных зверей, которые после войны стали усиленно заготавливаться. В песках снижение заготовок волка после его усиленного отстрела в 1943–1949 гг. привело к дальнейшему снижению численности хищника с восстановлением в 1955 г., тогда как в полупустыне значительные заготовки волка производили до 1955 г. включительно, позже заготовки волка стали падать. Добыча хоря после активных заготовок в 1946–1950 гг. в глинистой полупустыне стала уменьшаться и уже не поднималась до прежнего уровня. Максимальные заготовки степного хоря в песках, всегда значительно меньше, чем в полупустыне, были

максимальными в 1949–53 гг., а затем также пошли на убыль. Для лисицы отмечен один пик заготовок в обеих природных зонах – в 1951–1955 гг. в полупустыне и примерно в те же сроки – в 1949–1952 гг. в песках. Примерно в те же годы наблюдался, судя по заготовкам в обеих природных зонах, и подъём добычи корсака (около 1951 г.).

Усреднённые по годам данные заготовок приведены в табл. 274.

В середине 20 в. больше всего шкур заготавливали в Урдинском и Джаныбекском районах, меньше – в Тайпакском, Джангалинском, Чапаевском районах, мало – в Фурмановском и Казталовском, меньше всего – в Джамбейтинском районе. В большинстве районов в заготовках преобладал степной хорь, особенно много его было добыто в Урдинском районе. Волка и барсука чаще всего добывали в Джангалинском районе, корсака и лисицу – в Урдинском и Джаныбекском. Горностай чаще всего попадал в руки охотников в Чапаевском районе, что естественно, т.к. там больше площадь водоёмов, по берегам которых предпочитает держаться горностай.

Сравнение динамики заготовок шкур четырёх наиболее многочисленных видов (хорь, лисица, корсак, волк) для двух районов показывает, что в разных частях области изменение объёма заготовок по годам происходит в общем синхронно для всех видов. Пики заготовок приходятся на 1955 и 1963–1964 гг.; в целом на одни и те же годы приходятся и глубокие депрессии численности пушных зверей.

Сопоставление картосхем добычи шкур хищных зверей с показателями попадания их на лабораторный стол показывает, что данные иной раз противоречивы. Так, больше всего шкур лисицы и хоря было заготовлено на западе области, в Джаныбекском и в Урдинском районах, где также вели свою работу зоологи противочумной системы. По их данным, численность этих зверей в Урдинском районе была невысока. По материалам лаборатор-

Таблица 274. Данные по заготовкам пушнины в различных районах области (шкур в год)

Район	Годы	Число лет	лиса	корсак	волк	хорь	горностай	ласка	барсук	всего
Джамбейтинский	1947–1965	18	102.5	38.3	84.39	386.5	0.22	-	7.61	619.52
Чапаевский	1950–1966	17	240.4	102.74	54.13	821.76	10.08	0.12	3.24	1232.45
Джаныбекский	1947–1958	11	1050.2	327.3	67.8	4860.8	-	-	6.4	6312.5
Джангалинский	1948–1952	5	718.8	55.8	127.8	344.4	1.45	-	36.8	1285.6
Калмыковский	1954–1956	3	461	78.3	108 0.33*	851.7	3.3	-	2.7	1504,0
Урда	1950–1956	7	1263.1	377.57	73.43	4804.6	-	-	-	6518.7
Фурмановский	1940–1958	13	166.6	76.23	35.0	551.2	-	-	1.38	830.4
Казталовский	1945–1958	11	121.2	72.5	32.09	579.2	0.45	-	0.091	805.5
По области	1945–1966	85	364,2	121,9	64,4	1480,5	2,29	0,002	5,6	2091,8

*енотовидная собака.

ных вскрытий, высокая численность хищников, особенно хоря, ведётся на прилежащих к р. Урал территориях (Чапаевский, Тайпакский районы), но на числе заготовок это не отражается. Возможно, это связано с приуроченностью мест вылова хорей противочумниками к местам обитания малого суслика. В то же время, о численности волка, барсука и корсака мы можем судить только по данным заготовок, а ласки и горностая, напротив, – только по данным лабораторий.

Используя все данные, можно сказать, что лисица наиболее многочисленна, по-видимому, на западе и юго-западе и на крайнем юго-востоке области, хорь и корсак – на западе и в центре области, волк, барсук и ласка – в основном на юге, горностай – в центре и на крайнем юго-востоке области.

4.1.3. Климатические поля хищников и соотношение этих полей с таковыми жертв

Помещая ежегодные данные учётов хищных зверей и птиц в климатическое поле области или его частей, мы можем выявить погодно-климатические условия, оптимальные для хищников, сопоставить их с таковыми жертв-фитофагов и, таким образом, оценить степень связи хищников и их жертв по экологическим предпочтениям. Подобная работа была проведена в отношении луней, степного орла, чёрного коршуна, а также четвероногих хищников – степного хоря, лисицы, корсака, волка. Экологические оптимумы хищников были сопоставлены с таковыми зайца-русака (по заготовкам), малого и жёлтого сусликов, тamarискоковой и полуденной песчанок (по учётам капканно-площадочным методом), полёвок общественной и обыкновенной, степной пеструшки (по комплексной оценке в баллах численности), домовый и малой лесной мышей (в числе на 100 лс учёта осенью). Экологические предпочтения хищников показаны на рис. 203–208, зайца-русака – на рис. 209, жёлтого суслика – на рис. 210. Из них видно, что для степного орла (рис. 203) характерна довольно широкая область оптимума, при этом особенно значительна температурная толерантность (высокая численность бывает почти при всех возможных значениях областного градиента среднегодовых температур). В то же время, он тяготеет к суженному

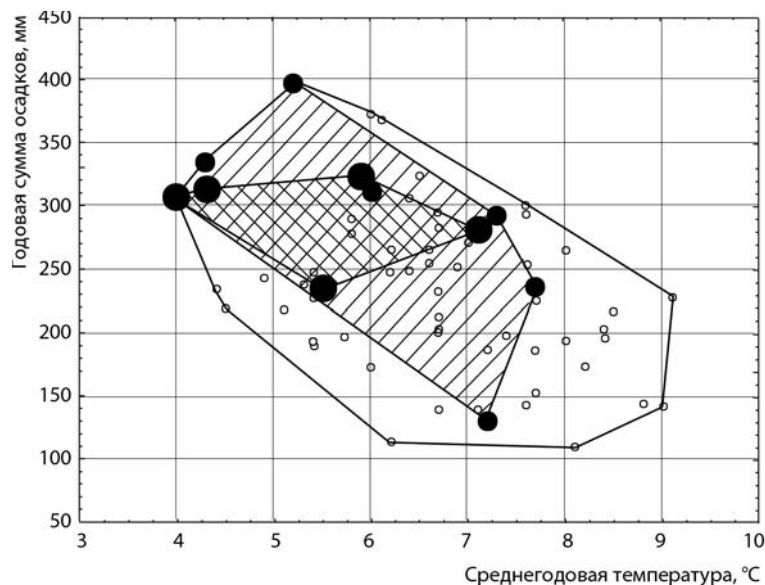


Рис. 204. Экологические предпочтения хищников. Чёрный коршун, экз. на 10 км учёта: 1 – до 1; 2 – 1.1 – 2; 3 – 2.1 и более

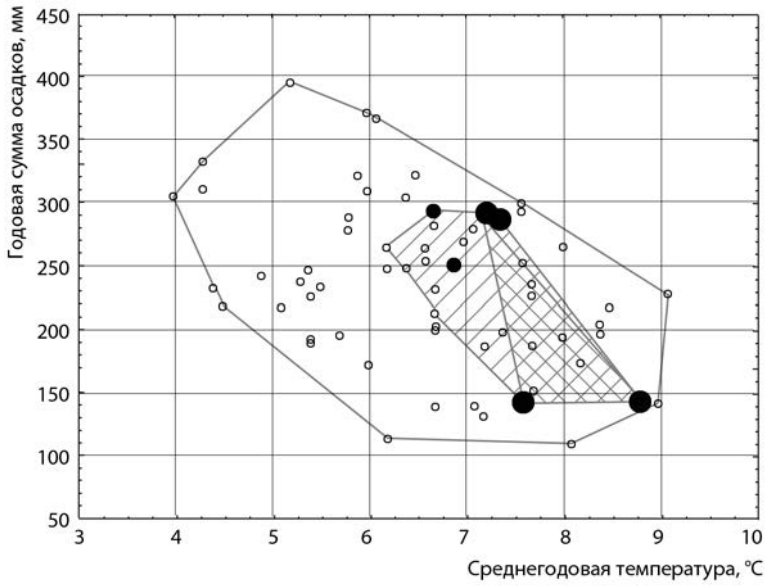


Рис. 205. Экологические предпочтения хищников. Лисица обыкновенная, заготовлено шкур в год на административный район: 1 – мало, до 499; 2 – средне, 500 – 999; 3 – много, 1000 и более

кругу условий увлажнения, бывая более многочисленным в годы, когда годовое количество осадков колеблется между 200 и 400 мм. Центроид оптимума для степного орла близок к таковому для области в целом, что говорит о прекрасной приспособленности вида к местным условиям. Этот вид – массовый среди дневных хищных птиц в изучаемом регионе. Область оптимума чёрного коршуна (рис. 204) находится в средних условиях увлаж-

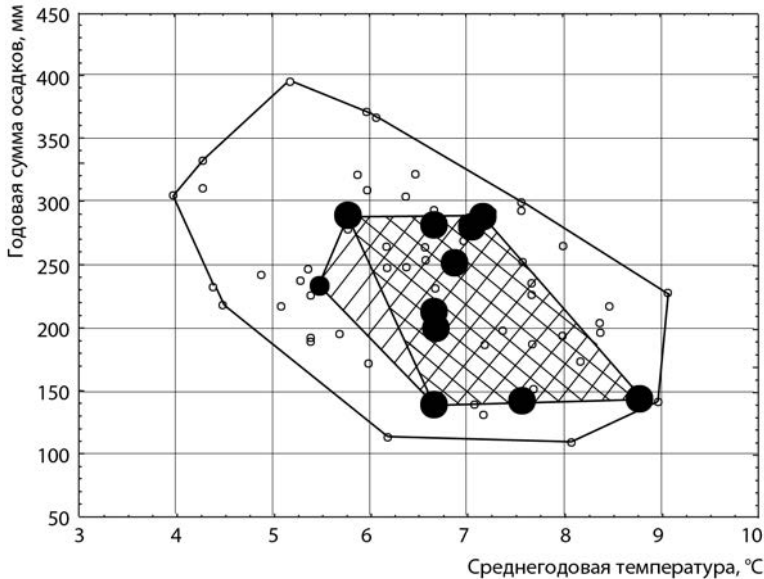


Рис. 206. Экологические предпочтения хищников. Степной хорь, заготовлено шкур в год на административный район: 1 – мало, до 1000; 2 – средне, 1001 – 1500; 3 – много, 1501 и более

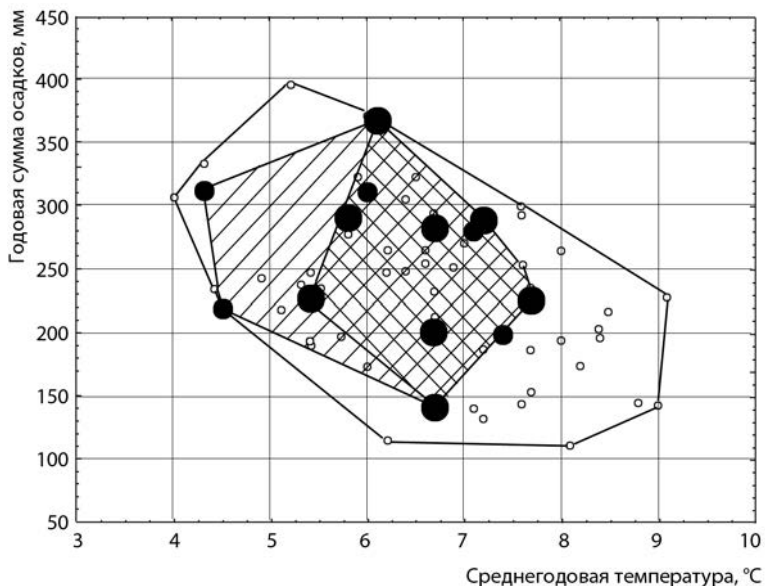


Рис. 207. Экологические предпочтения хищников. Корсак, заготовлено шкур в год на административный район: прозрачное поле – мало, до 50; одинарная штриховка – средне, 51 – 100; двойная штриховка – много, 101 и более

нения, но температурный оптимум его резко смещён в сторону более холодных условий (4–6 °С), что говорит о более северном экологическом облике вида, для которого условия области являются по благоприятности средними, а, может быть, и малоблагоприятными. Этот вид, в отличие от степного орла, не является массовым, а относится к обычным

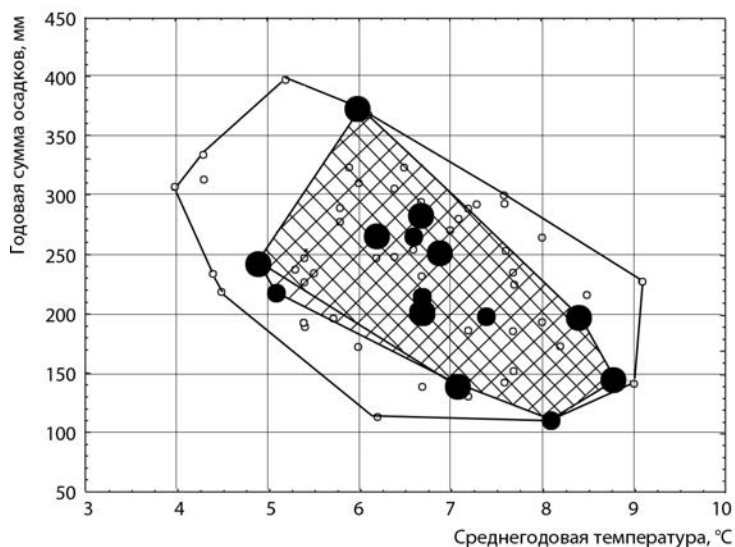


Рис. 208. Экологические предпочтения хищников. Волк, заготовлено шкур в год на административный район: прозрачное поле – мало, до 50; одинарная штриховка – средне, 51 – 100; двойная штриховка – много, 101 и более

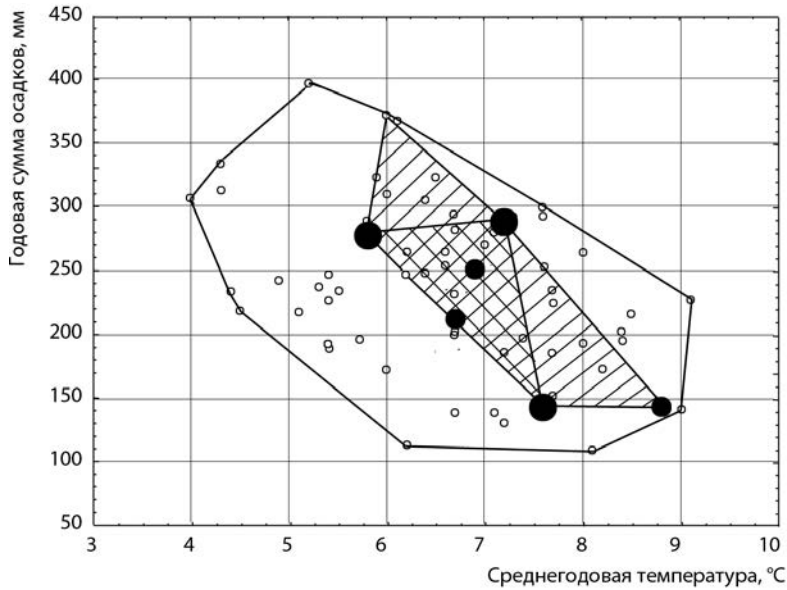


Рис. 209. Экологические предпочтения зайца русака, заготовлено шкур в год на административный район: прозрачное поле – мало, до 1000; одинарная штриховка – среднее, 1001 – 1999; двойная штриховка – много, 2000 и более

видам. Лисица обыкновенная имеет экологический оптимум, резко смещённый в сторону более тёплых и довольно сухих условий. Хотя лисица достаточно многочисленна в области, зона оптимума ареала южного подвида – лисицы – караганки, для которой здесь – север ареала, находится, по-видимому, южнее, в пустынях Средней Азии и Центрального Казахстана рис. 205. То же можно сказать о степном хоре (рис. 206) и корсаке (рис. 207),

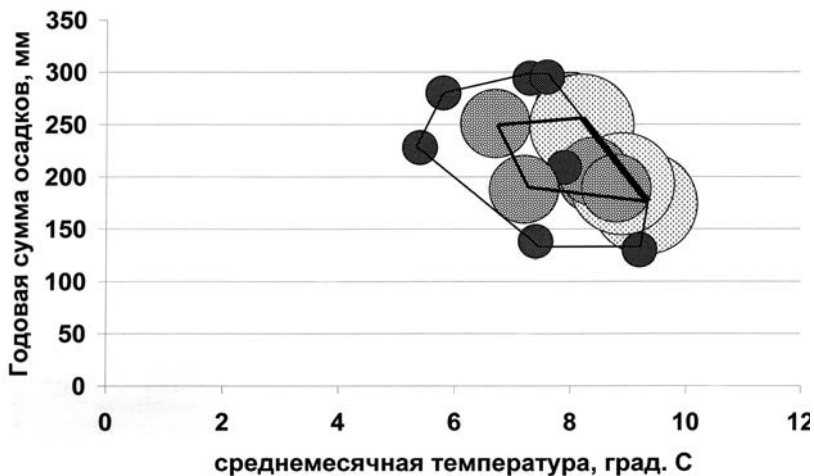


Рис. 210. Экологические предпочтения жёлтого суслика (по заготовкам). Численность, экз./га: малые тёмные круги – до 2; средние круги – 1 – 5; крупные светлые круги – 5.1 и более. Тонкая линия – область обитания; средняя по толщине линия – средняя благоприятность; толстая линия – область оптимума

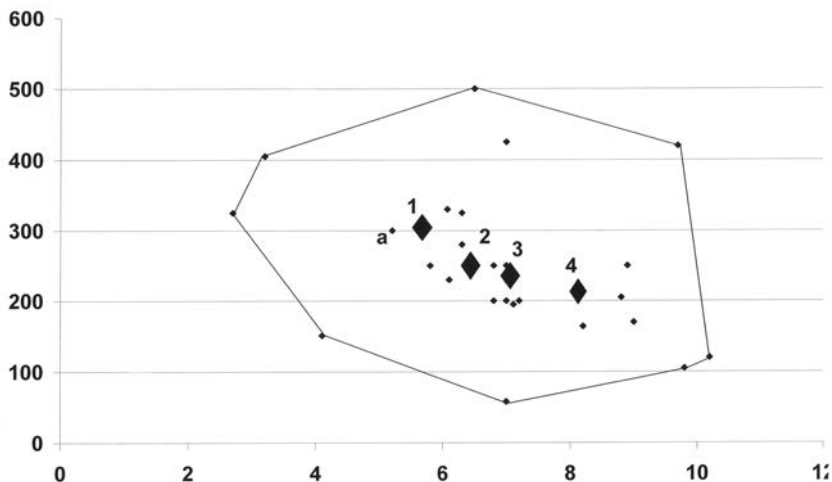


Рис. 211. Хищники и жертвы в климатическом поле области. Центроиды оптимумов основных видов хищников и их жертв. Крупные ромбы – хищники: 1 – степной орёл; 2 – корсак; 3 – хорь степной; 4 – лисица обыкновенная. Мелкие ромбы – жертвы, из них а – малый суслик

которые оказались наиболее многочисленными в более сухие и тёплые годы. Для волка (рис. 208), подобно степному орлу, характерно, что центр оптимума его экологических предпочтений близок к таковому по области в целом. Сильно тяготеют к тёплым и сухим условиям жёлтый суслик (рис. 210) и заяц русак (рис. 209), хотя у зайца это тяготение выражено не столь резко.

Вычисление центроидов оптимальных областей для 22 видов хищных птиц и млекопитающих (грызунов, хищных, зайцеобразных) позволило получить рис. 211, где показано размещение центроидов в климатическом поле области. Из рис. 211 можно заключить, что «пара хищник-жертва» «степной орёл-малый суслик» очень близки по экологическим предпочтениям, тогда как степной хорь отличается от них, вероятно, в силу более широкого спектра адаптаций не только к степи, полупустыне, но и к северной кромке пустыни, где по экологическим предпочтениям к нему близки степная пеструшка и тамарисковая песчанка. Корсак по своим экологическим предпочтениям заметно более тяготеет к умеренно жарким и относительно более влажным условиям по сравнению с лисицей, его экологический оптимум близок к таковому зайца русака, домовая и малая лесная мышь, тогда как у лисицы он более близок к климатическому оптимуму полуденной песчанки и серого хомячка. К сожалению, мы не располагаем данными по ночным хищным птицам. Судя по рис. 211, для района работ можно выделить группы животным по экологическим предпочтениям: 1) наиболее холодо- и влаголюбивые птицы и звери (степной орёл – малый суслик; степной лунь, полевая мышь); 2) виды средних климатических условий (корсак, домовая и малая лесная мыши, заяц русак, хомячок Эверсмана); 3) виды, избирающие более тёплые и сухие условия переходной зоны от глинистой полупустыни к пустыне (степной хорь, степная пеструшка, обыкновенная полёвка, тамарисковая песчанка) и 4) виды, приуроченные к пескам и избирающие наиболее тёплые и сухие условия (лисица, полуденная песчанка, общественная полёвка, тарбаганчик, мохноногий тушканчик, серый хомячок). Характерно, что наиболее теплолюбивые виды как жёлтый суслик или общественная полёвка отстоят от других, и в данных условиях нет хищника, близкого к ним по экологическим предпочтениям, также как большой тушканчик, предпочтения которого находятся в гораздо более влажных условиях, чем у прочих видов.

4.1.4. Взаимоотношения между численностями хищников разных видов и между численностями хищников и жертв

Связь между численностями хищников и их жертв, несомненно, существует как во времени, так и в пространстве. Так, чёткую связь размещения и численности степного орла с поселениями малых сусликов отмечали П. П. Сушкин (1908), А. Н. Формозов (1934), С. Н. Варшавский (1952), В. И. Осмоловская (1952), цит. по К. С. Ходашовой (1960), А. В. Сурвилло (1981). Численность степных орлов в разных участках области по данным наших автомобильных учётов показана на рис. 200. Из него видно, что этот вид приурочен к северной половине и центру области, где расположены ландшафты глинистой полупустыни и велика численность малого суслика. В центре Волго-Уральской водораздельной равнины, где орлов особенно много, почти все встречи приходились на участки с плотностью малых сусликов 140 и более нор на га. Орлов почти не отмечали в местах интенсивного промысла малого суслика (расчёт для западной половины области по данным К. С. Ходашовой, 1960): там их было до 0.02 на 10 км; больше (0.306 на 10 км) – в местах с интенсивным промыслом в 1951–1952 гг., ещё больше – там, где промысел был только в 1953–1954 гг. (1.49), и более всего – там, где промысла не было (1.85 на 10 км учёта). Единичные встречи сусликов во время автомобильных учётов сопровождалась численностью орлов до 2.8 экз./10 км, при плотности сусликов в 1.12 на 10 км учёта численность орлов составляла 4.08 экз./10 км, при более высокой встречаемости сусликов – 3.6 экз. на 10 км – чаще встречались и орлы (9.2 экз./10 км). В местах, богатых сусликами, орлы придерживались западин с зарослями спиреи, где устраивали гнёзда на верхней поверхности кустов. В жару у ручьёв на водопое можно было встретить до 30 орлов. В лиманной депрессии эта птица малочисленна, селится на водораздельных грядах по солонцам (Ходашова, 1960).

В целом по области численность степных орлов (в числе особей на 10 км автомобильного учёта) соответствует численности малых сусликов (в экз./га весной). В тех участках области и в те же годы, где были проведены учёты птиц, были сделаны и учёты сусликов. За 43 точко-лет по всей области (1953–1992) коэффициент корреляции Пирсона составил

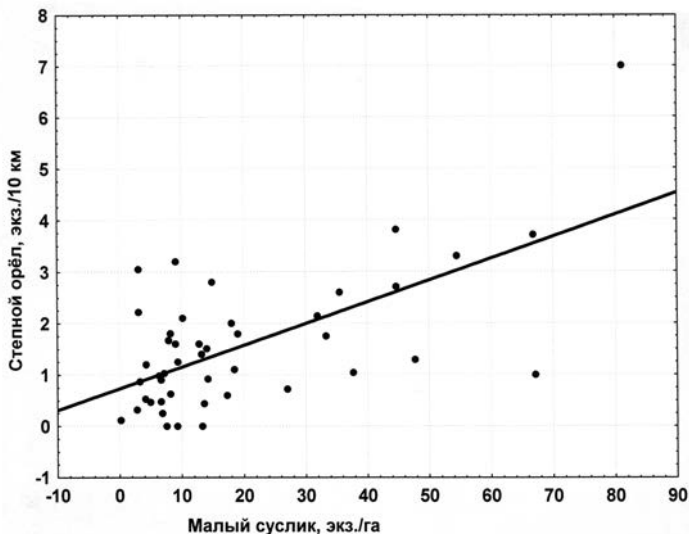


Рис. 212. Связь численностей хищника и жертвы. Степной орёл (по автомобильным учётам) – малый суслик (учёты капканно-площадочным методом).

для этих показателей 0.496. Уравнение регрессии, описывающее зависимость численности орла (y) от численности сусликов (x), имеет вид: $y = 0.5135 + 0.0588x$; $F = 13.37$, $p = 0.0007$. (рис. 212). Чем больше сусликов, тем больше и орлов в год учёта. Надо отметить, что многолетние тенденции в изменении численности малого суслика сопровождались и аналогичными изменениями численности степного орла, т.е. они стали одной из причин резкого снижения численности этого хищника в последние десятилетия XX в. и начало XXI в. Особенно чётко это показано для Калмыкии (Меджидов с соавт., 2011).

Если взять как показатель численности хоря число животных, вскрытых баклабораторией стационара за год (Табл. 273), то здесь также получаем достоверный положительный коэффициент корреляции численностей степного хоря и малого суслика (в числе экз./га), равный $r_{sp} = 0.431$, $p = 0.048$. Как и в случае со степным орлом, наблюдается тесная связь численностей хищника и жертвы. Более детальное сопоставление данных по численности степного орла (в числе экз. на 10 км автомобильного учёта) и степного хоря (в числе экз. на 100 капкано-суток) с численностью малого суслика (в числе экз. на га) по данным за 1963–1971 гг. в Чапаевском районе, где есть нужный набор данных, показало, что численность жертвы в равной мере определяет уровень численности обоих хищников. Так, теснота связи численностей жертвы и хищника в данных условиях оценивается как $r = 0.83$ для степного орла и 0.82 – для степного хоря, $p < 0.05$ в обоих случаях. То же даёт сопоставление результатов заготовок (рис. 214). Таким образом, оба вида хищников – главные враги суслика. По мере спада численности сусликов наиболее интенсивно снижается численность степного орла. Сопоставление среднего за год числа попавших на лабораторный стол лисиц с численностью малых сусликов там же и тогда же показало, что здесь также наблюдается довольно тесная положительная связь и для лисицы ($r = 0.433$, $p = 0.047$).

В 1958–1959 гг. на правом берегу р. Урал (стационар Калмыково) удавалось обнаружить 2–6 гнёзд степного орла за сезон при обследовании 20–30 точек. При площади стационара около 1400 кв. км это составляет около 0.02 гнезда на 1000 га. В этот период автомобильные учёты показали плотность птиц в 0.585 на 10 км маршрута.

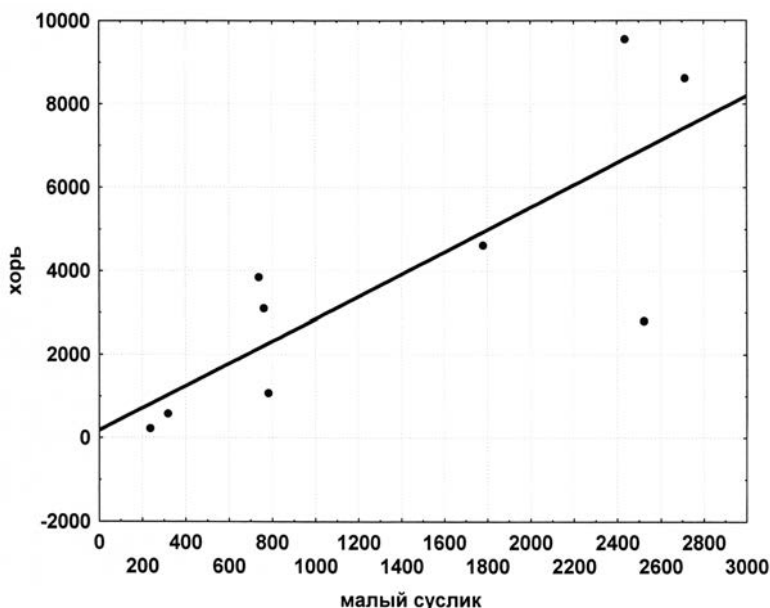


Рис. 213. Связь численностей хищника и жертвы: А – малый суслик со степным хорём по данным заготовок (экз. шкур) в Урдинском и Джамбейтинском районах за 1950 – 1956 гг.

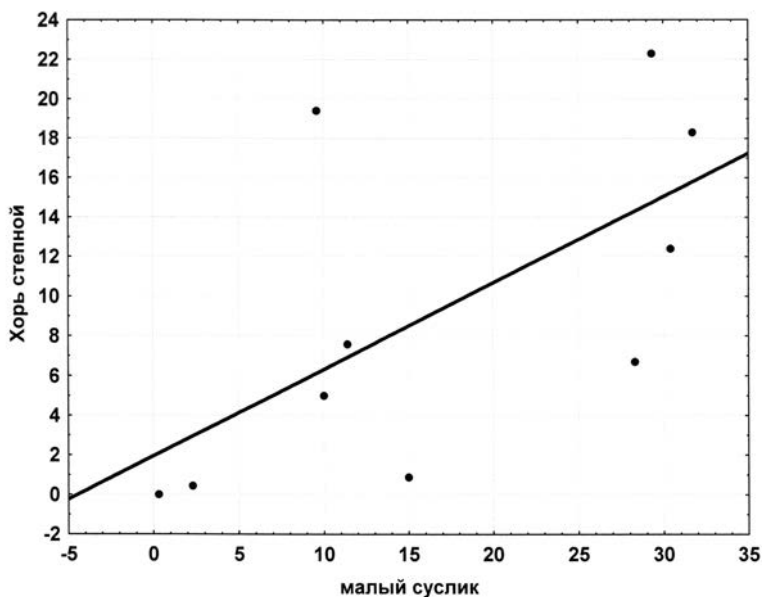


Рис. 214. Связь численностей хищника и жертвы: малый суслик, экз./га и степной хорь по числу особей, обследованных баклабораторией за год; по данным стационаров за 1950–1985 гг.

В 1973 г. на стационаре Байгазы (площадь около 1000 кв. км) было учтено 3 гнезда степного орла за сезон, т. е. 0.03 гнезда на 1000 га. А. В. Агафонов с соавт. (1957) для Нижнего Поволжья выявили при средней плотности малого суслика в 22.4 экз./га на площади около 1 тыс. кв. км в среднем 1 гнездо степного орла на 1000 га (10 кв. км). На каждое гнездо

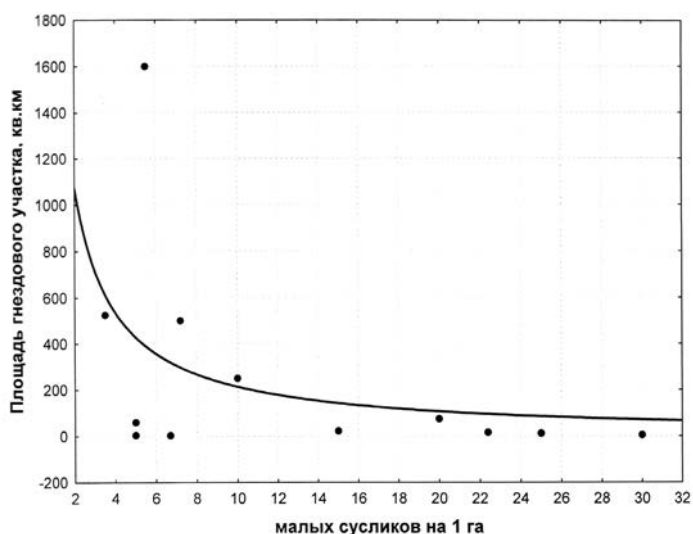


Рис. 215. Зависимость площади гнездового участка степного орла (в кв. км) от численности малых сусликов, экз./га

приходилось, таким образом, примерно по 1654 га. Позже аналогичную работу в более широком масштабе провели С.Н. Варшавский с соавт. (1983). Используя данные двух выше названных работ и некоторые собственные материалы, мы сопоставили размеры гнездовых участков орла с плотностью малого суслика (рис. 215). Оказалось, что зависимость величины гнездового участка орла (в кв. км, y) от плотности животных – жертв (экз./га, x) имеет вид гиперболы и отражает обратно пропорциональную зависимость: чем больше сусликов, тем меньше размер гнездового участка орла. Уравнение такой связи, рассчитанное по модели простой гиперболы, имеет вид: $y=2142.48/x$; $n=13$, $t=2.70$, $p=0.0195$.

Серьёзным врагом малого суслика может быть также чёрный коршун в местах его высокой численности. В Западно-Казахстанской области чёрный коршун приурочен в основном к Приуральным ландшафтам, где чаще встречаются деревья, необходимые ему для гнездования. По данным С.Н. Варшавского (1963), в донских и северо-казахстанских (актюбинских) степях чёрный коршун тесно связан с поселениями малого суслика. Там суслики составляли 62.8% встреч в желудках коршуна, тогда как птицы – 32.4%, мышевидные грызуны – 18.7%, рептилии – 19.8%, а рыба – 0.6%. По 7 точкам, где автор учитывал и хищников – степного орла и чёрного коршуна, и жертву – малого суслика, можно видеть, что между численностями жертвы и каждого из хищников имеется прямая зависимость – чем больше сусликов, тем больше и хищников. Зависимость в данном случае достаточно тесная: $r=0.78$ в случае коршуна и 0.80 – в случае орла. Достоверность $p<0.05$ в обоих случаях. В Западном Казахстане зависимость численности чёрного коршуна от плотности суслика оказалась недостоверной ни при расчёте по 34 парам ежегодных данных в районах, прилежащих к реке Урал, ни при использовании точек по всей области, усреднённых по годам ($n=16$). Возможно, это связано с тем, что в местах работы С.Н. Варшавского коршуны не гнездились. Суточная активность чёрного коршуна тесно связана с таковой суслика. Основная тактика охоты у коршуна – высматривание при гребном полёте (46.9%) и планирование (35.4%). Прочие виды охоты использовались реже. Ночные хищники реже питаются сусликами в силу различий в суточных циклах активности: Из табл. 278, приведённой несколько позже в этой же главе, видно, что в питании совиных птиц суслики составляют всего около 4, не более 10.1%.

Луни – типичные миофаги, обычно приурочены к местам, богатым мышевидными грызунами, недалеко от понижений с густой высокой травой, где луни гнездятся. Оптимальные для себя условия в 50-х гг. XX в. они находили на Чижинско-Балыктинских разливах (Ходашова, 1960). В те годы там постоянно обитала степная пеструшка, было много небольших, окружённых лугами небольших водоёмов. Численность луней на Волжско-Узенской водораздельной равнине возросла в годы пика численности степных полёвок в 1951–1955 гг. от 0.014 в 1951 г. до 7.12 на 10 км автоучётов в последующие годы. В Чижинских разливах численность луней в эти годы составила 1.98, на Приузенских и Причижинских равнинах была меньше – 0.99 и 1.36 соответственно. Южнее, на Дюринских и Балыктинских разливах численность луней была гораздо ниже. (0.23 и 0.35 на 10 км соответственно).

Болотная сова – строгий миофаг, численность её резко колеблется и сильно зависит от численности мышевидных грызунов. В Чижинско-Балыктинской лиманной депрессии в 1950–1955 гг. совы гнездились ежегодно. На водоразделах они стали массовым видом в годы пика численности степных полёвок (1953–1954 гг.). В июне-июле на 10 км учёта отмечали 6–6.5 сов. В 1955 г., когда численность полёвок стала снижаться, а строение колоний усложнилось, число входов нор на колониях общественной полёвки возросло от 5–17 до 98, охота сов за полёвками затруднилась. Стали наблюдаться случаи каннибализма птенцов. При дальнейшем снижении численности полёвок совы исчезли с плакоров. Гнездятся болотные совы обычно в западинах с густой высокой травой или на открытых местах среди кустиков типчака и чёрной полыни. Приуроченности к долинам рек, что отмечала для Северного Казахстана В.И. Осмоловская, здесь не наблюдается (Ходашова, 1960).

Филины гнездятся в обрывистых склонах долин и саев. И. М. Громов, Н. М. Парфёнова (1951), Г. К. Солецкий (1961) отмечали, что филины часто встречаются на Индерской возвышенности, где много карстовых воронок и пещер, в них филины укрываются на день

и гнездятся. На западе области и возле её границ экологию филина изучали и другие авторы (Миронов, 1949; Линдеман с соавт., 2005).

Заметным врагом мышевидных в песках оказывается домовый сыч (Осмоловская, 1936; Дунаева, Кучерук, 1938; Попов, архивные данные УПЧС). Он гнездится в развалинах землянок и в стенах саманных могил-мавзолеев (мазар).

В годы и в местах вспышек численности грызунов, например, степных пеструшек, наблюдается значительное скопление не только пернатых, но и четвероногих хищников. Так, в Джангалинском районе (Шевченко, 1965) 1948–1953 гг. характеризовались, при общем не очень высоком обилии, постепенным нарастанием численности степных пеструшек; в 1954 г. отмечена вспышка численности, а затем, в 1955 г. произошёл крах популяции; депрессия 1956–1958 гг. сменилась в 1959 г. периодом некоторого роста численности. В таблице 277 показано, как распределялось по этим годам число пойманных в капканы хищных млекопитающих:

Из табл. 275 видно, что на рост численности степной пеструшки реагировали повышением численности все виды, попадающие в капканы, но сильнее всего – ласка, как специализированный хищник – потребитель мелких мышевидных грызунов; численность её особенно резко возросла в год, следующий за пиком численности пеструшек, также как и хоря и лисы. Используя пятибалльную оценку численности степной пеструшки, можно оценить корреляцию численности этого грызуна с численностью хищников за период 1948–1959 гг., принимая за численность хищников количество зверей, попавших в капканы. Положительная корреляция численности пеструшки и хищника получена для горностая ($r = 0.679$, $p=0.0035$) и для ласки ($r = 0.603$, $p=0.0035$), рис. 216. В отличие от пернатых, где на рост численности пеструшек заметно ярче реагировали хищники-специалисты, среди четвероногих хищников даже такие менее связанные с полёвками виды как лисица и корсак заметно увеличили свою численность в связи с ростом численности степной пеструшки, хотя и не так сильно, как хищники – специалисты (горностай, ласка), табл. 275. В то же время, хорь резко свою численность не увеличил.

Данные заготовок малого суслика и хоря в Урдинском и Джамбейтинском районах сильно взаимосвязаны, подобно тому, что наблюдается при расчётах для хищных птиц и материалов по вскрытиям хищных животных, попавших в капканы зоологов УПЧС. Согласно данным заготовок в этих районах в 1950–1956 гг. на 1 заготовленную шкурку хоря приходилось 400 заготовленных шкурок суслика. Максимальные показатели добычи пушнины в этих районах на три четверти определяются объёмом добычи степного хоря. В Чапаевском районе сопоставление числа заготовленных шкур хищников в среднем за год с показателями численности жертв в показателях обилия на 1 га там же показало, что связи объёма заготовок с колебаниями обилия сусликов нет ни для одного из 4-х видов хищников. Связь числа заготовленных шкур хищных зверей с числом вскрытых лабораториями полёвок (обыкновенная, общественная полёвки, степная пеструшка) в Джамбейтинском и Чапаевском районах оказалась положительной и достоверной только для горностая ($r = 0.543$, $p=0.0288$).

Таблица 275. Численность хищных млекопитающих, пойманных в капканы при отлове грызунов на стационаре Новая Казанка (данные В. Л. Шевченко)

Вид	1948	1949	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959
Лиса	1	-	-	1	1	1	5	11	2	-	1	22
Корсак	1	-	1	-	-	3	1	-	-	-	-	-
Горностай	-	-	-	-	-	1	-	1	7	-	-	-
Ласка	4	-	-	1	2	2	33	172	7	9	-	5
Хорь	2	1	4	2	3	5	2	6	-	-	1	3

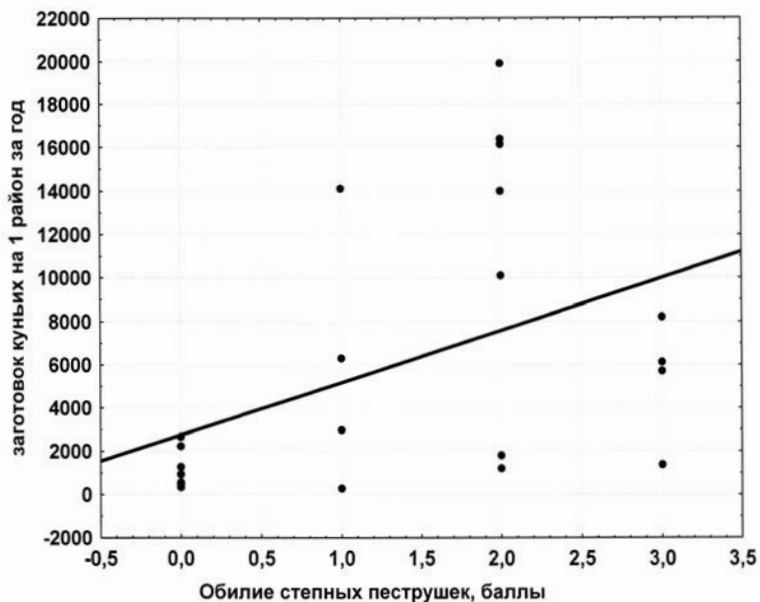


Рис. 216. Связь численности мелких куньих хищников (ласка, хорь, горностай) по данным заготовок от численности степной пеструшки (в баллах) по области за 1942 – 1966 гг.

Размещение показателей численности жертв в «поле хищников», где по осям ординации располагаются показатели численности хищников, можно получить представление о роли того или иного вида в регуляции численности жертвы. Так, для малого суслика результаты

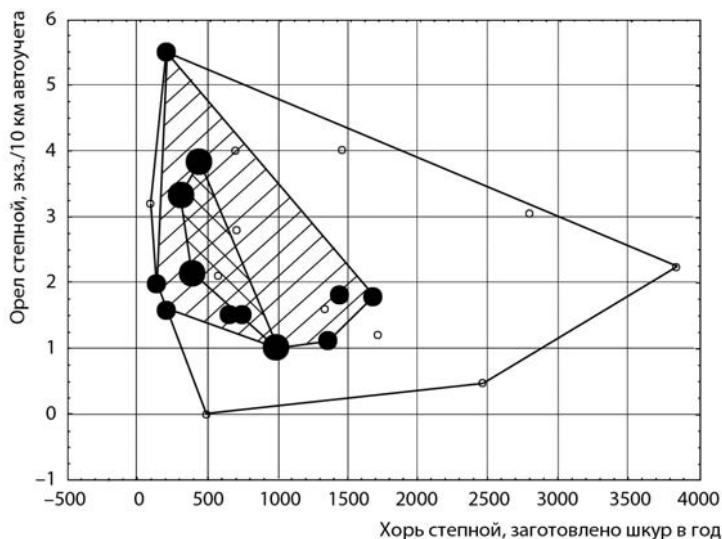


Рис. 217. Численность малого суслика в экологическом поле хищников – степного хоря (по данным заготовок) и степного орла (по данным учёта с автомобиля). Возможна плотность малого суслика в экз./га: поле без штриховки – менее 15; одинарная штриховка – 15.1 – 30; двойная штриховка – 31 и более

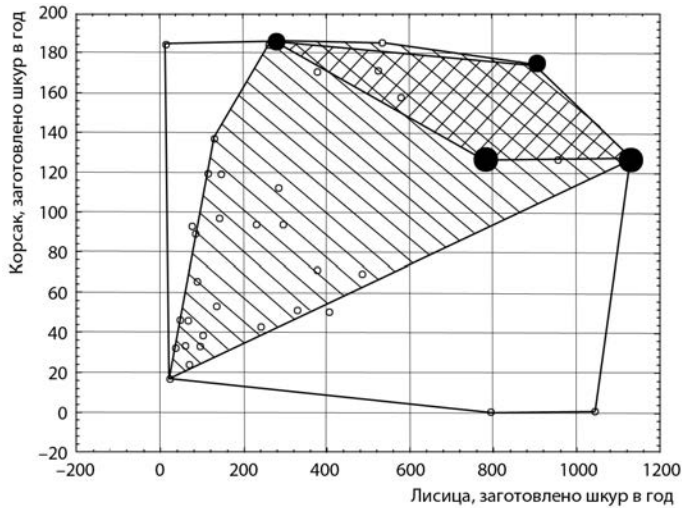


Рис. 218. Численность зайца русака в экологическом поле хищников (по данным заготовок): лисицы и корсака. Возможна заготовка зайцев в числе шкур на один административный р-н в год: поле без штриховки – зайцев не заготавливали; одинарная штриховка – до 1000; двойная штриховка – 1000 и более. Крупные кружки – условия, когда заготавливали по 3000 и более. Калмыково, 1954–1956, Джаныбек, 1950–1956; Новая Казанка – 1950–1958 гг.

учётов зверьков капканно-площадочным методом были помещены нами в поля различных видов хищников, где на оси абсцисс расположены соответствующие по районам и годам результаты заготовок шкур волка, по оси ординат – корсака. Сопоставление численности малого суслика с таковой хоря и мелких псовых (лиса + корсак) показывает, что мелкие псовые в меньшей степени регулируют численность грызуна, чем хорь, т.к. высокие значения обилия суслика отмечены лишь при низком обилии хоря, судя по данным заготовок этого хищника. В то же время, максимальные значения численности малого суслика приходится на условия, когда численность волка была средней, а корсака – минимальной (до 50). Отсюда можно заключить, что численность волка практически не регулирует численность малого суслика, тогда как высокая численность зверька приурочена к годам низких показателей заготовок корсака, т.е. корсак в какой-то мере регулирует численность этого грызуна. Наконец, сопоставление численности малого суслика с таковой главных его врагов – степного орла и хоря (рис. 217) показывает, что численность именно степного хоря оказывается в наибольшей степени регулятором численности малого суслика, хотя, по-видимому, в ландшафте песчаной пустыни хорь в значительной степени переключается на другие виды корма.

Помещение показателей численности жёлтого суслика в «поле численности хищных зверей» (волка и лисицы, рис. 219) показало, что максимальная численность жёлтого суслика наблюдается в узком диапазоне довольно низкой численности лисицы (добыча 500–1000 шкур в год) и при широком диапазоне численности волка (три четверти диапазона заготовок). Таким образом, можно предполагать, что численность волка не влияет на численность жёлтого суслика, тогда как пресс численности лисицы на этого зверька довольно значителен. Отсутствие высокого обилия жёлтого суслика в условиях низкой численности лисицы можно объяснить тем, что эти годы вероятно, одинаково неблагоприятны и для хищника, и для его жертвы (например, по экологическим условиям или другим).

Небольшие данные (11 точек-лет) по учётам обыкновенного хомяка в сопоставлении с численностью хищных зверей показывают, что как хорь, так и, особенно, мелкие псовые ограничивают численность обыкновенного хомяка: его бывает много только в условиях средней или низкой численности хоря и низкой – мелких псовых.

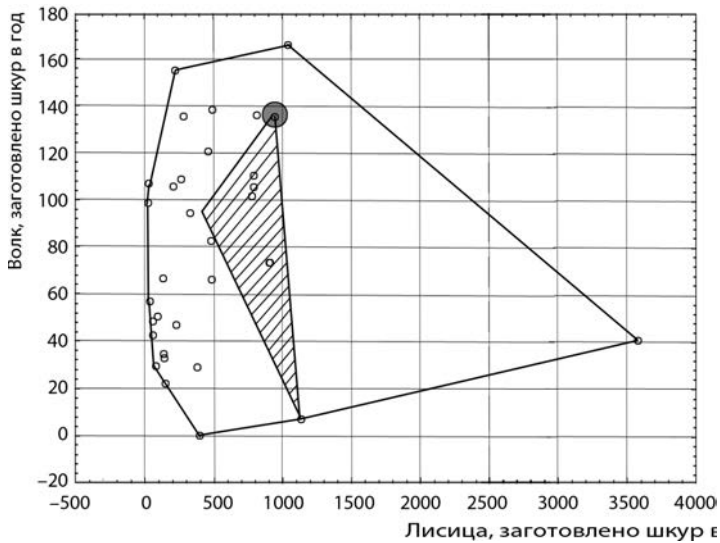


Рис. 219. Численность жёлтого суслика (по данным капканных учётов) в экологическом поле хищников (по данным заготовок): лисицы и волка. Возможна заготовка сусликов в числе экз./га: поле без штриховки – до 2; одинарная штриховка – 2,1 – 5; крупные круги – 5,1 и более.

Заяц русак, помещённый в поле хищников «лисица – корсак» показал высокие показатели обилия в условиях высокого обилия обоих хищников (рис. 218). Судя по этому рисунку, много зайцев заготавливается при высоком обилии лисицы, т.е. этот хищник не оказывает заметного воздействия на численность зайца. Если же мы рассмотрим обратную зависимость численности лисицы от таковой русака (рис. 219), увидим, что численность лисицы заметно возрастает в условиях высокой численности русака. Волк и хорь не связаны с численностью зайца. Ни тамарисковая, ни полуденная песчанка не показали связи численности с численностью четвероногих хищников, что связано, возможно, с большей зависимостью обилия песчанок от численности ночных хищных птиц. Может иметь место и некоторая прямая зависимость от численности лисицы (если удалить 1 точку). При расчёте зависимости обилия степных полёвок от обилия горностая и ласки (по материалам балльных оценок численности полёвок и числа вскрытых хищников в баклабораториях) в 1948–1959 гг. в Джангалинском районе, по В. Л. Шевченко (1964) связь оказалась гиперболическая, т.е. высокое обилие полёвок бывает только в годы крайне малой численности хищников. Была оценена и обратная связь – влияние обилия пищи (численности степных полёвок) на численность хищников. По Джангалинскому району численность кунных хищников (степной хорь, горностай, ласка) оказалась прямо зависящей от численности полёвок. Оценка связи численностей хищников (лисица, корсак, волк, степной хорь) по данным заготовок с численностью степных полёвок в баллах показала достоверный коэффициент Спирмена ($n=14$) только для численности степной пеструшки в год учёта с лисицей ($r_{sp}=0.657$, $t=3.01$, $p=0.011$) и степным хорём ($r_{sp}=0.579$, $t=2.46$, $p=0.030$).

Интересно сопоставить численности зайца русака, двух видов сусликов (малого и жёлтого) и двух видов песчанок (тамарисковой и полуденной, в числе зверьков на га) с численностью 4 видов хищных млекопитающих (по данным заготовок). Для малого суслика, полуденной и тамарисковой песчанок в данной системе все показатели оказались недостоверными, остальные показаны в табл. 276).

Из табл. 276 следует, что численность русака достоверно выше в условиях повышенной численности лисицы, корсака и степного хоря (возможно, эти животные мигрируют в места высокой численности зайца); ситуации, когда высока численность жёлтого суслика, сопровождаются высокой численностью корсака и степного хоря. Лисица много-

Таблица 276. Взаимозависимость численностей некоторых видов жертв и хищников (в скобках – число данных), далее – r_{sp} , ниже – p (достоверность), н – недостоверно

Виды	Заяц русак	Жёлтый суслик	лисица	корсак	хорь	Волк
Заяц русак	-	н	(27) 0.680 0.0001	(24) 0.850 0.0001	(20) 0.761 0.0001	н
Жёлтый суслик		-	н	(7) 0.929; 0.0025	(7) 0.786 0.036	н
Лисица			-	(72) 0.692 0.0000	(66) 0.470 0.00005	(69) 0.273 0.023
Корсак				-	(64) 0.485 0.00005	н
Хорь					-	н

численна в условиях, когда много всех хищников, корсак – когда много лисиц и хорей, а волк связан положительной связью только с лисицей (по-видимому, спектры питания этих видов наиболее сходны).

Связь же между объёмом заготовок шкур разных видов хищников оказалась для Чапаевского района положительной для пар лиса-хорь ($r = 0.509$, $p=0.004$) и волк-хорь ($r = 0.727$, $p=0.005$), отрицательной – для пары лиса – горностаи ($r = - 0.484$, $p=0.0215$). В Джамбейтинском районе, где данные по горностаю отсутствуют, все связи численностей хищников были положительны: лиса-волк ($r = 0.686$, $p=0.0031$), лиса – барсук ($r = 0.540$, $p=0.0199$), лиса – хорь ($r = 0.712$, $p=0.002$), а также для пар хорь – барсук ($r = 0.580$, $p=0.0129$) и хорь – корсак ($r = 0.744$, $p=0.011$). В Джаныбекском районе получена достоверная положительная связь между численностями лисы и корсака ($r = 0.800$, $p=0.0027$) и корсака – хоря ($r = 0.505$, $p=0.0249$). Можно заключить, что и по этим данным хищники, за редкими случаями

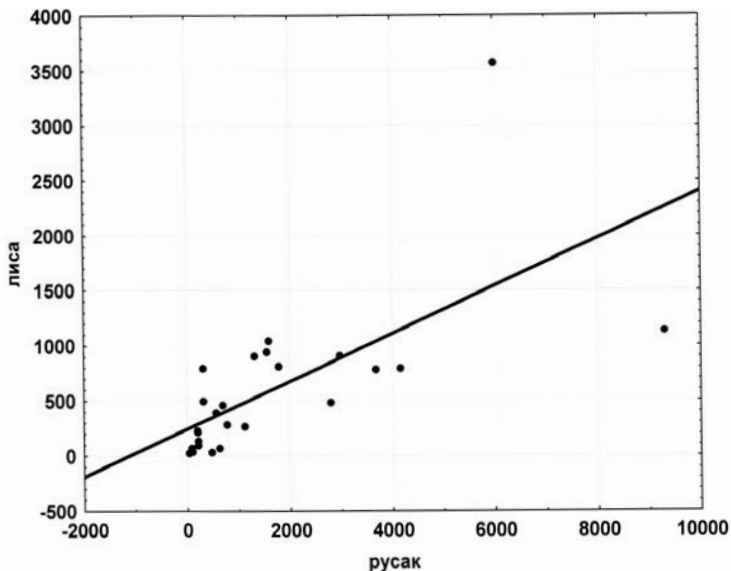


Рис. 220. Зависимость численности лисицы от таковой зайца-русака (по данным заготовок). Калмыково, 1954 – 1956, Джаныбек, 1950 – 1956; Новая Казанка – 1950 – 1958 гг.

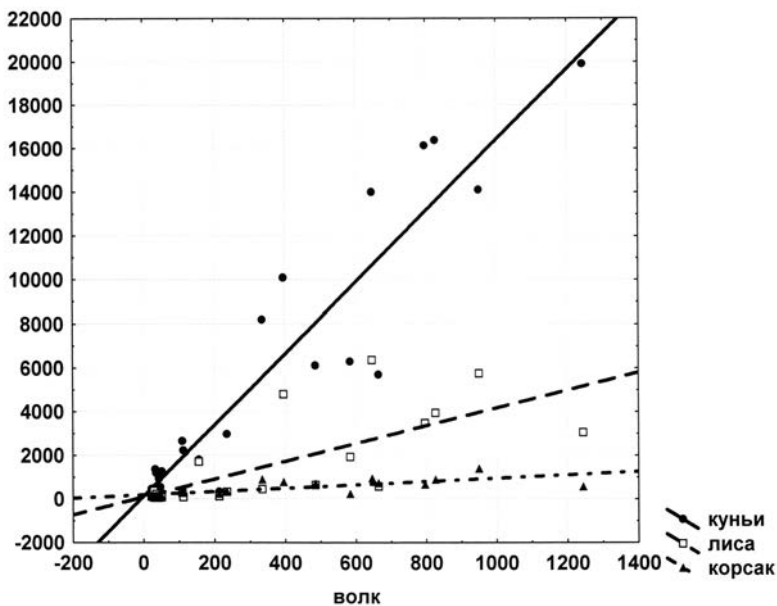


Рис. 221. Связь численностей хищников: волка с таковой лисицы, корсака и куньих. 1942 – 1966 гг. Ось абсцисс – волк, ось ординат – куньи, лисица, корсак (по заготовкам)

(горностай – лисица в Чапаевском р-не) не испытывают конкуренции за пищу (рис. 221). Исходя из вышесказанного, можно выделить три варианта связей типа «хищник – жертва»: 1) чем больше хищников, тем меньше жертв – хищники контролируют численность жертв, например, хорь контролирует численность малого суслика, корсак – в меньшей степени, лисица – в ещё меньшей. Степной орёл контролирует численность малого суслика почти столь же сильно, как и корсак, но несколько меньше, чем хорь. Волк регулирует численность зайца русака. 2) хищников оказывается больше там, где много жертв (русак заготавливают больше в случаях, если там же успешно идут заготовки волка, лисицы, в меньшей мере – корсака). 3) связь не выявляется, что, если не связано с недостатком данных, зависит от малой роли данного хищника в динамике численности жертвы (жёлтый суслик – волк, лисица).

4.1.5. Связи хищников по питанию

Меньшая роль малого суслика в питании псовых по сравнению с хорём отражена и в литературе. Так, в желудках хоря в соседней Актыобинской области малый суслик составил 76.3% всех кормов, у лисицы (Волгоградская обл.) – 49.7 и менее; у корсака (Макад, северо-восточный Прикаспий) он отмечен в 12% экскрементов (Млекопитающие Казахстана, 1969). В Волго-Уральских песках малый суслик составляет в питании лисицы 10–15% только весной и летом, тогда как малые песчанки – 53–55% в эти сезоны, и до 100% – осенью и зимой (Попов, 1950). В отличие от других хищников, хорь уничтожает сусликов и в период спячки, раскапывая зимовочные норы зверьков. А. А. Лисицын и А. М. Карпушев (1957) приводят наблюдения, что хори уничтожали 12.4% популяции спящих сусликов (цит. по: Млекопитающие Казахстана, 1969). Достаточно полными данными по питанию лисицы мы располагаем только для юга области.

Из данных табл. 277 видно, что главное место в питании степного орла занимают суслики – малый и жёлтый (41.33%), а также серая куропатка (18.67%) и мелкие млекопитающие (22.67%), всего в расчёте по классам жертв рептилии встречены в 10.67% проб, птицы – в 20%, млекопитающие – в 85.33%. У канюка – курганника отмечено резкое пре-

обладание в питании млекопитающих: насекомоядные составили 2.27%, песчанки – 5.3%, мелкие грызуны – 94.7%, всего млекопитающие – 100%.

Питание основных видов совиных – сыча домового и болотной совы – было изучено в Волго-Уральских песках зоологами Т.Н. Дунаевой, В.В. Кучеруком (1938) в Сасык-Тау в 1936 г. и В.Г. Поповым в Новом Уштагане в 1946–1947 гг., в глинистой полупустыне – К.С. Ходашовой (1960), а филина – по погадкам, собранным возле оз. Индер – И.М. Громовым и Н.М. Парфёновой (1950), Г.К. Солецким (1961), а также в Астраханской обл. – Н.П. Мироновым (1949), табл. 278.

Из табл. 278 видно, что в питании сыча главное место занимают насекомые, их встречаемость в погадках составляет 76.9%, среди них основную роль играют жуки (жужжелицы и чернотелки), а также мышевидные грызуны (24.49%), насекомоядные (10.22%, главным образом, это пегий путорак). Млекопитающие средних размеров – суслики, песчанки, тушканчики встречаются в 22.42% погадок, а млекопитающие в целом встречаются в 70.35% погадок. В питании сыча большую роль играют также рептилии 31.56%, из них чаще всего жертвами сычей становятся разноцветные ящурки *Eremias arguta* Pall.

Таблица 277. Состав кормов хищных птиц по данным анализа погадок (Стационар Байгазы, 1958–1959 гг.) и содержимому желудков (чёрный коршун, по Актыобинской обл., Варшавский, 1963), %

Вид	С	ЧК	Все Кк	Кк*)	Кк	Со
n	1		1514	1382	132	75
Насекомые	(1)	0.6***	1.01	-	10.61	22.67
Ящерицы	-	19.8	0.2	-	2.27	8
змеи	-		0.13	-	1.52	2.17
Серая куроp.	-	32.4	-	-	-	18.67
Вороб. птицы	-		0.07	-	0.76	1.33
Землеройки	-	-	0.13	-	1.52	2.67
Ёж ушастый	(1)	-	0.07	-	0.76	4
Малый суслик	-	62.8	1.0	1.09	-	21.33
Жёлтый суслик	-	-	-	-	-	20
Песчанки	-	-	0.46	-	5.3	12
Слепушонка	-	-	0.4	-	4.54	5.33
Полёвки, мыши	-	-	6.27	-	71.97	14.67
Степная пеструшка	-	-	39.30	43.05	-	-
**)	-	18.7	1.59	-	18.18	2.67
***)	-	-	0.26	-	3.03	2.67
Все млекопитающие	(1)	-	50.79	44.14	97.73	90.67

Со – степной орёл; Кк – канюк курганник; ЧК – чёрный коршун; С – совы. **) – мелкие млекопитающие, ближе не определённые; ***) – остатки млекопитающего среднего размера (суслик или песчанка); кроме того, в погадках степного орла был обнаружен 1 остаток мелкого хищного млекопитающего, скорее всего, ласки.

*) погадки сборов в осенне-зимний сезон 1956 г. (архив Калмыковского ПЧО); ***) рыба.

Таблица 278. Питание совиных птиц на юге Западно-Казахстанской области и в её окрестностях (%% встреч в остатках пищи). В скобках – общественная полёвка. ОП – обыкновенная полёвка

Вид		Филин всего	Филин, Астра- ханская обл.	Филин, пески возле р. Уил и окр. оз. Индер	Сова бо- лотная, всего	Сова бо- лотная, глини- стая полупу- стыня	Сова бо- лотная, пески	Домовый сыч, пески и глинистая полупустыня
n		708	588	нд	400	355	45	290
Насекомые.		0.58	-	1.15	0.25	-	4.35	59.66
Насекомоядные*		4.0	5.6	3.0	(0.25)	-	(2.17)	7.93
Малый суслик		6.92	3.74	10,1	-	-	-	0.69
Жёлтый суслик		0.67	-	1,35	-	-	-	-
Тамари- сковая	Песчанки	11.91	20.41	5.75	4.49	-	39,13	3.45
		1.55		0.75	2.24	-	19,57	14.83
Полуден- ная								
Степная мышовка		-	-	-	0.748	0.9	-	-
Тушканчики		22.0	-	30,45	0.249	0.28	-	3.45
Степная пеструшка		19.85	-	11,12	69.58	69.3	71.74	6.90
ОП и общ. полёвка			28.57		0.50 (40.65)	45.8	4.35	4.83
Мыши		3.3	6.6	-	4.74	5.35	-	11.72
Хомя ковые		0.76	1.53	-	-	-	-	--
Водяная полёвка		2.9	-	5.9	-	-	-	-
Слепушонка		18.15	27.9	8.4	-	-	-	1.04
Заяц русак		2.1	4.1	-	-	-	-	-
Птицы		10.25	6.8	13.7	0.998	1.2	-	0.34
Рептилии		0.09	0.8	0,10		-	-	24.48

У совы доля мелких мышевидных выше, чем у сыча – 100%, а млекопитающих среднего размера – меньше (7.23%); млекопитающие в целом встречаются в 100% погадок. В питании филина большую роль играют тушканчики (9.35–30.45%), суслики (10.1%), местами – слепушонки (до 19.5%); мышевидные составляют 25.4% – в Уильских песках и на Индере, 63% – в Астраханской области; птицы – от 6 до 13.7%. Млекопитающие в целом встречены в 76.82% погадок филина.

Велика доля млекопитающих в питании лисицы (50, до 100%), но она нередко ест также рептилий и насекомых (50–60% встреч в остатках пищи в Волго-Уральских песках летом и осенью, Попов, 1950), реже птиц (табл. 279). Амфибии встречаются в 0.6% остатков пищи, рептилии – в 5–10%, птицы – в 3–16%. Лисица, по сравнению с другими четвероногими хищниками, в районе наших работ чаще ловит зайцев, песчанок, тушканчиков, ежей. В её желудках обычны растительные остатки (зелень, ягоды), чего нет у корсака

Таблица 279. Питание лисицы в Западно-Казахстанской области (по данным анализа экскрементов, остатков пищи и желудков, архив ПЧС и В.Г. Попова, 1950)

Место, год	n	Насекомые	Ящерицы	Заяц-русак	Малый суслик	Песчанки	Тушканчики	1	2	3	4	5
Калмыково, 1958–59 гг. (переход песков в полу пустыню)	22	41.90	27.3	12.12	3.03	48.48	4.55	4.5	4.6	36.4	-	-
Волго-Уральские пески, 1940–1941 (Попов, 1950)	773	30.27	6.47	12.55	11.38	66.75	12.16	12.68	5.17	16.04	-	-
Новый Уштаган, 1946–47 гг.	149	11.6	-	-	7.30	31.00	-	-	0.05	60.2	-	-
Глинистая полупустыня, запад области (Ходашова, 1960)	504	6.81	-	1.36	18.48	-	-	1.56	-	8.56	2.72	-
Всего	1448	20.16	4.35	8.56	13.54	47.93	6.56	7.66	2.9	17.12	2.41	0.15

1- птицы; 2 – слепушонка; 3 – полёвки, мыши; 4 – мелкие млекопитающие, ближе не определённые; 5 – остатки млекопитающего среднего размера (суслик или песчанка); кроме того, в Калмыково в остатках пищи найдена 1 жаба, 1 ёж (по 1.52%), а в 8 пробах (12.12%) – растительные остатки. В глинистой полупустыне – змеи – 1.36%. Всего: растительные остатки – 1.2%, жабы – 0.15, ёжи – 0.15, змеи – 1.05

* ёж ушастый – в скобках; заяц русак – 0.1%, землеройки – 0.3%.

** кроме того, заяц русак – 1.75%; ОП – обыкновенная полёвка.

или степного хоря. Лисица ловит мышевидных грызунов реже, чем хорь и корсак. По остальным видам корма она занимает среднее положение в ряду четвероногих хищников (табл. 280–281). Хорь степной, в отличие от других четвероногих хищников, гораздо чаще поедает ящериц, сусликов, мелких мышевидных грызунов, птиц, тогда как корсак заметно предпочитает насекомых и змей; корсак реже других хищных зверей поедает сусликов и птиц. Как и в других местах, в годы высокой численности мелких грызунов почти все хищники переключаются на многочисленный вид пищи (см. раздел о степной пеструшке). Изменения в составе питания происходят и в годы депрессий численности основного вида корма. Так, в Волго-Уральских песках в 1942 г., при сниженной численности малых песчанок – основного вида пищи лисицы – хищник переключился на обыкновенных полёвок (60.6% встречаемости в остатках корма) и домовую мышь (26.3%), тогда как в другие годы эти зверьки встречались реже всего в 11–13% (Попов, 1950).

Все змеи отличаются «завроядностью» – в их питании преобладают ящерицы. У степной гадюки к тому же велика доля в питании насекомых; узорчатый полоз и песчаный удавчик часто питаются птицами (главным образом, яйцами и птенцами наземно и в норах гнездящихся птиц), а удавчик нередко ловит и млекопитающих (табл. 282). Хотя материал и неравноценен по объёму, из него можно заключить, что разнообразие питания макси-

Таблица 280. Питание степного хоря в глинистой полупустыне Западно-Казахстанской области (по данным анализа экскрементов, остатков пищи и желудков), по К. С. Ходашовой, 1960

Место, год	n	Насекомые	Ящерицы.	Заяц-русак	Малый суслик.	Птицы	Полёвки, мыши	Мелкие млекопитающие, ближе не определённые
Западная часть полупустынной зоны области, 1951–1953 гг.)	153	0.65	39.22	1.3	54.9	2.61	28.76	6.54

Таблица 281. Питание корсака в Западно-Казахстанской области (по данным анализа экскрементов, остатков пищи и желудков). Данные К. С. Ходашовой (1960)

Место, год	n	Насекомые	Змеи	Рептилий, ближе не определённые	Малый суслик.	Птицы	Полёвки, мыши	Мелкие млекопитающие, ближе не определённые
Глинистая полупустыня, запад области, 1951–1953 гг.	492	12.6	2.44	1.42	5.28	0.61	14.0	4.47

Таблица 282. Питание змей на юге Западного Казахстана (стационары Калмыково, Байгазы, 1958–1960 гг.), наши данные

Вид	Число на-полн. желудков	Bsta	Ds	Частота встреч данного вида пищи на 1 желудок, %										
				РЯ	ПЯ	ГОС	Пр	Н	Жав	ЛБ	ЗЩ	В	Ш	МС
СГ	101	0.6	1.9948	55.4	5.4	3.6	43.6	0.1	0.9	-	-	-	0.1	-
УП	120	0.6	1.6949	60	20	-	-	-	20	30	10	-	10	20
ПУ	6	0.2	2.5722	50	-	-	-	-	-	-	-	33.3	-	16.7

РЯ – разноцветная ящурка; ПЯ – прыткая ящерица; ГОС – гусеницы озимой совки; Пр – прямоккрылые; Н – жуки-навозники; Жав – жаворонки; ЛБ – птенцы ласточки – береговушки; ЗЩ – птенцы золотистой шурки; в – воробьиные птицы; Ш – шерсть млекопитающего; МС – малый суслик, детёныши. СГ – степная гадюка *Vipera ursini*, УП – узорчатый полоз *Elaphe diene*, ПУ – песчаный удавчик *Erix miliaris*. Bsta – показатель широты экологической ниши, Ds – показатель разнообразия по Симпсону, см. раздел о методах.

мально у песчаного удавчика, менее разнообразно – у степной гадюки и наименее разнообразно – у узорчатого полоза.

Среди хищников на юге Западно-Казахстанской области, по табл. 277–282, наиболее насекомоядны лисица, степная гадюка и степной орёл, наиболее завяродны степная гадюка и узорчатый полоз; птиц (из нашего набора хищников) чаще всего потребляют хорь и узорчатый полоз, млекопитающих – сова болотная, степной хорь, канюк – курганник. Таким образом, согласно этим данным, главные враги ящериц – змеи, а млекопитающих – пернатые хищники и хорь. Врагов птиц следует изучать особо, т. к. у них свой набор хищников.

4.1.6. Классификация и анализ связей «хищник–жертва» по характеру питания

Для данного раздела были использованы данные по питанию 12 видов хищников – хорь степной, лисица обыкновенная, корсак, сыч домовый, орёл степной, канюк-курганник, чёрный коршун; гадюка степная, полоз узорчатый, песчаный удавчик. Для краткости в дальнейшем мы называем их по родовым названиям. Для этой цели объекты питания были объединены в 17 групп: 1) растительные остатки; 2) насекомые; 3) амфибии; 4) ящерицы; 5) змеи; 6) птицы; 7) зайцеобразные; 8) ежи; 9) землеройковые; 10) малый суслик; 11) жёлтый суслик; 12) песчанки; 13) слепушонка; 14) полёвки, мыши; 15) степная мышовка и тушканчики; 16) хомяковые; 17) водяная полёвка. Материалы по встречаемости указанных видов пищи в питании названных хищников прежде всего использовали в кластерном анализе. Из рис. 222, где приведены результаты кластерного анализа хищников, видно, что в итоге выделяется три группы хищников: 1) полоз и удавчик – потребители в основном ящериц и птиц; 2) гадюка и сыч – оба вида в значительном количестве поедают насекомых и рептилий; 3) все остальные. В этой последней группе наиболее отличаются от других по характеру питания сова и хорь. Наиболее тесно по этому признаку связаны лиса и корсак (небольшая встречаемость насекомых, рептилий и птиц, средняя встречаемость сусликов и мелких млекопитающих), а также канюк и филин. Эта последняя группа отличается от других небольшой долей в питании насекомых, сусликов и довольно большой долей мелких млекопитающих (степной пеструшки в годы её обилия)

Дальнейший анализ – перекрывания экологических ниш (ПЭН) хищников по питанию – может дать материал для суждения о конкурентных отношениях. Средневидовые показатели ПЭН близки друг к другу и невысоки, от 0.196 (коршун) до 0.346 (корсак), в среднем 0.268 (табл. 283). Средневидовое ПЭН у всех птиц сходно и невелико – между 0.272 и 0.295; оно максимально у совы, а коршун наиболее обособлен. Средневидовое ПЭН у рептилий минимально у гадюки (0.408), а у двух других видов одинаково (0.67). Среди млекопитающих средневидовое ПЭН выше, составляет около 0.4–0.5, максимальное у корсака (0.461) и минимальное – у хоря (0.405). Сравнение ПЭН по преимуще-

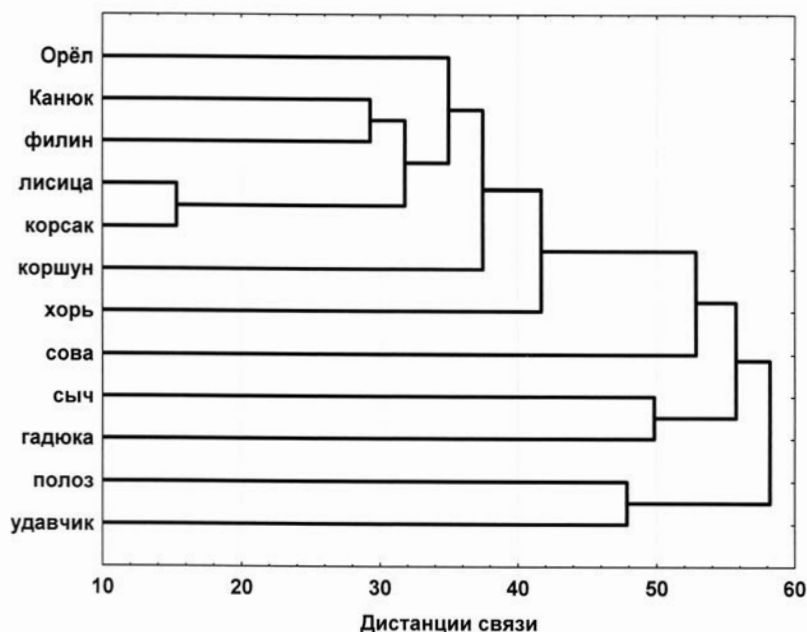


Рис. 222. Связи хищных по питанию (кластерный анализ)

Таблица 283. Перекрытие экологических ниш по питанию основных видов хищников на юге Западного Казахстана (жирным шрифтом выделено три максимальных показателя перекрывания ниш)

	Хорь степной	Лисица обыкновенная	Корсак	Сыч домовый	Сова болотная	Филин	Степной орёл	Чёрный коршун	Канюк курганник	Лягушка степная	Песчаный удавчик	Полос узорчатый
Хорь степной	-	0.408	0.402	0.397	0.214	0.331	0.386	0.298	0.238	0.234	0.362	0.405
Лисица обыкновенная		-	0.505	0.533	0.242	0.505	0.600	0.054	0.247	0.207	0.220	0.202
Корсак			-	0.577	0.450	0.307	0.477	0.032	.506	0.351	0.112	0.090
Сыч домовый				-	0.246	0.380	0.483	0.088	0.166	0.519	0.215	0.095
Сова болотная					-	0.304	0.186	0.262	0.479	0.011	0.134	0.009
Филин						-	0.397	0.072	0.253	0.014	0.223	0.164
Степной орёл							-	0.117	0.178	0.239	0.372	0.371
Чёрный коршун								-	0.239	0.094	0.368	0.534
Канюк курганник									-	0.030	0.134	0.422
Гадюка степная										-	0.508	0.51
Песчаный удавчик											-	0.831
Полос узорчатый												0.671
Средне-видовой показатель	0.334	0.338	0.346	0.336	0.231	0.268	0.346	0.196	0.263	0.247	0.298	0.330

ственному типу суточной активности хищников (дневной/ночной) среди птиц показало, что конкуренция за пищу между ночными хищными птицами больше (0.310), чем между дневными (0.178).

Таким образом, в группе рептилий, особенно у пары удавчик/полоз пищевая конкуренция максимальная, у млекопитающих – средняя (больше в паре «лиса/корсак», меньше – у хоря). В максимальной по видовому обилию группе птиц конкуренция по питанию минимальная, при этом наиболее независим коршун, а у остальных ПЭН колеблется в пределах 0.26–0.30 (максимален у совы). Судя по табл. 283, наиболее интенсивная конкуренция (максимальное ПЭН) выявлена для хищников из класса рептилий (в среднем для класса 0.591), средняя – для млекопитающих (0.438) и минимальная – у птиц (0.242). Заметим, что в некоторой степени это может быть связано с небольшим набором видов пищи у рептилий (5), средним – у млекопитающих (14) и максимальным – у птиц (16). Безусловно, могут иметь значение также такие факторы, как численность жертв (по этому признаку анализ не проводили) и небольшой объём данных по рептилиям.

При этом среди четвероногих хищников наиболее тесная конкуренция наблюдалась у лисицы с корсаком (0.505), среди птиц – в парах «сыч/орёл» и «сова/канюк» (0.483–0.489). При этом в парах «лиса/корсак» и «сыч/орёл» значительное ПЭН складывалось главным образом за счёт сходства частот предпочтений¹ насекомых, малого суслика и мышевидных, а в паре «сова/канюк» наблюдалось большое сходство по частоте предпочтений полёвок и мышей.

Это значительно меньше чем, например, межвидовая конкуренция по питанию у малых песчанок (0.884), см. раздел «Гильдии. Песчанки». Возможно, однако, что при сравнении представителей различных родов млекопитающих ПЭН по питанию также будет снижено.

Если взять млекопитающих и птиц, то здесь максимальная конкуренция отмечена для пары «орёл/корсак» (0.600, в основном по предпочтениям сусликов и мелких млекопитающих, в меньшей мере насекомых) и «сыч/корсак» (0.577, насекомые, мелкие млекопитающие). С пресмыкающимися у птиц сильнее всего конкуренция в паре «полоз/коршун» (0.534, ящерицы), слабее – «сыч/гадюка» (0.519, насекомые).

Естественно, что наименьшее перекрытие ниш по питанию имеет место между хищными птицами и змеями, среднее – у хищных млекопитающих и змей, выше – у хищных птиц и млекопитающих. В пределах классов у хищников перекрытие ниш по питанию больше у змей (рептилии) и млекопитающих. Рептилии больше других групп ограничены ярусом охоты и скоростью передвижения, поэтому у них резче выражено разделение экологических ниш по территории. Ниша узорчатого полоза по питанию вдвое шире, чем у других змей. Это связано, по-видимому, с тем, что полоз чаще других змей заползает в норы не только млекопитающих, но и птиц, чего не делает гадюка, и редко – удавчик.

В заключение был сделан факторный анализ, который позволил наглядно представить степень близости и основные направления в разделении экологических ниш хищников по питанию. Факторный анализ был проведён методом главных компонент при вращении методом *varimax gaw*. При анализе всей совокупности хищников вместе было выделено три основных фактора, которые объясняют 84.63% дисперсии (табл. 284). Собственные значения факторов составляют: 1 ось – 4.587; 2-я ось – 3.289; 3-я ось – 2.279. Каждая ось отражает преобладание тех или иных видов корма в питании хищника. К облигатным – видам – специалистам – мы отнесли хищников, у которых факторная нагрузка по данному типу пищи максимальна (более 0.70); к полугенералистам относятся виды с меньшими нагрузками по данной оси (0.31–0.70), а к генералистам – виды, потребляющие этот вид пищи от случая к случаю или никогда, и нагрузки по фактору у них менее 0.3. 1-я ось – это степень миофагии. Наибольшие нагрузки при 1-м факторе имеют виды – специалисты по мелким млекопитающим – главным образом полёвкам, в меньшей мере – мышам. В Западном Казахстане облигатными хищниками – специалистами по миофагии оказываются канюк-курганник, филин, сова болотная, лисица, корсак; к полугенералистам в данном

¹ Рассчитано как индекс верности хищника данному виду корма

Таблица 284. Результаты факторного анализа питания основных видов хищных позвоночных животных на юге Западного Казахстана (жирный шрифт – специалисты, курсив – полугенералисты, простой шрифт – генералисты)

Вид хищника	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Филин	0.837	0.040	-0.220
Сыч домовый	<i>0.384</i>	-0.129	0.864
Сова болотная	0.924	0.015	-0.020
Степной орёл	<i>0,528</i>	<i>0,682</i>	0.103
Канюк-курганник	0.926	0.032	-0.006
Лисица обыкновенная	0.826	<i>0.394</i>	0.070
Чёрный коршун	0.190	0.932	-0.170
Хорь степной	<i>0.382</i>	0.820	0.106
Корсак	0.865	0.130	<i>0.434</i>
Гадюка степная	-0.134	0.219	0.951
Узорчатый полоз	-0.153	<i>0.628</i>	<i>0.444</i>
Песчаный удавчик	<i>-0.309</i>	0.806	<i>0.372</i>
Собственные значения	4.587	3.289	2.279
Процент объяснённой дисперсии	38.22	27.41	18.99

случае относятся степной орёл, сыч, хорь степной, удавчик; генералистами по отношению к мышевидным грызунам оказались чёрный коршун, степная гадюка и узорчатый полоз. 2-я ось – это орнито- и цителлофагия (значительная роль в питании птиц и сусликов). Видами – специалистами по сусликам и птицам оказались чёрный коршун, степной хорь и песчаный удавчик, к видам-полугенералистам отошли степной орёл, узорчатый полоз

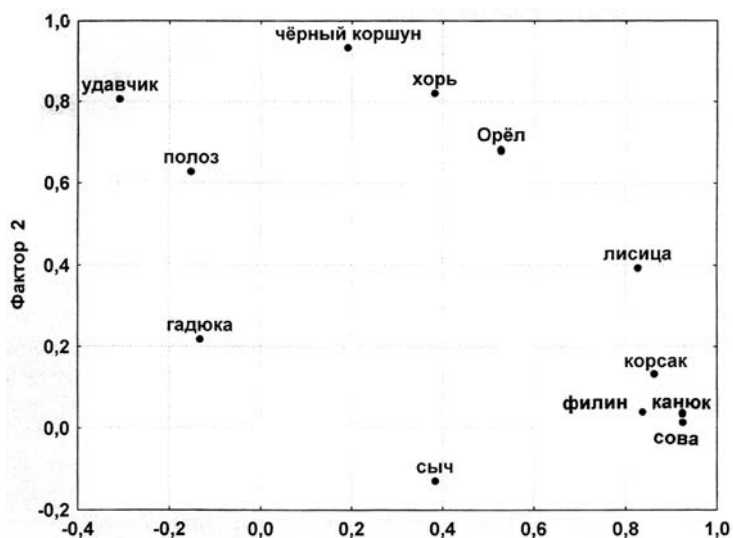


Рис. 223. Факторный анализ хищных по питанию

и лисица, а к генералистам по сусликам и птицам – степная гадюка, канюк-курганник, сыч домовый, сова болотная, филин, корсак. По оси 3-го фактора расположились виды хищных по их отношению к инсекто- и заврофагии. К видам – специалистам по этим видам корма следует отнести сыча и степную гадюку, к полугенералистам – корсака, полоза и удавчика, а к генералистам – степного орла, лисицу, канюка, сову, филина, чёрного коршуна, хоря.

Эти зависимости проиллюстрированы на рис. 223. Каждый вид оказывается специалистом в каком-либо одном виде пищи, или ни в одном (степной орёл, узорчатый полоз). В то же время он может быть полугенералистом в другом или в обоих других видах пищи. Видимо, среди более редких видов хищников встречаются виды – генералисты по всем трём группам кормов. Тогда, возможно, они в основном используют другие группы кормов.

4.1.7. Заключение к разделу 4.1. о взаимоотношениях хищника и жертвы

Хищники Западного Казахстана – потребители млекопитающих – делят свои экологические ниши по питанию главным образом на основе размеров доступной пищи и по совпадению суточной активности хищников и жертв.

Материалы учётов хищных млекопитающих, проведённые различными методами, подтверждают характерные особенности видового состава, соотношения видов в различных ландшафтах: преобладание хоря, корсака, горностая в полупустынной зоне, ласки, лисицы и волка – в песчаной. Показана значительная адаптированность численности хищников к численности основных видов их жертв, как в пространстве, так и во времени; особенно чётко это выявляется для пар фоновых видов – степной орёл – малый суслик, степной хорь – малый суслик, лисица – песчанки, луни и канюки – мышевидные грызуны. Связь в системе подкрепляется сходством экологических требований в парах «хищник – жертва», которые максимально сходны у наиболее связанных в пищевом отношении видов.

Из приведённых данных следует также, что ход динамики численности хищных зверей, охарактеризованный с помощью разных методов, по большей части совпадает у разных видов (т.е. наблюдается положительная корреляция численностей хищников). Это говорит о том, что, скорее всего, численность зависит от их общей кормовой базы, причём в годы, когда кормовая база обильна, пищи хватает для всех хищников и конкуренции между ними, как правило, нет. Исключение составляют горностай и лисица в Чапаевском р-не, между численностями которых наблюдалась отрицательная связь. Жертва может в разной степени зависеть от численности хищников. Основной враг вида-жертвы, как правило, значимо контролирует её численность (т.е. имеется достоверная обратная пропорциональная зависимость численностей, находящая отражение в «поле хищников»).

Рассматривая систему «хищник – жертва», можем заметить, что на один массовый вид жертвы обычно приходится 2–3 вида специализированных хищников, из различных ронд (крупных систематических групп), рис. 211. Они соотносятся друг с другом как виды-дублёры, которые сменяют друг друга в различных экологических условиях, в разные сезоны и «сканируют» популяцию, не допуская чрезмерного роста её численности. Численность хищников-специалистов сильно зависит от численности жертв.

Кроме того, имеются виды-генералисты, которые скопляются там, где вид – жертва оказался в изобилии бóльшем, чем надо для выживания и прокормления видов – специалистов. Хищники-специалисты активнее регулируют численность жертв, чем хищники-генералисты. Виды-генералисты приурочены к широким территориям, которую они обследуют в поисках каких-нибудь пригодных видов пищи и легко переключаются с одного вида пищи на другой. Такая двойная «проверка» популяций жертв со стороны хищников обеспечивает полное использование ресурсов местообитания.

Связь между численностями хищников и их жертв может быть различной: 1) отрицательная, если пресс хищников велик и может снижать численность жертв; 2) положительная, если оба члена ценоза многочисленны; это обозначает, что хищники скопляются в местах обилия жертв; 3) связь может отсутствовать, если какой-либо из членов ценоза

встречается редко. По данным заготовок установлено, что высокое обилие жертв положительно влияет на численность хищников в следующем году, например, между полёвками и мелкими кунными имеет место положительная параболическая связь (см. выше); то же наблюдается в отношении численностей полёвок и лисицы. Выявлено также, что высокая численность хищных не влияет отрицательно на численность других хищников (кроме редких исключений), т.е. конкуренция по питанию не имеет места.

Более малочисленные группы фитофагов обычно не имеют столь тесно адаптированных к ним видов хищников, хотя в отдельных местах и в отдельные годы может наблюдаться высокая встречаемость того или иного зверька в пищевом спектре хищника (например, тушканчики в питании филина в окр. оз. Индер, слепушонки и песчанки – питании того же вида в Астраханской обл., табл. 278; увеличенная роль насекомых и ящериц в питании лисицы на стац. Калмыково, табл. 279, раздел о питании хищников.

С другой стороны, млекопитающие группируются в т.н. «фаунистические комплексы» со сходными экологическими предпочтениями, часто со сходным происхождением и исторической судьбой, приспособленностью к тем или иным природным зонам. С этими комплексами часто оказываются связанными определённые виды хищников. Пример – отношение к температуре и влажности. Размещая центроиды всех имеющихся у нас видов животных в климатическом поле области (рис. 211), мы можем видеть, что эти центроиды образуют группы, близкие по экологическому смыслу к «фаунистическим комплексам»; они состоят обычно из значительного числа видов-фитофагов и 1–2 видов хищников. Конечно, как большей частью бывает в природе, это деление недостаточно чётко, во многих случаях виды имеют переходный характер.

Таким образом, благодаря тому, что популяции находятся под «двойным» контролем (хищников-специалистов, приуроченных прежде всего к своей группе жертв и хищников-генералистов, в большей мере связанных с ландшафтными разностями), хищники могут наиболее полно использовать имеющиеся ресурсы млекопитающих-фитофагов. Виды-специалисты – это «ставка» на постоянное присутствие и устойчивую численность определённого вида жертвы, тогда как виды-генералисты – это «ставка» на надёжное присутствие необходимого запаса любого пригодного вида корма в данном ландшафте.

По аналогии с анализом структуры сообщества, проведённым в отношении нор малого суслика (Окулова, 2003, то же в главе «Консорция» данной книги) мы провели анализ структуры сообщества «хищник – жертва». В этом случае можно сказать, что все хищники относятся к концентру I ранга, т.к. все они – потребители тела хозяина. В концентриках 1-й номер принадлежит облигатным потребителям данного вида жертвы – видам-специалистам. Так, для малого суслика это представители ронды А (хищные птицы) – степной орёл, ронды Б (четвероногие хищники) – степной хорь. Концентр 2 – хищники-полугенералисты: из ронды А – филин, из ронды Б – лисица, из ронды В (змеи) – песчаный удавчик, полоз. В концентр 3 входят хищники ещё менее специализированные на питании малым сусликом; из ронды А – сова, канюк, из ронды Б – корсак. Концентр 4 включает хищников, которые питаются сусликами крайне редко, они попадают к ним случайно, роль этого зверька в питании хищников не велика. Это сыч, луни из ронды А, волк из ронды Б, степная гадюка – из ронды В. Соответственно, хищники I концентрика лучше адаптированы к жертве, они ближе к ней по географическому распространению, биотопической приуроченности, экологическим предпочтениям и суточной активности. Они имеют максимальную морфологическую адаптированность к поимке своего специального вида жертв (форма и сила клюва и когтей, зубов, способность к определённому роду движениям, например, к парящему полёту на определённой высоте, с определённой скоростью, позволяющей лучше всего видеть и быстрее схватить данную жертву при высматривании сусликов у степного орла; узкая и длинная форма тела, соответствующая диаметру нор суслика у хоря, соответствующий тип поведения (стратегия охоты), развитие необходимых органов чувств (например, обоняние у хоря, позволяющее вынюхивать спящего в норе суслика почти с поверхности земли).

Последующие номера концентриков характеризуют меньшую приспособленность и большую экологическую пластичность хищника, т.е. эти хищники могут потреблять более разнообраз-

ные виды пищи, добывают её более разнообразными способами, распространение их более независимо, экологические предпочтения не столь тесно связаны с таковыми видов жертв.

Аналогичные примеры можно привести и для связей в системах «мелкие млекопитающие – хищники (луни, канюки, ночные хищные птицы, горностай)». Наиболее тесные коэффициенты корреляции численности хищников и жертв наблюдаются, конечно, если взять один район и не очень длинный период времени, например, Джангалинский р-н, 50-е гг. XX в. Но нами получены достоверные коэффициенты корреляции и для численности мышевидных на длинных временных рядах по всей области, по данным как автомобильных учётов, так и заготовок, особенно с численностью горностая по заготовкам. Сопоставление уровней численности жертв в системе координат численности хищников показало, что хорь и особенно мелкие псовые ограничивают численность обыкновенного хомяка. Анализ численности зайца русака в поле численности хищников показал, что численности волка, хоря, лисицы по отдельным видам существенно не ограничивают его численность. Но при этом численность русака значимо зависит от уровня заготовок лисицы, корсака, хоря: там, где мало хищников, больше зайцев. Значимая отрицательная связь отмечена только для связи русак – корсак.

Песчанки не показали заметной зависимости от численности четвероногих хищников, а данными по совиным птицам мы не располагаем. В ряде случаев возможно отрицательное влияние высокого обилия лисицы на численность песчанок. Полёвок, как правило, бывает много в годы низкого обилия связанных с ними хищников. Жёлтый суслик снижает численность в условиях высокого обилия хоря и корсака. Так, например, в Джангалинском районе численность хищных птиц за период наблюдений была выше среднего в 1.25 раз, в глинистых полупустынях южного Приуралья – близка к средней, в остальных частях области – ниже среднего. Скопление хищных птиц в Джангалинском р-не связано с пиками численности степной пеструшки, наилучшим образом выраженные в песках этого района. Соответственно именно там было мало степных орлов, орлана-белохвоста, большого подорлика, а все другие хищные птицы, особенно луни, болотные совы были многочисленны. Совы, пустельги, чёрный коршун, встречались там почти в 2 раза чаще, луни – почти в полтора раза чаще, чем в среднем по области.

Анализ взаимосвязей по питанию в системе «хищник – жертва» показал, что все хищники, связанные с млекопитающими, делятся на три группы по преобладанию объектов питания: 1) с преобладанием насекомых и ящериц (инсекто- и завро-фаги); 2) с преобладанием малого суслика и птиц (цителло- и орнитофагия); и 3) с преобладанием мелких грызунов (миофагия). Пищевая конкуренция невелика, она максимальна среди змей, меньше – среди хищников – млекопитающих, меньше всего – среди хищных птиц. Среди ночных птиц конкуренция выше, чем среди дневных.

4.2. СООБЩЕСТВО «ПАРАЗИТ–ХОЗЯИН»

Названное сообщество имеет большое значение в эпизоотологии и эпидемиологии чумы, вследствие чего в изучаемом районе оно достаточно исследовано сотрудниками УПЧС. В этой работе были задействованы многие тысячи зверьков и сотни тысяч изученных за десятки лет эктопаразитов млекопитающих.

В рамках данной монографии мы не можем представить характеристику этого сообщества в полном объёме; раздел нуждается в дальнейшей разработке, возможно, в специальной монографии. Здесь, для создания целостного представления о сообществе млекопитающих, приводим лишь некоторые, часто отрывочные, данные по взаимоотношениям эктопаразитов и млекопитающих района работ, в основном касающиеся наиболее многочисленных видов.

Система связей «паразит – хозяин» близка к таковой «хищник – жертва», но отличается, прежде всего, соотношением размеров тела сочленов сообщества. В системе «хищник – жертва» хищник (активный компонент) отличается обычно в выгодную сторону от жертвы (пассивный компонент) по массе тела, силе, скорости, выносливости, развитию нервной

системы (органы чувств, стратегические и тактические возможности). Как правило, хищники – наиболее продвинутые в систематическом отношении формы. В то же время, хищники малочисленнее жертв и адаптированы к неполному истреблению их, что сохраняет пищевую базу хищника на будущее.

Адаптации хищников состоят главным образом в совершенствовании стратегии поиска и добычи жертвы, переживании бескормицы, а жертв – не столько в обороне, сколько в избегании встречи с хищником, восполнении ущерба в популяции, наносимого хищниками. Хищники могут быть полезны для популяции жертвы, избавляя её от больных животных, воздействуя таким образом на эпизоотические и внутривидовые процессы. В какой-то мере они содействуют естественному отбору и отсюда – эволюции жертв.

В системе «паразит – хозяин» паразит – активный компонент – как правило, мельче и многочисленнее хозяина (который оказывается пассивным компонентом системы). Паразит обычно обладает в той или иной степени специализацией, приспособлен к более мелким грациям условий (тип пищи, абиотические условия) имеет значительный потенциал размножения при повышенной смертности. Основное направление адаптаций – приспособление к образу жизни и динамике численности хозяев, увеличение вероятности встречи с хозяином, а также – эволюция в направлении разделения экологических ниш – ресурсов, предоставляемых хозяином, между видами-конкурентами, противостояние иммунной системе хозяев. Хозяин, в свою очередь, приобретает поведенческие адаптации, минимизирующие потери (очищение тела от паразитов путём скусывания, счёрствывания, чистка нор, смена подстилки, смена гнёзд и нор), а также вырабатывает иммунные адаптации (специфические антитела к укусам паразитов).

Подобно хищникам, паразитов можно разделить на «специалистов» (приспособленных к узкому кругу хозяев и абиотических условий) и «генералистов», приспособленных к широкому кругу хозяев и условий в их жилищах и на их теле.

Чтобы получить общее представление об изучаемых системах типа «паразит – хозяин», мы сочли полезным получить ответы на следующие вопросы: 1) каков видовой состав, видовое богатство, разнообразие эктопаразитов в различных частях ареала хозяина; 2) какова степень единства (сходства) фаун эктопаразитов на протяжении ареала хозяина; каковы основные факторы, влияющие на сходство или различие фаун; 3) как происходит разделение экологических ниш между паразитами; 4) какова система факторов, влияющих на динамику численности паразитов; 5) каково взаимовлияние численностей паразита и хозяина, а также – каков характер конкурентных отношений между паразитами. Соответствующий материал рассмотрен в дальнейших разделах главы.

4.2.1. Видовой состав блох млекопитающих Западно-Казахстанской области и её окрестностей

4.2.1.1. Список видов

Приводимые данные базируются в основном на статье В.П. Милуновой с соавторами (1964), а также на архивных материалах УПЧС за 1950–1951, 1963–1969, 1973–1975, 1979–1985 гг. по Волго-Уральскому междуречью и за 2003–2007 гг. по Зауралью (табл. 285). Для дополнения таблицы использована также библиография: Белкина, Корчевская, 1957; Бидашко с соавт. 2002а; 2002б; Бидашко, Пак с соавт., архив УПЧС; Гражданов с соавт., 2005; Даулетова с соавт., 2001; Демяшев М. М. (архив УПЧС), Кдырсихова с соавт., 2002; Майканов с соавт., 2009; 2014; Маштаков, 1969; Медзыховский, Бараева, 1974; Поляков с соавт., 1977; Шевченко с соавт., 1964.

Из табл. 285 видно, что на 52 видах млекопитающих обнаружен 71 вид блох. В целом наиболее богатым набором видов блох обладают полуденная песчанка (35 видов), тамарисковая песчанка (33 вида), а также малый суслик и обыкновенная полёвка (33 и 31 видов), большой (26 видов) и малый (24) тушканчики, степная пеструшка (25 видов).

Таблица 285. Видовой состав блох млекопитающих Западно-Казахстанской области и её окрестностей

Виды	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
1** – <i>Pulex irritans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+							+		+	+	+
3 – <i>E. popovi</i>		+	+				+	+													+		
4 – <i>Ech. gallinacea</i>					+																		
5 – <i>Ctenocephalides canis</i>	+	+	+	+	+	+				+		+					+		+				
6 – <i>Ct. felis</i>		+			+	+		+		+									+				
7 – <i>Ct. caprae</i>											+												
8 – <i>X. magdalinae</i>																			+				+
9 – <i>X. conformis</i>	+																		+		+	+	+
10 – <i>X. skrjabini</i>	+							+															
11 – <i>Sp. cuniculi</i>					+																		
12 – <i>Cop. lamellifer</i>																			+			+	+
13 – <i>Ch. trichosa</i>		+		+		+	+					+											
14 – <i>Ch. globiceps</i>	+	+	+	+				+	+			+											
15 – <i>Ch. korobkovae</i>		+																					
16 – <i>P. flabellum</i>	+	+					+																
17 – <i>P. melis</i>		+					+																
18 – <i>O. silantiewi</i>																		+					
19 – <i>Or. ilovaiskyi</i>				+			+	+											+	+	+	+	+
20 – <i>N. mokrzecky</i>	+						+	+											+				+
21 – <i>N. consimilis</i>	+						+					+							+				
23 – <i>N. laeviceps</i>		+	+			+		+	+			+				+			+		+	+	+
24*** <i>Gerb. aralis</i>																							

Продолжение Таблицы 285.

Виды	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
25 – <i>N. fidus</i>		+																					
26 – <i>Cit. tesquorum</i>		+						+	+				+					+	+	+	+	+	+
27 – <i>Cit. trispinus</i>																						+	
28 – <i>A. penicilliger</i>														+					+	+		+	
29 – <i>M. walkeri</i>								+						+					+				
30 – <i>M. turbidus</i>																					+		
31 – <i>C. styx</i>		+																	+				
32 – <i>F. semura</i>								+	+				+						+	+	+	+	+
33 – <i>F. frontalis</i>																			+		+	+	+
34 – <i>F. macrophthalma</i>																			+			+	+
35 – <i>F. elata</i>													+						+	+		+	+
36 – <i>Oph. volgensis</i>																			+			+	+
37 – <i>Oph. kasakiensis</i>						+		+	+										+		+	+	+
38 – <i>M. hebes</i>																			+			+	+
39 – <i>M. lenis</i>		+						+											+			+	+
40 – <i>M. tuschkan</i>																						+	+
42 – <i>L. segnis</i>								+						+					+				+
43 – <i>L. taschenbergi</i>														+									
44 – <i>L. bidentata</i>														+									
46 – <i>A. rossica</i>									+			+	+						+		+	+	+
47 – <i>A. prima</i>		+											+						+		+		
48 – <i>A. schelkovnikovi</i>																+							
49 – <i>A. kalabuchovi</i>												+											
50 – <i>Ct. wagneri</i>								+											+				

Продолжение Таблицы 285.

Виды	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
51 – <i>Ct. pollex</i>									+										+		+	+	+	
52 – <i>Ct. breviatus</i>									+								+		+	+		+	+	
53 – <i>Ct. dolichus</i>																							+	
55 – <i>Ct. orientalis</i>													+						+					
56 – <i>Ct. secundus</i>																	+							
57 – <i>D. birulai</i>														+	+							+		
58 – <i>P. soricis</i>														+	+									
59 – <i>Hy talpae</i>																	+							
60 – <i>R. cedestis</i>									+										+			+	+	
61 – <i>R. bivirgis</i>									+										+		+	+	+	
63 – <i>R. ukrainica</i>									+															
64 – <i>N. setosa</i>									+										+	+	+	+	+	+
65 – <i>St. ivanovi</i>									+										+		+	+	+	
71 – <i>V. alakurt</i>	+																							
Всего	9	16	5	5	5	6	8	18	13	2	1	7	8	7	2	2	4	4	33	9	16	24	26	

Продолжение Таблицы 285.

Виды	24*	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
1 – <i>Pulex irritans</i>				+		+			+	+				+			+								
2 – <i>Echidnophaga oschanini</i>								+	+	+															
3 – <i>E. popovi</i>										+															
5 – <i>Ctenocephalides canis</i>																									
6 – <i>Ct. felis</i>																						+			

Продолжение Таблицы 285.

Виды	24*	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
7 – <i>Ct. caprae</i>																									
8 – <i>X. magdalinae</i>									+	+			+	+	+		+								
9 – <i>X. conformis</i>	+		+	+				+	+	+		+	+		+							+			
10 – <i>X. skrjabini</i>							+	+	+								+								
11 – <i>Sp. cuniculi</i>																									
12 – <i>Cop. lamellifer</i>	+			+					+	+		+			+		+								
13 – <i>Ch. trichosa</i>										+															
14 – <i>Ch. globiceps</i>										+															
19 – <i>Or. Ilovaiskyi</i>	+			+					+	+		+	+		+		+								
20 – <i>N. mokrzecky</i>	+			+				+	+	+	+	+			+	+	+	+		+	+	+	+		
21 – <i>N. consimilis</i>									+	+	+	+			+	+	+			+		+	+		
22 – <i>N. fasciatus</i>																					+				
23 – <i>N. laeviceps</i>	+		+	+			+	+	+	+		+	+		+		+	+				+			
24*** <i>Gerb. aralis</i>																									
25 – <i>N. fidus</i>	+																								
26 – <i>Cit. tesquorum</i>				+	+		+	+	+	+		+	+	+	+	+	+								
28 – <i>Cit. trispinus</i>											+					+				+			+		
30 – <i>M. turbidus</i>												+				+	+			+		+	+		
32 – <i>F. semura</i>	+			+				+	+	+					+	+	+								
33 – <i>F. frontalis</i>				+			+		+	+						+		+							
34 – <i>F. macrophthalma</i>										+															
35 – <i>F. elata</i>																							+		
36 – <i>Oph. volgensis</i>	+	+	+	+			+	+	+	+			+		+	+						+			

Виды	24*	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
37 – <i>Oph. kasakiensis</i>	+			+					+	+		+			+	+						+			
38 – <i>M. hebes</i>	+			+			+	+	+	+	+			+		+	+						+		
39 – <i>M. lenis</i>	+	+	+	+					+	+			+	+	+	+	+								
40 – <i>M. tuschkan</i>	+	+	+	+					+	+	+				+	+	+								
42 – <i>L. segnis</i>							+		+	+	+				+	+	+			+		+	+		
43 – <i>L. taschenbergi</i>									+	+							+			+		+	+		
44 – <i>L. bidentata</i>																+	+		+	+			+		
45 – <i>L. sicistae</i>					+																				
46 – <i>A. rossica</i>				+					+	+	+	+			+		+	+		+		+	+		
47 – <i>A. prima</i>				+					+	+		+			+		+	+							
48 – <i>A. she- lkovnikovi</i>				+					+	+		+	+	+	+	+	+					+			
49 – <i>A. kalabuchovi</i>									+	+		+	+	+				+							
50 – <i>Ct. wagneri</i>					+						+				+	+	+			+	+	+	+	+	+
51 – <i>Ct. pollex</i>	+			+					+	+		+		+	+		+								
52 – <i>Ct. breviatus</i>						+	+		+	+			+	+	+	+	+	+				+	+		
53 – <i>Ct. dolichus</i>				+			+	+	+	+															
54 – <i>Ct. ura- lospalacis</i>					+																				
55 – <i>Ct. orientalis</i>									+	+	+		+		+		+						+		
56 – <i>Ct. secundus</i>															+		+	+				+	+		
57 – <i>D. birulai</i>										+									+						
58 – <i>P. soricis</i>																	+		+				+		
59 – <i>Hy talpae</i>									+		+					+	+		+		+	+	+		
60 – <i>R. cedestis</i>				+			+	+	+	+		+			+		+					+			
61 – <i>R. bivirgis</i>	+			+			+	+	+	+					+		+								

Продолжение Таблицы 285.

Виды	24*	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
62 – <i>R. li</i>	+									+															
63 – <i>R. ukrainica</i>	+						+	+	+									+							
64 – <i>N. setosa</i>	+			+			+		+	+	+	+	+	+	+	+	+								
65 – <i>St. ivanovi</i>	+																+								
всего	18	3	5	22	3	3	14	13	33	35	12	16	12	10	25	19	31	9	1	13	4	17	15	1	1

Таблица 285. Продолжение

Виды блох	Виды хозяев			
	49	50	51	52
9 – <i>X. conformis</i>	–	+	+	–
5 – <i>Ct. canis</i>	–	–	–	+
10 – <i>X. skrjabini</i>	–	–	+	–
66 – <i>I. hexactenus</i>	+	+	+	–
67 – <i>I. obscurus</i>	–	–	–	–
68 – <i>I. intermedius</i>	–	–	–	–
69 – <i>I. petropolitanus</i>	–	–	–	–
70 – <i>I. plumatus</i>	–	–	–	–
всего	1	2	3	1

*виды и группы хозяев: 1 – волк; 2 – лисица обыкновенная; 3 – корсак; 4 – енотовидная собака; 5 – собака домашняя; 6 – кошка домашняя; 7 – барсук; 8 – хорь степной; 9 – ласка; 10 – корова; 11 – коза домашняя; 12 – заяц-русак; 13 – пищуха степная; 14 – обыкновенная бурузубка; 15 – малая бурузубка; 16 – пutorак пегий; 17 – малая белозубка; 18 – сурок степной (байбак); 19 – малый суслик; 20 – большой (рыжеватый) суслик; 21 – жёлтый суслик; 22 – малый тушканчик; 23 – большой тушканчик; 24 – тарбаганчик; 25 – толстохвостый тушканчик 26 – емуранчик; 27 – мохноногий тушканчик; 28 – степная мышовка; 29 – гигантский слепыш; 30 – большая песчанка; 31 – краснохвостая песчанка; 32 – тамарисковая (гребенщикова) песчанка; 33 – полуденная песчанка; 34 – обыкновенный хомяк; 35 – серый хомячок; 36 – хомячок Эверсмanna; 37 – слепушонка обыкновенная; 38 – пеструшка степная; 39 – водяная полёвка; 40 – обыкновенная полёвка *M. arvalis* s. l.; 41 – общественная полёвка; 42 – полёвка-экономка; 43 – европейская рыжая полёвка; 44 – серая крыса; 45 – домовая мышь; 46 – малая лесная мышь; 47 – желтогорлая мышь; 48 – мышь-малютка; 49 – бурый ушан; 50 – двуцветный кожанок; 51 – поздний кожан; 52 – шакал.

** Виды блох: 1 – *Pulex irritans*; 2 – *Echidnophaga oschanini*; 3 – *E. popovi*; 4 – *E. gallinacea*; 5 – *Ctenocephalides canis*; 6 – *Ct. felis*; 7 – *Ct. caprae*; 8 – *X. magdalinae*; 9 – *Xenopsylla conformis*; 10 – *X. skrjabini*; 11 – *Spil. cuniculi*; 12 – *Coptosylla lamellifer dubinini*; 13 – *Chaetopsylla trichosa*; 14 – *Ch. globiceps*; 15 – *Ch. korobkovi*; 16 – *Paraceras flabellum*; 17 – *P. melis*; 18 – *Oropsylla silantiewi*; 19 – *O. ilovaiskii*; 20 – *Nosopsyllus mokrzecky*; 21 – *N. consimilis*; 22 – *N. fasciatus*; 23 – *N. laeviceps*; 24 – *Gerbillophilus aralis*; 25 – *N. fidus*; 26 – *Citellophilus tesquorum transvolgensis*; 27 – *C. trispinus*; 28 – *Amalareus penicilliger*; 29 – *Megabothris (M.) walkeri*; 30 – *M. (M.) turbidus*; 31 – *Ceratophilus styx*; 32 – *Frontopsylla semura*; 33 – *Frontopsylla frontalis alata*; 34 – *F. macrophthalma*; 35 – *F. elata*; 36 – *Ophthaltompsylla volgensis*; 37 – *O. kasakiensis*; 38 –

Mesopsylla hebes; 39 – *M. lenis*; 40 – *M. tuschkan*; 41 – *M. eucta*; 42 – *Leptopsylla (L.) segnis*; 43 – *L. taschenbergi*; 44 – *Peromyscopsylla bidentata*; 45 – *L. sicistae*; 46 – *Amphipsylla rossica*; 47 – *A. prima*; 48 – *A. schelkovnikovi*; 49 – *A. kalabuchovi*; 50 – *Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) wagneri*; 51 – *Ct. (E.) pollex*; 52 – *Ct. (E.) breviatus*; 53 – *Ct. dolichus* ustjurt; 54 – *Ct. uralospalacis*; 55 – *Ct. (E.) orientalis*; 56 – *Ct. secundus*; 57 – *Doratomyssa birulai*; 58 – *Palaeopsylla soricis starki*; 59 – *Hystrichopsylla (H.) talpae*; 60 – *Rhadinopsylla cedestis*; 61 – *R. bivirgis*; 62 – *R. li*; 63 – *R. ukrainica*; 64 – *Neopsylla setosa*; 65 – *Stenoponia ivanovi*; 66 – *Ischopsyllus hexactenus*; 67 – *I. obscurus*; 68 – *I. intermedius*; 69 – *I. petropolitamus*; 70 – *I. plumatus*; 71 – *Vermipsylla alacurt*;
*** вид хозяина не указан (из Майканова с соавт., 2009)

На 1 вид хозяина приходится от 1 до 24, в среднем 11.04 видов блох. При этом на 1 вид летучих мышей приходится 2.33 вида блох, на 1 вид хищных – 4.0, зайцеобразных – 6.5 видов, на один вид насекомоядных – 3.25, что, скорее всего, обусловлено их относительной малочисленностью и слабой изученностью; на 1 вид грызунов приходится 12.03 видов блох, при этом на 1 вид наземных белчихих – 15.5, хомяков – 13.33, тушканчиков – 16.33, песчанок – 23.75, слепышей – 3.0, полёвок – 15.0, крыс и мышей – 7.60. Максимальное количество видов блох приходится на песчанок. Безусловно, большее видовое богатство зависит, прежде всего, от объёма материала, но имеет значение также обилие и статус вида в сообществе млекопитающих, внимание работников противочумной системы к виду.

Наибольшее количество видов блох найдено на наиболее многочисленных видах хозяев или на тех, которые дают вспышки численности хотя бы в некоторые годы. В то же время, не случайно, что на таком нередком виде как, например, ушастый ёж, совсем не обнаружено блох, на редких и малоизученных видах как шакал, полёвка-экономка, мышь-малютка, желтогорлая мышь, бурый ушан найдено всего по одному виду, а на пегом путораке и малой бурозубке – по 2. Мало видов блох найдено и на других редких видах (сурок, степная мышовка, полёвка-экономка, гигантский слепыш, два вида кожанов, енотовидная собака – по 1–5). Наиболее широкий круг хозяев выявлен у блохи песчанок *N. laeviceps* (24 вида), у блох малого суслика *C. tesquorum* (22 вида) и домовой мыши *N. mokrzechy* (20).

Из 9 видов хищных млекопитающих наибольшее видовое богатство блох характерно для наиболее многочисленных видов – степного хоря (18) и обыкновенной лисицы (16). Несомненно, это связано с широким распространением этих зверей и широким кругом их кормовых объектов. 9 видов блох найдено на волке и 8 видов – на барсуке; помимо видов, специфических для этих хозяев, встречены блохи, характерные для хищников в целом, а на волке – 5 видов блох жертв – песчанок, мышевидных, сусликов и овечья блоха *V. alakurt*. На барсуке кроме 2 видов блох хищников и трёх, специфических именно для барсука, обнаружена блоха крупных сусликов и две блохи мышевидных. Последние три вида блох, скорее всего, заносятся в нору барсука забегаящими туда зверьками. На домашней кошке обнаружено 6 видов блох: один вид диких хищников, два вида, характерных для домашних хищных, один вид блох, характерный для хищников и поселений человека (*Pulex irritans*), а также два вида (33.3%), характерных для её жертв – песчанок и тушканчиков. Малая доля блох жертв объясняется, по-видимому, большой привязанностью кошки к жилью человека и относительно малой доле диких жертв в её питании. У псовых (лисица, корсак, енотовидная собака, домашняя собака, шакал) несколько ниже доля блох хищных: на 5 видов хищных зверей отмечено 7 видов (41.18%) блох хищных и 10 видов (58,8%) блох их жертв. При этом на составе блох собаки сказывается её привязанность к жилищу человека: у неё нет блох диких мелких млекопитающих, а только блохи хищных и домашних животных (кролик) и птиц. У барсука из 8 видов блох 5 видов блох хищных и 3 – грызунов. У хищных зверей в целом доля блох хищных составляет от общего числа обнаруженных на них видов 47.06%, а жертв – 52.9%. При этом у кунных (степной хорь и ласка) доля блох хищников минимальна, составляет 16–22% от числа найденных на них видов блох. У волка и лисицы эта доля соответственно средняя – 49–56.3%, а у домашней кошки и барсука доля видов блох хищников больше, составляет 62–67%. Максимальная доля блох хищников наблюда-

есть у корсака, енотовидной и домашней собак, шакала (84%). Такой набор, с одной стороны, по-видимому, иллюстрирует характер питания хищников, а с другой – определяется, скорее всего, типом охоты хищника: псовые как более лабильные и добывающие пищу на поверхности земли или кошка, которая караулит добычу у выхода из норы, меньше контактируют с норой хозяина (у них 37.5–33.3% составляют блох жертв), чем куньи, которые проникают внутрь норы (65.8% составляют блохи жертв).

У копытных набор видов блох минимален: на корове находили только блох домашней собаки и кошки, а у коз – только специализированный вид *Ct. caprae*. Зайцеобразные не имеют специализированных видов блох, у русака найдено 4 вида блох хищных, 1 вид блох песчанок и 2 вида блох хомячков. У пищухи – блохи соседствующих видов – суслика, тушканчиков, мышевидных. У зайцеобразных, как и у грызунов, набор видов блох отражает в основном контакты с другими видами по территории, при кормёжке на одной и той же территории или при совместном использовании нор (пищуха). Подобным же образом у землероек-бурозубок и белозубок, кроме специализированных видов землероек *Doratopsylla birulai*, *P. soricis*, *H. talpae* выявлены только блохи мышевидных грызунов и песчанок, как и у пегого путорака – блохи соседствующих серых хомячков *A. schelkovnikovi* и песчанок – *N. laeviceps*. Редкие или территориально ограниченные виды (сурок, гигантский слепыш, степная мышовка, полёвка-экономка, три вида летучих мышей) имеют небогатый набор из 1–5 видов блох, большей частью специализированных. Это, с одной стороны, объясняется недостаточностью материала, а с другой – или узкой экологической нишей млекопитающего (летучие мыши), или разреженностью популяции хозяев в силу краевого положения в ареале или других причин. На окраинах ареала набор видов и численность эктопаразитов уменьшаются, и в паразитоценозе начинают преобладать паразиты других, обычно близких видов, многочисленных в данной местности. Это предполагается осветить подробнее в дальнейшем, при рассмотрении населения эктопаразитов малого суслика на краю ареала (в Волго-Уральских песках).

3.1.0.2. Факторы, определяющие биоразнообразие блох на млекопитающих

Исходя из нашего опыта и наблюдений за видовым составом блох на хозяевах, мы предположили, что видовое богатство блох определяется, прежде всего, шестью факторами:

- 1) характер контактов между видами хозяев;
- 2) размер тела хозяина;
- 3) находится место исследований на краю ареала хозяина или в его центре;
- 4) устойчива численность хозяев или резко колеблется;
- 5) есть ли разница в числе видов блох на зимоспящих видах хозяев (или с резко сниженной зимой активностью) и незимоспящих;
- 6) статус вида в сообществе млекопитающих

Описание градаций факторов дано в соответствующих разделах, а оценки факторов для каждого вида приводятся в табл. 286.

4.2.1.2.1. Характер контактов (образ жизни)

По этому признаку мы разделили хозяев по пятибалльной шкале следующим образом:

- 1) домашние животные;
- 2) индивидуально живущие виды, мало контактирующие с другими видами;
- 3) довольно изолированные виды хозяев, постоянные контакты в основном по системе хищник – жертва;
- 4) не колониальные виды с индивидуально-семейным образом жизни; средний уровень контактов с другими видами;
- 5) колониальные виды или близкие к таковым; тесные контакты с другими видами.

Видовое богатство блох на хозяевах, различающихся по характеру контактов, показано в табл. 287.

Таблица 286. Оценки факторов, воздействующих на видовое богатство блох у разных видов млекопитающих (в баллах)

Вид млекопитающего	Факторы (баллы)					
	I Контакты	II Размеры тела	III Часть ареала	IV Нестабиль- ность числен- ности	V Характер спячки	Балл обилия
Волк	3	5	1	1	1	3
Лисица	3	5	1	1	1	1
Корсак	3	5	1	1	1	2
Енотовидная собака	3	5	2	1	2	5
Собака домашняя	1	5	1	1	1	1
Кошка домашняя	1	4	1	1	1	2
Барсук	2	5	1	1	2	3
Хорь степной	3	4	1	1	1	1
Ласка	3	4	1	1	1	2
Корова	1	5	1	-	1	-
Коза	1	5	1	-	1	-
Заяц русак	2	4	1	1	1	5
Пищуха степная	2	3	2	1	1	2
Малая бурозубка	4	1	1	1	1	3
Обыкновенная бурозубка	4	1	2	1	1	3
Малая белозубка	4	1	2	1	1	2
Путорак пегий	4	1	1	1	1	3
Сурок степной	5	4	2	1	2	1
Малый суслик	5	3	1	1	2	5
Большой суслик	5	3	1	1	2	3
Желтый суслик	5	3	1	1	2	4
Малый тушканчик	4	3	1	1	2	4
Большой тушканчик	4	3	1	1	2	4
Тарбаганчик	4	3	1	1	2	3
Толстохвостый тушканчик	4	3	2	1	2	3
Емуранчик	4	3	1	1	2	4
Мохноногий туш- канчик	4	3	1	1	2	3
Степная мышовка	4	1	1	1	2	3
Гигантский слепыш	2	4	1	1	1	1
Большая песчанка	5	3	2	1	1	3

Окончание Таблицы 286.

Вид млекопитающего	Факторы (баллы)					
	I Контакты	II Размеры тела	III Часть ареала	IV Нестабиль- ность числен- ности	V Характер спячки	Балл обилия
Краснохвостая песчанка	5	3	2	1	1	2
Тамарисковая песчанка	4	3	1	1	1	5
Полуденная песчанка	5	3	1	1	1	5
Обыкновенный хомяк	4	3	2	1	2	3
Серый хомячок	4	2	1	1	2	4
Хомячок Эверсмана	4	2	1	1	2	3
Слепушонка	4	2	1	1	1	3
Степная пеструшка	5	2	2	2	1	3
Водяная полёвка	4	3	1	2	1	3
Обыкновенная полёвка	5	2	1	2	1	4
Общественная полёвка	5	2	1	2	1	3
Полёвка-экономка	4	2	2	2	1	1
Европейская рыжая полёвка	4	2	2	2	1	2
Серая крыса	4	3	2	1	1	2
Домовая мышь	4	2	1	1	1	5
Малая лесная мышь	4	2	1	1	1	3
Желтогорлая мышь	4	2	2	1	1	1
Мышь-малютка	4	1	2	1	2	1
Ушан	5	2	1	1	2	2
Двухцветный кожан	5	2	1	1	1	2
Поздний кожан	5	2	1	1	2	2

Из табл. 287 видно, что домашние животные или ведущие изолированный образ жизни имеют бедный видовой состав блох. У остальных видов он выше, особенно у ведущих колониальный образ жизни, где контакты наиболее надёжные, а стабильные убежища, сохраняемые в течение ряда лет, привлекают другие виды животных.

4.2.1.2.2. Значение размера тела хозяев

В этом случае тоже используем пятибалльную шкалу – от более крупных к более мелким:

1) животные размером с собаку или крупнее (копытные, волк, корсак, лисица, собака);

Таблица 287. Зависимость видового состава блох от образа жизни хозяев

Градация (баллы фактора)	Тип поселения, контакты с другими млекопитающими	Число видов хозяев	Число видов блох	
			Всего	На одном хозяине
1	Домашние животные	4	13	3,25
2	Мало контактирующие с другими видами млекопитающих	4	46	4,18
3	Довольно изолированные друг от друга виды млекопитающих, связь в основном по системе хищник-жертва	6	65	10,83
4	Млекопитающие с индивидуально-семейным образом жизни, средний уровень контактов	19	279	14,68
5	Колониальные виды млекопитающих с тесными контактами	8	153	19,13

Таблица 288. Зависимость видового состава блох от размера тела хозяев

Градация (баллы фактора)	Значение баллов	Число видов хозяев	Видов блох	
			Всего	На одном хозяине
5	Крупные млекопитающие	8	45	5,63
4	Животные размером с кошку	5	39	7,80
3	Животные средней величины	18	301	16,72
2	Мелкие млекопитающие	11	160	14,55
1	Самые мелкие млекопитающие	6	20	3,3

2) животные размером с кошку или чуть меньше (кошка, заяц, русак, сурок, гигантский слепыш, куньи без ласки);

3) животные средних размеров (пищуха, ласка, суслики, песчанки, тушканчики, обыкновенный хомяк, водяная полёвка, серая крыса);

4) мышевидные мелкие, крупные и средней величины (серый хомячок, хомяк Эверсмана, слепыш, степная мышовка, пищуха, обыкновенная полёвка, общественная полёвка, полуденная песчанка, полёвка-экономка, европейская рыжая полёвка, летучие мыши);

5) самые мелкие млекопитающие (мышь-малютка, малая белозубка, малая бурозубка).

Видовое богатство блох оказалось максимальным у млекопитающих средней величины (табл. 288).

Из табл. 288 видно, что в изучаемых условиях больше всего видов блох на зверьках средней величины и мелких, но не самых мелких.

4.2.1.2.3. Влияние части ареала хозяина на видовое богатство блох

В данном случае использованы две градации (табл. 289):

1) центр ареала и 2) край ареала.

Таблица 289. Зависимость видового богатства блох от части ареала хозяина

Градация (баллы фактора)	Значение градации	Число видов хозяев	Число видов блох	
			Всего	На одном хозяине
1	Центр ареала	31	425	13,71
2	Край ареала	15	117	7,8

Таблица 290. Значение нестабильности численности хозяев для видового богатства блох

Градация (баллы фактора)	Значение градаций	Число видов хозяев	Видов блох	
			Всего	На одном хозяине
1	Стабильная численность	41	411	10,02
2	Нестабильная численность	8	148	18,5

Из табл. 289 видно, что видовое богатство блох повышено в центре и снижено по краям ареала хозяина.

4.2.1.2.4. Значение устойчивости численности хозяев для видового богатства блох

В данном случае было взято также две градации (табл. 290, без летучих мышей и домашних животных):

1) виды с довольно стабильной численностью, с годовыми колебаниями не более чем в 10–20 раз;

2) виды с нестабильной численностью, способны давать вспышки численности в десятки и сотни крат.

Из табл. 290 видно, что нестабильные виды имеют большее видовое богатство блох, что естественно, так как в те редкие годы, когда бывают вспышки численности, большое число видов блох находит себе экологические ниши в разных вариантах условий.

4.2.1.2.5. Значение спячки или резкого снижения зимней активности хозяев для видового богатства блох

Выделены две градации фактора:

1) впадает в спячку, сходные состояния или резко снижает активность зимой;

2) не снижает активности зимой;

Сопоставление данных показало, что этот фактор не влияет на видовое богатство блох (табл. 291).

Таблица 291. Влияние снижения активности зимой на видовое богатство блох

Градация (баллы фактора)	Значения градаций	Число видов хозяев	Число видов блох	
			Всего	На одном хозяине
2	Снижает активность зимой	19	211	11,11
1	Не снижает активности зимой	32	361	11,28

Таблица 292. Воздействие статуса вида в сообществе на видовое богатство блох у насекомоядных млекопитающих и грызунов

Градация (баллы фактора)	Значение градаций	Число видов хозяев	Число видов блох	
			Всего	На один вид хозяина
5	Фоновый вид	4	121	30,25
4	Многочисленный вид	6	119	19,83
3	Обычный вид	15	185	12,33
2	Редкий вид	7	39	5,57
1	Очень редкий вид	5	12	2,4

4.2.1.2.6. Значение уровня численности (места в биоценозе) хозяина для видового богатства блох

Для этой цели мы использовали представителей семейства насекомоядных и грызунов (всего 33 вида), табл. 292.

Из табл. 292 видно, что видовое богатство сильно зависит от статуса вида хозяина: оно падает от фоновых видов к массовым и далее, становясь минимальным у очень редких видов.

Итак, видовое богатство блох выше у видов колониальных, у зверьков средней величины, в центре ареала хозяев, особенно если эти хозяева имеют нестабильный характер численности и в данной местности являются фоновым или многочисленным видом.

Как оценить значение каждого фактора? В рамках приведённой системы мы провели факторный анализ данных.

4.2.1.2.7. Факторный анализ роли различных факторов в видовом богатстве блох

Чтобы оценить роль того или иного фактора в формировании видового богатства блох у различных хозяев, мы провели факторный анализ, куда включили грызунов и насекомоядных; были использованы рассмотренные выше факторы

Видовой состав блох и хозяев взят по табл. 285. Вращение осей вели методом *varimax* *gaw*. При использовании трёхфакторного комплекса наиболее существенным оказался I фактор, который объясняет 73,8% дисперсии (его собственное значение составляет 25,1%). II фактор объясняет 12,12% дисперсии (его собственное значение 4,12%), а III фактор – 9,14% дисперсии (собственное значение 3,11%). В целом этот трёхфакторный комплекс описывает 95.06% дисперсии.

Оценка воздействия факторов на видовое богатство блох у разных видов хозяев показано в табл. 293. Из нее видно, что в формировании I фактора наибольшую роль играют малый и жёлтый суслики, малый и большой тушканчики, емуранчик, тамарисовая и полуденная песчанки, серый хомячок и домовая мышь; для II фактора существенны особенности таких видов как полёвка-экономка, желтогорлая мышь, мышь-малютка, европейская рыжая полёвка, а III фактора – гигантский слепыш и степная пищуха.

Рассматривая оценки значения отдельных признаков в формировании факторов (табл. 294) и роль отдельных видов, можно заключить, что I фактор в основном определяется признаками (ранее мы их называли факторами, влияющими на биоразнообразие) 6 и 3, то есть наибольшее богатство видового состава блох имеет место у многочисленных видов в центре ареала. Некоторое значение для этого фактора имеет также стабильность численности: видовое богатство выше у видов хозяев с нестабильной численностью.

Табл. 293. Характеристика трёхфакторного комплекса, определяющего биоразнообразие видов блох на разных хозяевах

Виды хозяев	Факторы		
	I	II	III
Заяц русак	0.75870	-0.413624	0.448969
Пищуха	0.28312	0.060165	0.852998
Малая белозубка	0.83944	0.518882	-0.145723
Обыкновенная бурозубка	0.71845	0.590687	-0.192232
Малая бурозубка	0.51035	0,817579	-0.122429
Пегий путорак	0.83944	0.518882	-0.145723
Степной сурок	0.17222	0.722480	0.634919
Малый суслик	0.96277	0.207899	0.162344
Большой суслик	0.75315	0.526649	0.328331
Жёлтый суслик	0.89062	0.3611351	0.243668
Малый тушканчик	0.93627	0.160411	0.287131
Большой тушканчик	0.93627	0.160411	0.287131
Тарбаганчик	0.80789	0.354839	0.409405
Толстохвостый тушканчик	0.73554	0.464547	0.425575
Емуранчик	0.93627	0.160411	0.287131
Мохноногий тушканчик	0.80789	0.354839	0.409405
Степная мышовка	0.81767	0.476147	-0.232169
Гигантский слепыш	0.06606	0.090948	0.979602
Краснохвостая песчанка	0.467797	0.765308	0.430733
Тамарисковая песчанка	0.95655	0.056731	0.224763
Полуденная песчанка	0.93979	0.238436	0.202331
Обыкновенный хомяк	0.73554	0.464547	0.425575
Серый хомячок	0.96504	0.224985	0.000760
Хомячок Эверсмanna	0.86082	0.441392	0.086456
Слепушонка обыкновенная	0.85999	0.477030	0.158948
Водяная полёвка	0.74338	0.390527	0.370265
Обыкновенная полёвка	0.85456	0.437923	-0.026922
Общественная полёвка	0.72533	0.616521	0.037059
Полёвка экономка	0.08848	0.943869	0.186468
Европейская рыжая полёвка	0.41608	0.839447	0.106015
Домовая мышь	0.97769	0.106306	0.000566
Малая лесная мышь	0.85999	0.477030	0.158948
Желтогорлая мышь	0.21943	0.922231	0.300801
Мышь малютка	0.17364	0.921275	-0.122389

Таблица 294. Оценка роли различных признаков в факторах, определяющих видовое богатство блох на хозяевах

№ признака	Значение признака	I фактор	II фактор	III фактор
1	Образ жизни	0.81905	1.84486	0.010623
2	Размер тела	-0.13969	-0.43138	1.973720
3	Часть ареала	-1.03483	0.28745	-0.247336
4	Нестабильность численности	-0.79798	-0.22086	-0.736928
5	Снижение активности зимой	-0.40734	-0.43697	-0.499922
6	Обилие вида	1.56079	-1.04310	-0.500157

Таким образом, I фактор показывает, что наибольшее богатство видов блох имеет место у многочисленных зверьков в центре ареала.

II фактор в основном определяется образом жизни (видовое богатство выше у колониальных видов) в сочетании с обилием – видов блох больше у колониальных видов, многочисленных в данной местности. III фактор – это главным образом особенности животного, связанные с размером тела: чем крупнее животное, тем больше на нём видов блох.

На рис. 224 представлены виды в пространстве трёх факторов, определяющих видовое богатство. Рассматривая рисунок, прежде всего отметим, что отстоящие от общей массы 2 точки вверху (гигантский слепыш и пищуха), а также справа (русак) и в некотором отдалении сурок (точка слева вверху) действительно представляют собой сильно отличающиеся от остальных виды, возможно в наименьшей степени подчиняющиеся общим закономерностям в отношении связей с паразитами.

Остальные виды могут быть объединены в 3 группы:

1) слева – это очень мелкие хозяева или находящиеся на краю ареала (полёвка-экономка, мышь-малютка, жёлтогорлая мышь, европейская рыжая полёвка, малая белозубка, крас-

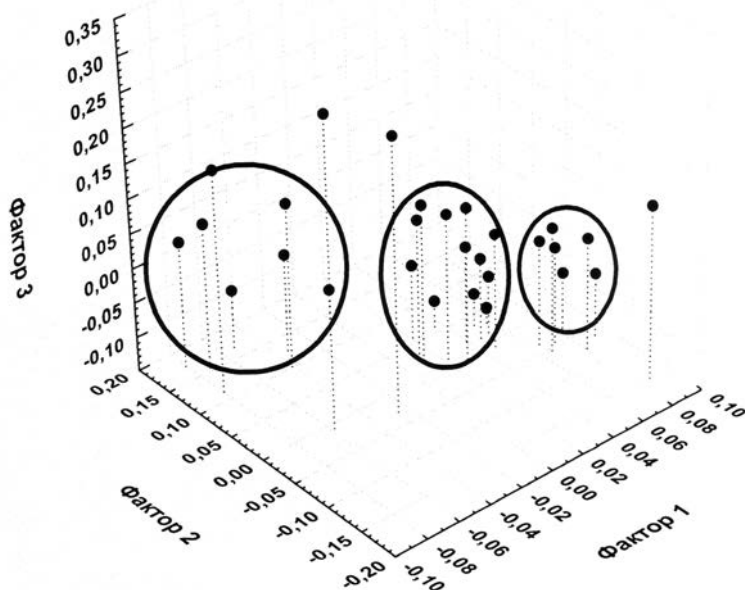


Рис. 224. Результаты факторного анализа видового состава блох млекопитающих на разных хозяевах в Западно-Казахстанской области

нохвостая песчанка); 2) в середине находится компактная группа видов от самых мелких (землеройки, степная мышовка, общественная полёвка, толстохвостый тушканчик, обыкновенный хомяк, водяная полёвка, тарбаганчик, мохноногий тушканчик). Это достаточно многочисленная группа, находящаяся в основной части своего ареала, большей частью не колониальные на изучаемой территории;

3) многочисленные и фоновые виды, многие из них зимоспящие, почти все довольно крупные.

Среднее видовое богатство блох в 1 группе мало и составляет 4,7 видов, во 2-й – 12 и в 3-й максимально – 22,5.

Итак, видовое богатство блох в рассматриваемой группе млекопитающих выше всего у многочисленных, со стабильной численностью, находящихся в центре ареала животных. Несколько слабее, но видовое богатство также возрастает у хозяев с колониальным образом жизни и более крупными размерами тела.

У сусликов выявлено 17.7% специализированных видов блох, у тушканчикообразных (включая мышовку) специализированных видов 30%, а среди блох песчанок – 20.5%; у мышевидных грызунов (хомяков и хомячков, мышей, крыс и полёвок) блохи, приуроченные к мелким мышевидным грызунам, составляют в среднем около половины. У всех грызунов доля видов блох с чуждых хозяев отражает территориальные контакты и совместное использование убежищ. На зверьках встречаются чаще блохи наиболее многочисленных в данной местности хозяев.

Таким образом, максимальная доля специализированных видов наблюдается у блох мелких грызунов и хищных млекопитающих; у последних остальное составляют блохи их жертв; у тех хищников, которые проникают внутрь нор, процент блох жертвы выше, чем у других, охотящихся обычно на поверхности земли. Доля специализированных видов блох велика и у мелких мышевидных грызунов (около половины, больше – у мышей, меньше – у полёвок и ещё меньше – у хомяковых); у млекопитающих средней величины – сусликов, песчанок, тушканчиков – доля специализированных видов среди блох меньше, составляет 20–27%; ещё более низкая низкая доля специализированных видов блох (10%) выявлена и у редких здесь землероек – бурозубок, белозубок и пегого поторака. Мы предполагаем, что численность хозяина и окружающих видов млекопитающих сильно влияют как на видовое богатство блох на зверьке, так и долю специализированных видов блох на нём.

4.2.1.3. Круг хозяев основных видов блох млекопитающих

Вслед за Котти (2004) мы разделили все виды блох на 4 группы: 1) моноксенные виды (по 1–2 вида хозяина), 2) олигоксенные (по 3–6 видов хозяев), 3) плейоксенные – имеющие по 7–14 видов хозяев) и 4) поликсенные (по 15 и более видов хозяев. Если применить к ним терминологию тех, кто изучает сообщества «хищник – жертва», то первые две группы блох – это виды-специалисты, а последняя – виды-генералисты. Первая группа оказалась сравнительно небольшой. На Кавказе (Котти, 2004) они составили 32.3% блох млекопитающих, в нашем случае почти столько же – 30%. Олигоксенных видов оказалось в нашем случае почти вдвое меньше: 37.8% и 18.57% соответственно. Напротив, плейоксенных видов блох на изучаемой нами территории оказалось больше (32.86%) против 18.1% на Кавказе, как и поликсенных (18.57 против 11.8% соответственно). По всей вероятности, большая доля олигоксенных видов на Кавказе объясняется тем, что там в фауне млекопитающих редкие виды составляют большую долю.

Моноксенные виды характерны для таких хозяев, популяции которых в районе работ разрезаны или находятся у границ своих ареалов (байбак, серая крыса, три вида летучих мышей, гигантский слепыш, степная мышовка). Олигоксенные виды более обычны, к ним относятся блохи хищных (*Ech. popovi*, *Ch. trichosa*, *P. flabellum*), мелких грызунов (*P. bidentata*). Олигоксенные виды в этих условиях иногда встречаются не на своих характерных, а на близких видах хозяев. Например, единичные экземпляры блох землероек *P.*

soricis отмечены на обыкновенной полёвке, а блохи барсука *P. flabellum* – на лисице, блоха тушканчиков *F. macrophthalma* – на полуденной песчанке.

Олигоксенными становятся виды блох вдали от центров своих ареалов, где они плейсто- или поликсенны – пришедшие с севера (*Hy talpae*, *D. birulai*, *P. bidentata*) или с юга (*E. oschanini*, *Ct. dolichus*).

Плейоксенные виды – это многочисленные или обычные виды блох с массовых и обычных видов хозяев – песчанок (*C. lammelifera*), тушканчиков (*M. lenis*, *O. kasakiensis*), сусликов (*F. semura*, *C. pollex*, *C. breviatus*), хомячков (*A. schelkovnikovi*, *A. prima*) или мышей (*L. segnis*). Сюда входят блохи песчанок на северной границе ареала хозяев (*X. magdalinae*, *X. skrjabini*), или на краю ареалов блох (*A. kalabuchovi*).

Поликсенные виды – это массовые виды блох с многочисленных видов и групп животных – домовых мыши (*N. mokrzecky*), обыкновенной полёвки (*A. rossica*) песчанок (*X. conformis*), сусликов (*C. tesquorum*, *O. ilovaiskii*), тушканчиков (*O. volgensis*, *M. hebes*, *M. tuschkan*), хищных (*Pulex irritans*).

Итак, видовое богатство блох достигает 37 (у полуденной песчанки) и определяется главным образом четырьмя факторами: это обилие вида хозяина, часть его ареала и, в меньшей степени, образ жизни и размеры тела хозяина. Видовое богатство блох выше у многочисленных видов хозяев в центральной части ареала, ведущих колониальную образ жизни.

4.2.1.4. Краткая характеристика видов блох

При составлении характеристик видов использовали литературные данные, особенно – Иоффе с соавт., 1965; Милунова с соавт., 1964; «Млекопитающие Казахстана» (1977–1978), Н. С. Майканов с соавт (2009; 2014) и др., диссертационные работы Г. А. Медзыховского (1993), М. А. Самурова (1985), а также архивные материалы УПЧС. Для сравнения использовали данные по Туркмении (Зайцеобразные... 2005) и др. работы. Нумерация видов блох ведётся согласно табл. 284.

Сем. Pulicidae

1. *Pulex irritans* L. – широко распространённый поликсенный вид, паразит человека, домашних животных и диких хищных. В районе работ возле населённых пунктов могут быть многочисленны на мелких грызунах. Иногда многочисленны в необитаемых землянках в степи. Эти блохи находят оптимальные условия размножения в лисьих и волчьих норах. Там они весной преобладают, также как и осенью в шерсти хорей, составляя и там, и здесь по 93–98% всех блох. По данным А. К. Гражданова (2000) за 1963–1968 гг. этот вид блохи встречался тогда в 4 из 12 районов области; 93% от 294710 собранных блох были собраны с зайцев-русаков, с хищных млекопитающих и из их нор (табл. 295).

Из табл. 295 видно, что, по этим данным, обильнее всего эта блоха на барсуках, хотя там нередки и другие виды. Многочисленны эти блохи также в норах лисиц. На более крупных псовых хищниках индексы обилия *Pulex irritans* выше, чем на мелких кунных. На псовых и в их норах этот вид резко доминирует над другими видами блох, как и на степном хоре. По данным Н. С. Майканова с соавт. (2014), с 1 волка снято 110 экз. блох (из них 75% – *P. irritans*), с 4 лисиц снято 528 блох (97% – *P. irritans*). Часто встречается в жилищах человека, особенно в Зауралье. ИО этих блох в жилищах человека в Нарымском и Каратобинском районах составил 128 при 50–60% заражённых объектов и около 60% заражённых этими блохами населённых пунктов (рис. 253).

С 2213 экз. насекомоядных снято 2 экз. этой блохи (ИО= 0.0009). На грызунах ИО составляет 0.0002 (с 233882 экз. хозяев), в их норах – 0.00034 (осмотрено 380345 нор); *Pulex irritans* не найден в гнёздах грызунов (исследовано 540 гнёзд), не обнаружен при осмотре 352 домашних кошек и собак, также как и 286 экз. птиц и 55 их гнёзд. В период работ при обследовании 1824 жилищ человека найдено 137 экз. блох данного вида (0.075 блох на 1 дом). В пустынях встречается в норах жёлтого суслика, выделена особая форма

Таблица 295. Встречаемость *Pulex irritans* на средних и крупных млекопитающих Западно-Казахстанской области (1963–1968 гг.)

Объект	Число объектов (зверей или нор)	Собрано экз. блох всех видов	Из них <i>Pulex irritans</i>		
			Абсолютное число	Индекс обилия	Индекс доминирования на данном виде хозяина, %
Заяц русак	128	1215	1182	9.49	97.2
Корсак	6	164	152	27.33	92.6
Лисица обыкновенная	35	1138	1071	32.51	94.1
Хорь степной	295	3737	2229	12.67	59.6
Ласка	34	43	2	1,26	4,6
Горностай	15	19	1	1.27	5.2
Барсук	7	1000	569	142.86	56.9
Норы лисицы обыкновенной	12	773	771	64.42	99.7
Норы других хищных зверей	3	6	6	2.0	100

P. irritans fulvus – мелкие и бледно окрашенные. Эта форма встречается также в глубоких норах хищников.

По данным С. А. Колпаковой с соавт. (1957), для развития яиц этого вида благоприятна температура 20–27 °С и относительная влажность воздуха 70–90%. В Западно-Казахстанской области массовый выход имаго из коконов, по наблюдениям в лисьих норах, происходит в мае (39.8%), в июне (58.3%) и июле (27.2%). Осенью возникает новый подъём встречаемости беременных самок до 85%. При температуре 7–10 °С эти блохи без пищи живут более 100 дней. После кровососания самка откладывает 1–8 яиц. Яйца развиваются 2–14 дней, личинка – от 5–6 до 20 и более дней. Период развития в коконе составляет от 6–7 до 20 дней.

2. *E. oschanini* Wagn. – олигоксен, блоха шерсти большой песчанки, может встречаться и на других видах песчанок, и на мелких хищниках. Осенью и зимой встречаются только преимаго, а весной и летом – также и взрослые особи. В Западном Казахстане – второстепенный вид большой песчанки, его обилие не превышает 0.05. Максимальное обилие имаго наблюдается в марте, минимум – в октябре (Куницкий, Гаузенштейн, 1963а).

3. *Echidnophaga popovi* Ioff et Arg. – олигоксенный вид, встречается преимущественно на различных видах хищных млекопитающих, чаще в норах лис, барсуков. Встречается в норах жёлтого суслика, степного хоря. Редка, малочисленна.

4. *E. gallinacea* West. – моноксенный в изучаемой местности вид, блоха ежей, домашних птиц и животных. Обнаружена на собаках в соседней Саратовской области (Нечаева, Кудинов, 2008).

5. *Ctenocephalides canis* Curt. – плейоксенный космополитический паразит домашней собаки. В области чаще встречается в крупных населённых пунктах на севере области. На волке ИО=12, ИД= 11%, на лисицах меньше – соответственно 5 и 0.3%. На собаках бывает до сотни особей при ИД=95% (Майканов с соавт., 2014). Менее многочислен, чем кошачья блоха, нередко встречается на лисицах, шакалах. Более обычен на севере области. Песков и сухих районов глинистой полупустыни избегает. В пустынях и полупустынях на собаках этот вид иногда замещается на *P. irritans*.

6. *Ct. felis* Bouche – плейоксенный космополитический вид, блоха домашней кошки. ИО блох на ней составляет 10–30, до 100 экз., ИД=99%. Встречается также на лисицах, собаках, хорях, в гнёздах сусликов, а также на домовых мышах и домашнем скоте. Преимущественно наблюдается в городах и сёлах, в жилищах человека более обычна, чем *Ct. canis*.

7. *Ct. caprae* Ioff. – моноксенный вид, паразит домашних коз. Известен в Азербайджане, Турции. В 2006 г. был впервые обнаружен в значительном числе в посёлках в Зауральной части области, в пойме р. Урал (Акжайкский р-н), где в этот период составлял в жильё 65%, а в надворных постройках 94.6% от всех пойманных блох. Тогда на 100 кв. м пола кошары на клеевые листы было поймано 130 имаго (Танитовский с соавт, 2007; Майканов с соавт., 2014). На севере области не обнаружена. Активность имаго с середины лета до сентября.

8. *X. magdalinae* Ioff. – блоха слепушонки, плейоксенный немногочисленный вид. ИО около 0.01. Единично встречена на сусликах и в их норах, на хомячке Эверсмманна и на песчанках.

9. *Xenopsylla conformis* Wagn., скорее всего, в Западно-Казахстанской области обитает подвид *X. c. conformis* – поликсенный паразит шерсти, прежде всего, полуденной песчанки. В Волго-Уральских песках его численность растёт с севера к югу (Колпакова, 1944). Здесь проходит северная граница ареала вида. Она едва заходит за 48° с. ш.; на северо-западе Волго-Уральских песков, в песках Бийрюки и севернее не встречается, несмотря на наличие хозяев. Осенью и зимой в этих местах не размножается. По-видимому, это связано с высоким стоянием грунтовых вод. Нет её также по берегам каналов, куда заходит вслед за тамарисковой песчанкой *N. laeviceps* (Самуров, 1985). Из малых песчанок в Волго-Уральских песках чаще приурочена к полуденной песчанке, т.к. она выбирает более прогреваемые и сухие места для устройства нор (склоны бугров, кочковатые пески, южные и юго-западные подножья барханов). Пик размножения на полуденных песчанках наблюдается в апреле и июле – августе, на тамарисковых – в апреле – августе. В гнёздах максимальная численность 3.5 на 1 гнездо зимой, затем идёт спад до 0 в августе. В ходах и устьях нор пик численности наблюдается в марте – апреле (6.0) и в октябре – ноябре (5.0), затем следует спад. Откладка яиц происходит от начала апреля до середины октября, максимум – в июле – августе. В Волго-Уральских песках эта блоха откладывает в природе 5.2–9.9, а в лаборатории – 2.8–4.8 яиц в сутки. Численность блох на малых песчанках в Волго-Уральских песках составляет до 0.5 при ИД=3%, возрастает после пиков численности хозяев. Запас блох этого вида на территории центра Волго-Уральских песков составляет в благоприятные годы до 500–800 экз./га (Самуров, 1985).

На краснохвостой песчанке эти блохи отмечены в Азербайджане (Бакеев с соавт., 1957); зимой они не размножаются, располагаются по ходам нор, мало подвижны, у них огромное жировое тело. Выплод молодых и гибель имаго замедлены. Размножение наиболее активно протекает летом. Сухолюбивы, плохо себя чувствуют во влажные годы и во влажных местах. Так, в Азербайджане во влажных предгорьях численность этих блох значительно ниже, чем в сухих путынных ландшафтах. На севере Волго-Уральских песков (Западно-Казахстанская область) в гнёздах песчанок занимает первое место.

10. *X. skrjabini* Ioff. – плейоксенный, широко распространённый вдоль 45 параллели, в Западном Казахстане наиболее многочисленный паразит большой песчанки. Средний индекс обилия этой блохи там составляет 10–12 особей на 1 зверька, до 100. ИД=90%. В последние годы численность этой блохи резко снизилась (Майканов с соавт., 2014). Паразитирует также на других песчанках, мышевидных грызунах. Активность круглогодичная. Чаще встречается к северу, реже – к югу от 45° с.ш. Есть сборы с обоих берегов Эмбы, Приаралья. В. С. Петров с соавт. (1963) относит её к видам южно-аравийского происхождения; приурочена к северным пустыням от р. Урал до Монголии. В Западно-Казахстанской области проходит северо-западная граница ареала этого вида. Блоха активно расселяется к северо-западу в соответствии с расселением большой песчанки.

11. *Spilopsyllus cuniculi* (Dale). – моноксен, блоха кролика. Обнаружена на собаках в соседней Саратовской области (Нечаева, Кудинов, 2008).

Сем. Coptosyllidae

12. *Coptosylla lamellifer dubinini* Ioff – плейоксенный вид, осенне-зимние паразиты песчанок и других грызунов. Наиболее обычны в норах и гнёздах песчанок в Волго-Уральских песках. Осенью велика численность имаго, они активно питаются и размножаются. На колониях больших песчанок более 80% имаго этих блох распределяются в поверхностных ходах нор и в кормовых камерах. Зимой и весной имаго встречаются единично в шерсти и гнёздах. Молодые появляются весной. Летом существуют в виде личинок и коконов (Куницкий, Гаузенштейн, 1963а). Встречается также на хомячках, тушканчиках и др. зверьках. Обилие на малых песчанках около 0.5 (Майканов с соавт., 2014).

Сем. Vermipsyllidae

13. *Ch. trichosa* Koh. – олигоксенный широко распространённый паразит барсука *Meles meles*. Немногочисленный вид.

14. *Chaetopsylla globiceps* Tash. – плейоксенный паразит диких собачьих и кошачьих, чаще всего встречается на лисицах. Известен из Европы, Кавказа, Устюрта, Северного Приаралья и др. мест. В области известны сборы с волков (ИО=4, ИД=3.6%), лисиц (1 и 0.6%), корсаков, хорей и других животных (Майканов с соавт., 2014). Встречается в пойме р. Урал чаще, чем *Ch. trichosa*. В целом многочисленнее, чем предыдущий вид.

15. *Ch. korobkovi* Tifl. et Kolpakova – моноксенный паразит лисиц. Южный вид, обычно встречается на Мангышлаке, в Туркмении, Азербайджане, Узбекистане. Единственный в области экземпляр снят в 2008 г. с лисицы, сбитой машиной на автостраде Уральск–Атырау.

16. *Paraceras flabellum* Wagn. – олигоксенный вид, паразит барсуков из восточных районов Евразии (Западная Сибирь, Приморье, Тянь-Шань), в Казахстане известен из Кустанайской и Восточно-Казахстанской областей. В Западно-Казахстанской области впервые обнаружен в 2001 г. на лисицах, волках, единичен на востоке, встречается в норах барсуков и тамарисковых песчанок из песков Тайсуган (Поляков с соавт., 1977), обилие 0.2–2. Единично встречался и на лисицах Правобережья р. Урал (Кдырсихова с соавт., 2002; Майканов с соавт., 2014).

17. *P. melis* Curt. – западный монооксенный вид, паразит барсуков. Находили его и на лисицах.

18. *Oropsylla silantiewi* Wagn. – В районе работ моноксен, паразит различных видов сурков. Распространен от Дона до Тихого океана. В Западно-Казахстанской области редок, отмечен в двух районах севера области (Теректинский, Зелёновский), где ещё сохранились сурки.

19. *O. ilovaikii* Wagn. et Ioff – поликсенный широко распространённый вид, паразит крупных сусликов, встречается от Херсона до Алтая. Обычен в Западно-Казахстанской области. Основной паразит жёлтого суслика в Волго-Уральских песках (ИД=87.68%, ИО=0.19 (401 экз. в 1950–1984 гг.), в более поздние годы на жёлтом суслике ИО= 3–5 при ИД=97%. Сопутствующий вид на степном хоре.

20. *Nosopsyllus mokrzeckyi* Wagn. – поликсенный широко распространённый вид, основной хозяин – домовая мышь, встречается также на многих других грызунах. На домовой мыши по 301 зв. за 1950–1984 гг. доминирует в Волго-Уральских песках при ИО= 0.06, ИД= 55.88%. На сером хомячке в тех же условиях занимает среди блох шерсти второе место (ИО=0.54, ИД= 35.49%), доминант в ходах нор (ИО= 3.16, ИД=93.37%, 58 нор). На обыкновенной полёвке встречается на севере и юге области, занимает 2-е место по обилию при ИО=0.17 и ИД=31.03% а также 2-е место среди блох малой лесной мыши на севере области (ИД=28%) и среди блох общественной полёвки в Зауралье (ИО=0.31, ИД= 27.87%). По данным Л. И. Шапошниковой (2006), блохи прикаспийской популяции и таковой из Волго-Уральского междуречья заметно отличаются друг от друга по морфологическим признакам и экологии. Продолжительность жизни во второй популяции составляет 1.1 (у самцов) и 1.4 (у самок) месяцев, что значительно больше, чем в прикаспийской популяции. В Волго-Уральской популяции плодовитость и смертность блох выше, а способность к блокообразованию (при трансмиссии возбудителя чумы) меньше, чем у особей из прикаспийской популяции.

21. *N. consimilis* Wagn. – плейоксенный немногочисленный вид, в Западно-Казахстанской области немногочисленна, встречается на севере области, преимущественно в пойме р. Урал. Паразит лесных грызунов, водяной полёвки, обыкновенного хомяка. Как редкий вид встречается на хорях и обыкновенной бурозубке, малом суслике и в его гнёздах, а также на песчанках, степной пеструшке, обыкновенной полёвке, домовый мыши в центре Волго-Уральских песков. Обилие на полёвках в среднем 0.06, ИД=10%.

22. *N. fuscatus* Bosc. – моноксен, паразит серой крысы, чаще встречается в Европе и др. странах. В Западно-Казахстанской области единична, поймано 3 экз. в г. Уральске в 50-х гг. XX в. (Милунова с соавт., 1964).

23. *N. laeviceps* Wagn. – поликсенный вид, паразит малых песчанок. Повсеместно распространена в песчаной части Западно-Казахстанской и соседних областей. ИО=4–5 при ИД=95%. Наиболее мезофильный вид из блох песчанок, сильнее всего связана с тамарисковой песчанкой. В её гнёздах *N. laeviceps* находит оптимальные условия для обитания. Зимой в зимовочных гнёздах на глубине около 210 см поддерживается температура +2+10 °С и влажность воздуха 80–100%. Активна круглый год. На этом хозяине в центре Волго-Уральских песков в 1969–1978 гг. пики численности наблюдались в марте – апреле (индекс обилия 4.6–5) и в октябре – ноябре (ИО=2.1–2.5), а на полуденной песчанке – только в марте – апреле (ИО=1.3–1.8). В гнёздах пик численности наблюдался в январе – марте (ИО=6–10 экз./гнездо), новый подъём численности возникал в ноябре – декабре (ИО=3.7–5 на 1 гн.). Численность в ходах в апреле составляла до 0.6, в устьях нор – 0.1 (Самуров, 1985).

Спариваются блохи после питания, через 4 суток при температуре 19 °С и через 6 – при 7 °С начинают откладывать яйца. Самки в возрасте 6–16 суток при 18–19 °С откладывают по 1–2 яйца в сутки. Самки, многократно клавшие яйца, откладывают по 2–4 яйца. При 8.5 °С откладывают 2 яйца, а при 29 °С – 5 яиц. Развитие яиц занимает 2–24 дня в зависимости от температуры (данные результаты получены при 15–30 °С и 60–100% влажности воздуха). Развитие личинки занимает 3–68 дней, кокона – 5–159 дней. Полный цикл развития занимает 17–193 дня. Средняя скорость развития от яйца до имаго составляет при 30° – 22 дня, при 15° – 127 дней. Верхний предел температуры развития – 33 °С. Гибель составляет 58% яиц при 15 °С и 95–100% влажности. При 30% влажности воздуха гибло 72% личинок и 80% коконов (Куницкий, Гаузенштейн, 1963б). Для развития этих блох оптимальна температура 15–25° и влажность 75–85%. Личинки появляются в массе весной, а жаркое и сухое лето проводят в фазе кокона. В Азербайджане вид не имеет имагинальной диапаузы, поэтому там у него короткий период развития. Там вид паразитирует главным образом на краснохвостой песчанке. В Прибалхашье основной хозяин – тамарисковая песчанка, на ней блоха паразитирует и летом, и зимой, тогда как на большой песчанке – главным образом в холодное время года. За год здесь выводится несколько поколений блох (Куницкий, Гаузенштейн, 1963б). В Западно-Казахстанской области (пески) пик размножения приходится на май, июль и октябрь. В размножении участвует 35–40% самок, а яйцепродукция здесь составляет 1.8–3.7 яиц в сутки, что меньше, чем у *Xenopsylla conformis*. После питания на тамарисковой песчанке яйцепродукция у *N. laeviceps* составляет 3.5 ± 0.2 , что больше, чем на полуденной песчанке: 2.6 ± 0.3 (Самуров, 1985). Обычна также на полуденной песчанке. В небольшом числе встречена и на больших песчанках, а также на множестве других хозяев. Обитает везде, где есть песчанки. В районе работ обитает номинальный подвид *N. l. laeviceps*.

24. *Gerbillophilus aralis* – обычно паразит тамарисковых песчанок в южных частях их ареала, в речных долинах Средней Азии. На изучаемой территории отмечается единично. Указана Н. С. Майкановым с соавт. (2009) для Уила.

25. *Nosopsyllus fidus* I. et R. – паразит домовый мыши, в данном участке ареала моноксенный и очень редкий вид. Основная часть его ареала лежит значительно южнее. В Западно-Казахстанской обл. снят с лисицы в пойме Уильском ЛЭР (Майканов с соавт., 2009).

26. *Citellophilus tesquorum transvolgensis* Ioff – поликсенный повсеместно распространённый и многочисленный вид малого и других сусликов. Блоха шерсти. Длина прыжка

составляет 9.2, до 14 см. Голодать может в течение 267 дней (Тифлов, Иофф, 1932). Летом блохи активно размножаются: блохи с яйцами составляют 23–28% самок в гнёздах и 8% – в ходах нор (Новокрещёнова, 1960). В пределах Волго-Уральского междуречья этот вид составляет максимальную долю в населении гнезда малого суслика на северной окраине Волго-Уральских песков (стационар Мухор, Тихомирова с соавт., 1935). В феврале здесь этих блох в гнёздах суслика в 2 раза больше, чем *Neopsylla setosa*, и в 20 раз больше, чем летом. Имаго встречаются в гнёздах круглый год. В итоге круглогодичных наблюдений в Ростовской области установлено, что сезонные пики численности этого вида имеют место в феврале, мае (максимум) и в сентябре, а минимум – в ноябре (Поляк, Туманский, 1932). При наблюдениях за весенне-летний период в Калмыкии пик численности отмечен в апреле (76.5 экз./гн.), а минимум – в июле, когда на 1 гнездо приходится 23.3 экз. блох (Флегонтова, 1937); в Астраханской области пик наблюдался позже – с конца мая, а минимум тоже позже, в августе. В мае массовый выплод имаго этих блох наблюдается в бывших зимовочных норах (Ширанович, Морозова, 1955). В центре Волго – Уральских песков (стац. Новый Уштаган) пик был отмечен в октябре – ноябре, а в декабре – январе этих блох в гнёздах не было (Флегонтова, 1937). Отметим, что для этой блохи центр Волго-Уральских песков – южный пессимум ареала. Эти блохи предпочитают нижние части склонов в случае волнистого рельефа, поскольку там держится постоянная влажность почвы в 6–10% (Кадацкая, 1961). На северо-восточной окраине Волго-Уральских песков (стац. Байгазы) и возле пос. Калмыково блоха *Citellophilus tesquorum* предпочитает влажность почвы в гнезде 6.1–10% и глубину гнезда до 50 см, в отличие от *Neopsylla setosa*, которая избирает ту же влажность, но гораздо большую глубину гнезда (171–200 см в глинистых грунтах), см. главу о консорциях данной монографии. Широко распространённый и многочисленный вид по всей области. На малом суслике в период сезонного максимума (июнь) типичный ИО=1.5–2 при ИД=80%.

27. *Ceratophyllus trispinus* Wagn. et Joff – паразит жёлтого суслика, обычен в более южных частях ареала хозяина; в местах работы моноксенный малочисленный вид.

28. *Amalaraeus penicilliger* (Grube) – плейоксенный паразит лесных грызунов, главным образом рыжих полёвок. В Западно-Казахстанской области немногочислен, более обычен в северной части поймы р. Урал. Эту блоху снимали также с обыкновенных хомяков, малой лесной мыши, бурозубок, малого суслика и др. В последние годы (10-е гг. XXI в.) численность вида снижается.

29. *Megabothris (M.) walkeri* Roths. – здесь олигоксенный вид, паразит водяной полёвки и других грызунов влажных местообитаний. В Западно-Казахстанской области малочисленна, иногда встречается в северной части поймы р. Урал и в Зауралье на обыкновенном хомяке, серой крысе, бурозубках, степной пеструшке, водяной, обыкновенной и европейской рыжей полёвках. На водяной полёвке обилие около 0.04. В последние годы численность этого вида также снижается.

30. *M. (M.) turbidus* Roths. – плейоксенный вид, паразит лесных полёвок и мышей. В Западно-Казахстанской области малочислен, обитает в северной части поймы р. Урал. В 1995 г. отмечена на 4 видах мелких грызунов: обыкновенной и европейской рыжей полёвках (ИД соответственно 12.82 и 44.44%), а также на домовый и малой лесной мышах (ИД соответственно 3.03 и 15.25%). На водяной полёвке ИО=1.4, на рыжей полёвке и малой лесной мыши = по 0.04 при ИД=17–42%. Позже обилие этих блох снизилось.

31. *Ceratophyllus stix* Rotsch. – моноксенный паразит береговой ласточки. Встречается единично в норах грызунов. Обычен в глинистой полупустыне и песках в Европе и на б.ч. Казахстана. В Западно-Казахстанской области отмечен в Чапаевском и Джангалинском районах.

32. *Frontopsylla semura* Wagn. et Ioff – поликсен, западный вид, паразит мелких сусликов. Наиболее многочисленна в холодное время года (до мая). В Западно-Казахстанской области распространена повсеместно, но немногочисленна. Ранней весной ИО=0.6 при ИД=15%. В гнёздах степной пеструшки в Волго-Уральских песках отмечена с ИО=3.0 и ИД=32.81% (7 гнёзд, 1950–1984 гг.).

33. *F. frontalis alatau* Fed. – плейоксенный немногочисленный широкораспространённый вид, встречается чаще на юге района работ, в песках в норах каменок, а также изредка – в норах и гнёздах сусликов, тушканчиков, обитающих по соседству. ИО на каменках плясуньях около 2.7, ИД=69%, с птиц до 54, из нор – около 200 экз.

34. *F. macrophthalma* Ioff. – олигоксенный редко встречающийся паразит тушканчиков, песчанок и др. грызунов в песках. Отмечен в Северном Приаралье, Прибалхашье, Туркмении. В области обнаружена на малом тушканчике.

35. *F. elata* J. et R. моноксенный очень редкий в месте работы вид. Паразит полёвок и других мышевидных. Блох снимали с малой лесной мыши в Чингирлауском и с малого суслика в Срымском и Жаныбекском районах (Майканов с соавт., 2014).

36. *Ophthaltompsylla volgensis* Wagn. et Ioff – поликсенный вид, западная форма, встречается в песках от Волги до Тургая. В Западно-Казахстанской области немногочислен, встречается везде, но чаще в полупустыне, отмечен и в Волго-Уральских песках. Здесь обитает номинальный западный подвид *O. v. volgensis*. Зимний паразит гнёзд тушканчиков. Доминант на емуранчике в Зауралье.

37. *O. kasakiensis* Ioff – плейоксенный вид, паразит шерсти тушканчиков, в Западном Казахстане главным образом, мохноногого в Волго-Уральских песках. Эта блоха встречается реже, чем предыдущий вид. На 107 зв. за 1950–1984 гг. в Волго-Уральских песках наблюдался ИО=0.23, ИД=65.38%, а на малом тушканчике ИО=5.53, ИД=94.32% (15 зверьков). Отмечен как преобладающий вид в гнезде тарбаганчика в тех же условиях (ИО=21, ИД=61.74%, архив УПЧС 1950–1984 гг.). Позже обилие этой блохи снизилось до 0.01 (Майканов с соавт., 2014).

38. *Mesopsylla hebes* I. et R. – поликсенный широко распространённый вид, в Западном Казахстане паразит крупных тушканчиков, главным образом, большого. Распространён от Крыма до Монголии. Занимал второе место в населении блох гнезда тарбаганчика в 1950 г. в Волго-Уральских песках (ИО=8, ИД= 25.81%).

39. *M. lenis* I. et R. – плейоксенный вид, паразит тушканчиков, преимущественно малого. Распространён от Нижнего Поволжья до Китая. В Западно-Казахстанской области чаще встречается в южной части, в песчаных районах. Блоха малочисленна и редка. В Туркмении – специфический паразит малого тушканчика.

40. *M. tuschkan* Wagn. et Ioff – поликсенный немногочисленный вид, паразит тушканчиков, преимущественно мелких. Иногда считают подвидом *M. eucta*. Встречается от Закавказья до Центрального Казахстана. Малочислен, хотя встречается чаще и имеет более широкий круг хозяев, чем предыдущий вид. В Волго-Уральских песках на малом тушканчике его обилие составляет 0.33, ИД=5.68%. В Туркмении это один из трёх специфических паразитов тарбаганчика.

41. *M. eucta* Wagn. et Ioff – моноксенный вид тушканчиков, главным образом мелких, близкий к *M. tuschkan*. Часто их объединяют в один вид. Единично отмечался в Зауралье (Поляков с соавт., 1977; Майканов с соавт., 2009)

42. *Leptopsylla (L.) segnis* Schön – плейоксенный, в Западном Казахстане широко распространённый, хотя и малочисленный, паразит домовых мышей (ИО=0.03, ИД=9%). Известен в Казахстане из Гурьевской, Карагандинской, Акмолинской, Актюбинской, Кустанайской областей, Устюрта. Нередка в населённых пунктах.

43. *L. taschenbergi* Wagn. – плейоксен, паразит лесных мышей рода *Sylvaemus* и других мелких лесных зверьков от Крыма до Гиссарского хребта. В Западно-Казахстанской области известны только единичные находки. На юге области в 1963–1973 гг. встречается на тамарисковых и полуденных песчанках, обыкновенной полёвке. На севере области в пойме р. Урал в 1995 г. встречена на малой лесной и домовых мышах (ИД= 28.81 и 6.06% соответственно). На европейской рыжей полёвке составляет 73% сборов при ИО= 0.05.

44. *Peromyscopsylla bidentata* Kol. – олигоксен, паразит лесных полёвок и других мелких лесных грызунов. В Западно-Казахстанской области редка и малочисленна, хотя и более обычна, чем предыдущий вид. Встречается осенью в северной части поймы р. Урал.

В 1995 г. она была отмечена там на обыкновенной (ИД =2.56%) и европейской рыжей (ИД= 2.22%) полёвках, в последующие годы средний ИО составил 0.03 при ИД=3%.

45. *Leptopsylla sicistae* Tifl. et Kolp. – моноксен, очень редкий вид, паразитирует на мышовках, встречался и на хомячках Эверсмана.

46. *Amphipsylla rossica* Wagn. – поликсенный, широко распространённый в Западно-Казахстанской области вид, но численность его не очень высока. Паразит обыкновенной полёвки, часто встречается на других грызунах, хищниках и в их жилищах. Один из двух видов блох, доминирующих на степной пеструшке в Западно-Казахстанской области в годы подъёмов её численности в глинистой полупустыне. Блохи шерсти, имеют два сезонных пика численности: в феврале-марте до июня, далее следует спад и менее высокий подъём в сентябре – октябре (Белкина, Корчевская, 1957). На полёвках сходное обилие: на обыкновенной за 1973–1985 и 1995 гг. ИО=0.42, ИД=28.57 (в начале XXI в. ИО=0.3 при ИД=60%); на общественной полёвке за 2003–2007 гг. в Зауралье ИО=0.47, ИД=27.87. Максимальное обилие на обыкновенной полёвке отмечено в марте-апреле (ИО=2.6–4.6). Наибольшая заражённость полёвок этими блохами отмечается с января по июнь.

47. *A. prima* Wagn. – плейоксенный, здесь малочисленный вид, встречается главным образом в песках на степной пеструшке и сером хомячке. Один из двух видов-доминантов на степной пеструшке в песках в годы подъёмов её численности. Как и предыдущий вид, имеет два пика численности – ранне-весенний и осенний (Белкина, Корчевская, 1957). На сером хомячке в 1973–1985 гг. в Волго-Уральских песках ИО=0.11, ИД=7.33, на пеструшках в годы пика ИО=0.02.

48. *A. schelkovnikovi* Wagn. – плейоксенный малочисленный редкий вид, специфический паразит шерсти серого хомячка в полупустынях и пустынях от Кавказа до Тянь-Шаня. Встречается также на других хомяковых, тушканчиках, песчанках, мелких грызунах, путораке. В Волго-Уральских песках это самый многочисленный вид блох серого хомячка. За 1973–1985 гг. ИО = 0.66, ИД= 40%, осмотрено 379 зверьков. В более поздние годы ИО около 0.1.

49. *A. kalabuchovi* Ioff et Tifl. – плейоксенный редкий вид, паразит хомячка Эверсмана (ИО=0.05) и других грызунов. Известен из Нижнего Поволжья, Западного и Центрального Казахстана.

Сем. Stenophthalmidae

50. *Stenophthalmus (Euctenophthalmus) wagneri* Tifl. – плейоксен, паразит лесных полёвок и водяной полёвки. Распространён от Крыма, юга Европейской части России до Актюбинской области. В Западно-Казахстанской области обитает в пойме р. Урал, чаще на водяной полёвке в северной части области. На степных речках и в Зауралье редка. В 1995 г. на севере области выявлена на 4 видах грызунов: обыкновенной и европейской рыжей полёвках (ИД равен 33.3 и 34.44% соответственно) и гораздо реже – на мышах – малой лесной и домовый (ИД равен 13.56 и 3.03% соответственно). На севере области местами на водяной полёвке составляет половину от всех блох. В XXI в. ИО составлял на водяной полёвке 1.8, на обыкновенной полёвке – 0.3, на рыжей – 0.5.

51. *Ct. (E.) pollex* Wagn. et Ioff – плейоксенный вид. Второстепенный паразит гнёзд сусликов в песках. Известен из Нижнего Поволжья, Западно-Казахстанской, Гурьевской, Актюбинской областей, обитает в северной части Волго-Уральских песков. В годы пиков численности степной пеструшки – один из доминирующих осенних паразитов в гнёздах этого зверька. Блохи имеют два сезонных пика численности: в июне и в сентябре – октябре. В Волго-Уральских песках за 1950–1984 гг. у жёлтого суслика в шерсти ИО=0.14, ИД=6.3% (401 зв.), в гнёздах ИО=1, ИД=16.7%. У серого хомячка – второй по обилию вид в шерсти (ИО= 0.15, ИД=9.78 по 243 зв.)

52. *Ct. (E.) breviatus* Wagn. et Ioff – поликсенный вид, широко распространённый второстепенный паразит гнезда малого суслика, найден также в гнёздах полёвок от Нижнего Поволжья до Алмаатинской области. Один из видов-доминантов блох степной пеструшки в годы подъёмов её численности. В Западно-Казахстанской обл. предпочитает глинистую полупустыню. Как и предыдущий вид, имеет два сезонных пика численности: в июне

и в сентябре – октябре (Белкина, Корчевская, 1957). Широко распространена, местами доминирует в населении блох мелких млекопитающих (Оренбургская область, Швецов, 2007). На севере Западно-Казахстанской обл. в 1995 г. на малой лесной мыши ИО=0.33 при ИД=4.35, на обыкновенной полёвке в среднем по области за 1973–1985 и 1995 гг. (на 126 зв.)–ИО=0.29, ИД=18.25%, на общественной полёвке за 2003–2007 гг. в полупустынном Зауралье на юго-востоке области ИО=0.31, ИД=14.78%. Более многочислен во влажные годы.

53. *Ct. dolichus* ustjurt Ioff – олигоксен, паразит песчанок; в районе работ – редкий вид, отмечен в Западном, Северном и Северо-Восточном Прикаспии, в Северном Приаралье. В Западном Казахстане встречается на всех видах песчанок кроме краснохвостой, чаще на тамарисковой в Волго-Уральских песках (ИО=0.04). Обитает и в Приуралье и за р. Урал. Отмечена в области и её окрестностях также на малой белозубке (к югу от пос. Райгородок, Поляков с соавт. 1977), большом и мохноногим тушканчиках.

Паразит холодного времени года, приурочена к гнезду. Массовое отрождение имаго происходит осенью. Зимой и осенью в зимовочных гнёздах песчанок наблюдается сезонный пик численности этого вида. Весну блоха большей частью проводит в фазе личинки, а лето – в фазе кокона. В июле – августе появляются первые взрослые блохи. Длительность периода развития от яйца до имаго составляет 202–275 дней при температуре 8° и 47–55 дней при температуре 26 °С. Скорость развития личинки в большей мере, чем кокона, зависит от температуры. Выход имаго в большой мере зависит также от влажности воздуха: при влажности при 55–60% личинки не появляются; при 75–80% влажности и 8–16 °С отрождается 28–30% личинок, при 20–26° и той же влажности – 12–13% личинок, однако, дальше развитие прекращается. При влажности выше 89% развиваются все стадии развития от личинки до имаго (Афанасьева, Бгытова, 1963). В месте работ обитает подвиж *Ct. d. ustjurt*.

54. *Ct. uralospalacis* Tiff. et Ussov – моноксенный вид, паразит гигантского слепыша, распространён в отдельных участках Джамбейтинского района Западно-Казахстанской и в Актюбинской областях, в местах обитания хозяина. ИО=2–3 при ИД=95%.

55. *Ct. (E.) orientalis* Wagn. – плейоксенный вид, распространён от Германии до Предкавказья и Оренбургской области. Паразит мышевидных млекопитающих и малого суслика, главным образом на западе его ареала. Обитает в северной части Западно-Казахстанской области в пойме р. Урал и в Зауралье. В последние годы численность этого вида резко сократилась.

56. *Ct. secundus* Wagn. – олигоксен, блоха общественной полёвки. В Западно-Казахстанской области долгое время был известен только один экземпляр из Джаныбекского района, позже, с распространением общественной полёвки появилась и её блоха также в Бокей-Ординском, Казталовском районах и в Зауралье. ИО=0.06. В Предкавказье и на Северном Кавказе встречается на малом суслике (Белявцева, 2011).

57. *Doratopsylla birulai* Ioff. – в местах работы олигоксен, паразит кутор и землероек-бурозубок. Распространена от Лапландии до Брянска и Сахалина. В Западно-Казахстанской области известна по единичным сборам с землероек (ИО=0.01) и рыжих полёвок осенью из поймы р. Урал, а также единично с малого тушканчика и с полуденной песчанки.

58. *Palaeopsylla soricis starki* (Dale) – здесь олигоксен, северный вид, паразит землероек, в области – малой и обыкновенной бурозубок (Даулетова с соавт., 2001). Один экз. снят с шерсти обыкновенной полёвки на севере обл. в 1995 г., также встречена на малой лесной мыши, европейской рыжей полёвке.

59. *Hystrichopsylla (H.) talpae orientalis* Curt. – в районе работ плейоксен, севернее известна как блоха гнезд кротов, землероек-бурозубок, и мелких грызунов лесов и лугов. Широко распространена в лесной зоне Евразии, в Казахстане – в северной его половине до Тарбагатай. В области изредка встречается на более крупных зверьках – обыкновенном хомяке, водяной полёвке, тамарисковой песчанке, а также на обыкновенной полёвке и мышях – домовый, малой лесной и малой белозубке. ИО на полёвках – порядка 0.01. Эту блоху находили и в Зауралье, в Урало-Уильском междуречье (Срымский р-н).

60. *Rhadinopsylla cedestis* Roths. – плейоксенный вид, зимний паразит песчанок, распространена от Северо-Восточного Прикаспия до Китая. В Западно-Казахстанской области

встречается в песках; редкий вид, среднее обилие на тамарисковых песчанках 0.05, на больших – 0.02.

61. *R. bivirgis* Roths. – плейоксен, зимний паразит песчанок, распространена от Северо-Западного Прикаспия до Иссык-Куля. Крайне редка, обитает в песках. В последние десятилетия (начало XXI в.) в Волго-Уральском междуречье её почти нет, чаще встречается на юго-востоке области в местах совместных поселений с большой песчанкой.

62. *R. li* Argypurolo – здесь моноксен, единичные находки с шерсти полуденной песчанки в Волго-Уральских песках (пос. Сасыктау, 1950, Милунова, арх. УПЧС) и тарбаганчика.

63. *R. ukrainica* Ioff – олигоксенный малочисленный вид блох песчанок и общественной полёвки. Известны из юго-восточного Зауралья, встречаются на совместных поселениях большой песчанки и сопутствующих видов. Замещает *R. bivirgis* в ландшафтах с глинистым грунтом.

64. *Neopsylla setosa* Wagn. – поликсенный вид, блоха гнезда сусликов. Наиболее многочисленный вид гнезда почти на всём ареале малого суслика. Распространена от Восточной Европы до Тянь-Шаня. Голодать эта блоха может дольше, чем *S. tesquorum* – до 350 дней, прыжок у неё короче – 7.5 см, до 11.5 см (Тифлов, Иофф, 1932). Эти особенности характерны для блох гнезда в сравнении с блохами шерсти. В Западно-Казахстанской области встречается повсеместно, достигает максимальной численности, её находят также в гнёздах многих грызунов и каменок, в жилищах человека. В гнезде располагается 60–80% популяции, в шерсти – 8–10%, в ходах нор – 12–26%. В мае в гнёздах размножается 13–14% самок этого вида. В июне – июле происходит миграция блох из гнёзд в ходы нор. (Новокрещёнова, 1960). В Калмыкии на Ергенях, по наблюдениям в 1950–1953 гг. эта блоха избирала условия повышенной влажности в 10–15% (Кадацкая, 1961). В Ростовской области весенний (в марте-апреле) пик численности блох в норах малого суслика происходил за счёт сезонного пика численности *N. setosa* (42.5 экз./гн.). Дальнейшие пики происходили за счёт *S. tesquorum* (Ширанович, Морозова, 1955). В Волгоградской (Самарина, Зубова, 1959) и Ростовской (Ширанович, Морозова, 1955) областях летом эти блохи почти исчезали. В центре Волго-Уральских песков (стац. Новый Уштаган) пик численности при круглогодичных наблюдениях отмечали в декабре – январе (38 экз./гн., а минимум численности – в мае – июне (1.3 экз./гн.), Колпакова, Липперт, 1937. На малом суслике весной эта блоха составляет 64% сборов при ИО=3.0.

65. *Stenoponia ivanovi* Ioff et Tifl. – олигоксен, зимний паразит полёвок. Распространена от Крыма до Восточной Сибири и Монголии. Находки в Западно-Казахстанской области единичны; обнаружены в основном на севере области, в Джаныбекском, Фурмановском районах и в Зауралье. Круг хозяев довольно широк (хищные, суслики, песчанки, тушканчики, серый хомячок, полёвки, мыши).

66. *Ischopsyllus hexactenus* Kol. – моноксен, обычно паразитирует на буром ушане *Plecotus auritus* (Милунова с соавт., 1964). Позже указан для Каратобинского р-на. (Майканов с соавт., 2014).

67. *I. obscurus* Wagn. – моноксен, чаще паразитирует на двуцветном кожанке *Vespertilio murinus*. В Западном Казахстане известен единично в Фурмановском районе и в центре Волго-Уральских песков (Милунова с соавт., 1964).

68. *I. intermedius* Roths. – моноксен, чаще паразитирует на позднем кожане *Eptesicus serotinus*. В Западном Казахстане известен из Тайпакского района, посёлок Калмыково (Милунова с соавт., 1964).

69. *I. petropolitanus* Wagner – моноксен, чаще паразитирует на позднем кожане *Eptesicus serotinus*. В Западном Казахстане известен из Каратобинского района. ИО=1.2, ИД=64% (Майканов, 2009)

70. *I. plumatus* Ioff – моноксен, чаще паразитирует на позднем кожане *Eptesicus serotinus*. В Западном Казахстане известен из Каратобинского района. ИО=1.2, ИД=64% (Майканов, 2009)

71. *Vermipsylla alacurt* Schimkew. – олигоксенный паразит копытных, главным образом овец, и их хищников; 1 экз. снят с волчицы в 2008 г. в Акжайкском р-е Зауралья (Майканов, 2009)

4.2.2. Некоторые географические различия в составе фауны и экологии блох млекопитающих в различных частях Казахстанско-Среднеазиатского региона

Обсуждая смещение границ природных зон вокруг северной части Каспийского моря в 1 части работы, мы показали, что по территории Актюбинской обл., примерно по линии Мугоджар, проходит серьёзная зоогеографическая граница, разделяющая группу региональных фаун млекопитающих северного и западного Казахстана на две части: 1) западную, с более аридным экологическим обликом и 2) восточную, с более северным, гумидным экологическим обликом. Вокруг северной части Каспийского моря на карте возникает как бы «капюшон» смещённых природных зон с повышенной аридностью. В более восточных частях северной половины Казахстана широтное протяжение природных зон восстанавливается, и там протяжённость этих зон с севера на юг больше, так что полупустыни и пустыни располагаются южнее, чем в Западном Казахстане.

Для того, чтобы сравнить фауну блох млекопитающих тех же районов, мы воспользовались архивными данными УПЧС и литературными материалами (Архангельская с соавт., 1957; Бекенов с соавт. 2001; Брюханова, 1961; Иофф с соавт., 1965; Майканов с соавт, 2014; Матросов с соавт., 2003; 2014; Млекопитающие Казахстана, 1978; Сараев с соавт., 2011 и др.), табл. 296. Для Саратовской обл. использованы данные только для глинистых полупустынь Заволжья.

К сожалению, мы не располагаем данными о блохах различных частей Актюбинской области, чтобы проследить, выявляется ли на афаниптерофауне та граница, которая была замечена для млекопитающих. Кластерный анализ фаун блох был проведён на материале по 10 участкам Северного, Западного и, частично, Центрального Казахстана, а также Саратовского Заволжья и Оренбургской области России, прилежащих к изучаемому району с севера и северо-запада (табл. 296, рис. 225). Этот анализ позволил установить, что вся совокупность данных по составу фауны распадается на две части. В одну группу фаун вошли Западно-Казахстанская (оба участка), Гурьевская и Актюбинская области. Этот первый комплекс объединил фауны блох более аридных территорий, тогда как второй – более гумидных и прохладных. При этом Саратовская и Оренбургская области, расположенные ближе к сухой и жаркой Западно-Казахстанской области, оказалась, тем не менее, ближе по составу блох к несколько удалённым, но, видимо, более близким по ландшафтным условиям областям Северной части республики Казахстан.

Таким образом, структура фаун блох млекопитающих, как и структура фаун их хозяев, повторяет картину смещения ландшафтных зон, иллюстрируя аридизирующее воздействие на живую природу рельефа, созданного трансгрессиями и регрессиями Каспийского моря. Аналогичное воздействие, по-видимому, оказывали и колебания уровня Аральского моря на близлежащие территории Актюбинской и Кызылординской областей.

4.2.2.2. Численность, соотношение видов, некоторые черты географии и биологии блох млекопитающих Западно-Казахстанской области

4.2.2.2.1. Оценка сходства и различия видового состава блох млекопитающих Западно-Казахстанской области

Изменение абиотических условий и состава хозяев, приводит к тому, что состав фауны блох постоянно меняется как в пространстве, так и во времени.

Чтобы проанализировать различия фауны блох млекопитающих в разных ландшафтных районах изучаемой территории, мы воспользовались данными Н.С. Майканова с соавт. (2009; 2014). Обилие блох оценено по шестибалльной системе (табл. 1 у Майканова с соавторами, 2009)

По этим материалам мы провели кластерный анализ видового состава блох млекопитающих в десяти основных ландшафтно-экологических районах Казахстана.

Таблица 296. Фаунистические списки блох млекопитающих из 10 районов Казахстана и России

№	Вид блохи	Сараговская обл.	Западно-Казахстанская обл.		Области						
			Приуралье	Зауралье	Гурьевская	Актюбинская	Оренбургская	Кустанайская	Акмолинская	Северо-Казахст.	Кокчетавская
1	<i>Pulex irritans</i> ;	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-
2	<i>Echidnophaga oschanini</i>	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-
3	<i>E. popovi</i>	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-
4	<i>E. gallinacea</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
5	<i>Ctenocephalides canis</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
6	<i>Ct. felis</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
7	<i>Ct. caprae</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
8	<i>X. magdalinae</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
9	<i>X. cheopis</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
10	<i>Xenopsylla conformis</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
11	<i>X. skrjabini</i>	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-
12	<i>X. nuttalli</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
13	<i>X. gerbilli</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14	<i>X. hirtipes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15	<i>Synosternus longispinus</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
16	<i>Spil. cuniculi</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17	<i>Coptopsylla lamellifer dubinini</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
18	<i>C. bairamaliensis</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
19	<i>C. macrophthalma</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
20	<i>Chaetopsylla trichosa</i>	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-
21	<i>Ch. globiceps</i> ;	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
22	<i>Ch. korobkovi</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
23	<i>Paraceras flabellum</i>	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-

№	Вид блохи	Саратовская обл.	Западно-Казахстанская обл.		Области							
			Приуралье	Зауралье	Гурьевская	Актюбинская	Оренбургская	Кустанайская	Акмолинская	Северо-Казахст.	Кокчетавская	
24	<i>P. melis</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
25	<i>Oropsylla silantiewi</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
26	<i>O. ilovaiskii</i>	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
27	<i>Ceratophyllus sciurorum</i>		-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
28	<i>C. borealis</i>		-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
29	<i>Nosopsyllus mokrzecky</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
30	<i>N. consimilis</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
31	<i>N. fasciatus</i>	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-
32	<i>N. laeviceps</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
33	<i>N. aralis</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
34	<i>N. tersus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
35	<i>N. fidus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
36	<i>N. turkmenicus</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
37	<i>Callopsylla caspius</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
38	<i>Gerbillophilus aralis</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
39	<i>Citellophilus tesquorum transvolgensis</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+
40	<i>C. trispinus</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
41	<i>Amalareus penicilliger</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+
42	<i>Megabothris (M.) walkeri</i>	-	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+
43	<i>M. (M.) turbidus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
44	<i>Ceratophyllus styx</i>	-	+	+	+	-	-	+	+	+	-	-
45	<i>Frontopsylla semura</i>	+	+	+	+	+	-	+	-	+	-	-
46	<i>F. frontalis alatau</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
47	<i>F. macroph thalma</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Продолжение Таблицы 296.

№	Вид блохи	Саратовская обл.	Западно-Казахстанская обл.		Области						
			Приуралье	Зауралье	Гурьевская	Актюбинская	Оренбургская	Кустанайская	Акмолинская	Северо-Казахст.	Кокчетавская
48	<i>F. elata</i>	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+
49	<i>Paradoxopsyllus repandus</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
50	<i>P. teretifrons</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
51	<i>Ophthaltmopsylla volgensis</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
52	<i>O. kasakiensis</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
53	<i>Mesopsylla hebes</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
54	<i>M. lenis</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
55	<i>M. tuschkan</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
56	<i>M. eucta</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
57	<i>M. (Desertopsylla) rotschildi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
58	<i>Leptopsylla (L.) segnis</i>	-	+	+	+	+	-	+	+	-	+
59	<i>L. taschenbergi</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
60	<i>Peromyscopsylla bidentata</i>	-	+	+	-	+	-	+	+	+	+
61	<i>L. sicistae</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
62	<i>L. sexdentata</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
63	<i>Amphipsylla rossica</i>	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+
64	<i>A. prima</i>	-	+	+	-	+	+	+	-	+	+
65	<i>A. schelkovnikovi</i>	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-
66	<i>A. kalabuchovi</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
67	<i>A. kuznetzovi</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
68	<i>A. dumalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
69	<i>A. sibirica</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
70	<i>A. irana</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
71	<i>Pectinoctenus pavlovskyi</i>	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+

№	Вид блохи	Саратовская обл.	Западно-Казахстанская обл.		Области						
			Приуралье	Зауралье	Гурьевская	Актюбинская	Оренбургская	Кустанайская	Акмолинская	Северо-Казахст.	Кокчетавская
72	<i>Wagnerina schelkovnikovi</i>	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-
73	<i>Ctenophthalmus (Euc.) wagneri</i>	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-
74	<i>Ct. assimilis</i>	-	-	-	-	+	-	+	-	+	+
75	<i>Ct. rettigi</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
76	<i>Ct. acuminatus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-
77	<i>Ct. wladimiri</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
78	<i>Ct. proximus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
79	<i>Ct. orientalis</i>	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-
80	<i>Ct. (E.) pollex</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
81	<i>Ct. (E.) breviatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
82	<i>Ct. dolichus ustjurt</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
83	<i>Ct. uralospalacis</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
84	<i>Ct. arvalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
85	<i>Ct. secundus</i>	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-
86	<i>Doratopsylla birulai</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
87	<i>Palaeopsylla soricis starki</i>	-	+	-	-	-	+	+	-	+	+
88	<i>Hystrihopsylla (H.) talpae</i>	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+
89	<i>Rhadinopsylla cedestis</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
90	<i>R. bivirgis</i>	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
91	<i>R. li</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
92	<i>R. ukrainica</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
93	<i>R. socia</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
94	<i>Neopsylla setosa</i>	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-
95	<i>N. teratura</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
96	<i>N. pleskei</i>	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+

№	Вид блохи	Саратовская обл.	Западно-Казахстанская обл.		Области							
			Приуралье	Зауралье	Гурьевская	Актюбинская	Оренбургская	Кустанайская	Акмолинская	Северо-Казахст.	Кокчетавская	
97	<i>Stenoponia ivanovi</i>	-	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-
98	<i>St. vlasovi</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
99	<i>St. insperata</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
100	<i>St. conspecta</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
101	<i>Ischopsyllus hexactenus</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
102	<i>I. obscurus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
103	<i>I. intermedius</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
104	<i>I. petropolitamus</i>	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-
105	<i>I. plumatus</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
106	<i>Vermipsylla alacurt</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-

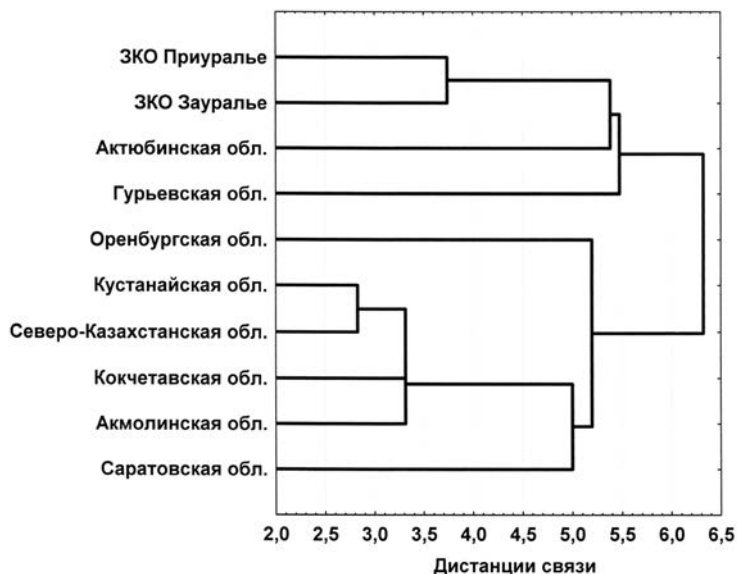


Рис. 225. Сходство видового состава блох млекопитающих на юге России, западе и севере Казахстана.

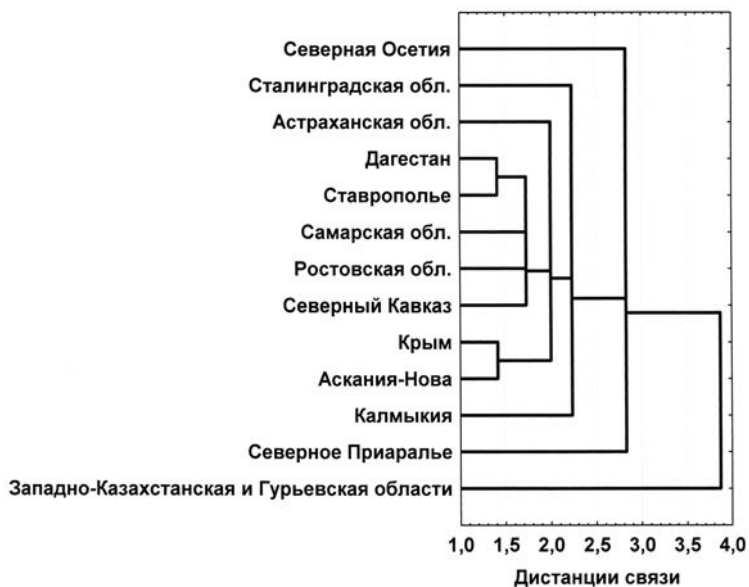


Рис. 226. Кластерный анализ связи фаун блох малого суслика в разных частях ареала

При расчётах использовался метод одной связи: дистанции связи выражены через евклидовы расстояния.

Представленный на рис. 226 кластер фаунистических районов блох млекопитающих области показывает, что из общей массы выделяется, прежде всего, северная часть. Это естественно, так как она охватывает уже степные ландшафты, где фауна хозяев сильно отличается от остальной части.

Остальная часть территории делится на 3 кластера, но не так, как казалось бы логично себе представить: (1) Волго-Уральское междуречье, (2) пойма, (3) Зауралье, а иначе:

- 1) полупустынные территории Междуречья и Зауралья,
- 2) пойма р. Урал,
- 3) пески Междуречья, Зауралья и Зауральские глинистые пустыни.

По всей территории Зауралья южные районы были более сходны в ландшафтном отношении, чем Волго-Уральское междуречье, как и фауна млекопитающих – хозяев блох.

Различие ландшафтов важнее для формирования фауны блох, чем разграничивающее воздействие р. Урал, поэтому везде в ЗКО полупустынные районы ближе друг к другу по фауне блох, чем пустынные, а не так, как в случае хозяев, когда фауна районов Волго-Уральского междуречья дальше от Зауралья, чем при сравнении фаун ландшафтов (пустынь и полупустынь).

Далее географические и биологические особенности взаимоотношений «паразит – хозяин» будут рассмотрены на отдельных видах хозяев.

4.2.2.2.1.1. Блохи малого суслика

4.2.2.2.1.1.1. Видовой состав и соотношение видов блох малого суслика в его ареале

По собственным данным и литературным источникам рассмотрен видовой состав блох малого суслика в 14 точках ареала. При этом видовой состав блох Гурьевской и Западно-

Таблица 297. Видовой состав блох малого суслика в разных частях ареала (фамилии авторов указаны для видов, не упомянутых в табл. 285)

Виды блох	Сев. Осетия	Волгоградск. обл.	Западный Казахстан	Актюбин. обл.*	Гурьевская обл.	Астрах. обл.	Дагестан	Самарская обл.
<i>P. irritans</i>	+	+	+				+	
<i>Ct. canis</i>			+					
<i>Ct. felis</i>			+				+	
<i>X. conformis</i>			+		+	+		
<i>X. magdalinae</i>			+		+			
<i>X. skrjabini</i>				+				
<i>Cop. lamellifer dubinini</i>			+	+	+			
<i>O. ilovaiskii</i>	+		+	+	+	+		+
<i>N. mokrzecky</i>	+		+				+	
<i>N. fasciatus</i>							+	
<i>N. consimilis</i>	+		+				+	
<i>C. tesquorum transvolgensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. laeviceps</i>			+	+	+	+	+	
<i>C. trispinus</i>				+				
<i>A. penicilliger</i>			+					
<i>M. walkeri</i>			+					
<i>F. semura</i>	+	+	+		+	+	+	+
<i>F. frontalis alatau</i>			+					
<i>F. macrophthalma</i>			+					
<i>O. volgensis</i>	+	+	+		+			
<i>O. kasakiensis</i>			+		+			
<i>M. hebes</i>			+	+	+		+	
<i>M. lenis</i>			+		+			
<i>M. tuschkan</i>			+		+			
<i>L. (L.) segnis</i>	+	+	+				+	
<i>A. rossica</i>		+	+				+	
<i>Ct. (E.) pollex</i>			+	+	+			
<i>A. prima</i>			+					
<i>Ct. wagneri</i>			+					
<i>Ct. (E.) breviatus</i>			+	+	+	+		+
<i>Ct. (E.) orientalis</i>	+	+	+				+	+
<i>Ct. secundus</i>	+						+	

<i>Ct. proximus</i>							+	
<i>Ct. (Medioctenophthalmus) golovi</i> Ioff et Tifl.	+							
<i>R. cedestis</i>			+		+			
<i>R. bivirgis</i>			+		+	+		
<i>R. ukrainica</i> Wagner et Arg.	+						+	
<i>R. acuminata</i> I. et Tifl.							+	
<i>N. setosa</i>		+	+	+	+	+	+	+
<i>Stenoponia ivanovi</i> I. et Tifl.			+				+	
<i>C. stix</i>			+					
Всего видов блох в данном участке ареала	12	8	33	10	17	8	17	6

*Северное Приаралье.

Таблица 297. Видовой состав блох малого суслика в разных частях ареала. Ч. 2

Виды блох	Ставропольский край	Крым	Ростовская обл.	Калмыкия	Северный Кавказ**	Аскания Нова
<i>P. irritans</i>		+				
<i>X. conformis</i>				+		
<i>O. ilovaiskii</i>		+		+	+	+
<i>N. mokrzecky</i>				+		
<i>C. tesquorum</i> transvolgensis	+		+	+	+	
<i>N. laeviceps</i>				+		
<i>N. consimilis</i>		+				
<i>C. simplex</i>		+				+
<i>F. semura</i>	+	+	+	+	+	
<i>F. frontalis</i> alatau				+		
<i>O. kasakiensis</i>				+		
<i>M. hebes</i>			+			
<i>L. (L.) segnis</i>						
<i>Ct. (E.) pollex</i>	+		+	+		
<i>Ct. (E.) breviatus</i>				+		
<i>Ct. (E.) orientalis</i>	+	+	+		+	+
<i>Ct. secundus</i> Wagn.		+				
<i>Ct. golovi</i> Ioff et Tifl.					+	
<i>Rhadinopsylla li</i> Arg.					+	

<i>R. bivirgis</i>			+			
<i>R. ukrainica</i> Ioff		+	+			
<i>N. setosa</i>	+	+	+	+	+	
Всего видов блох в данном участке ареала	5	9	8	11	7	3

** приуроченность к различным видам хозяев показана в табл. 285.

но-Казахстанской области оказался, по нашим данным идентичным, он показан в таблице как «Западный Казахстан». Выявлено 30 видов (табл. 297).

Чтобы оценить степень сходства фаун блох малого суслика в различных частях ареала хозяина, мы провели кластерный анализ методом одной связи. В качестве дистанций связи использовали эвклидовы расстояния (рис. 226).

Из рис. 226 видно, что Западный Казахстан резко отличается от остальных пунктов ареала. Скорее всего, это происходит потому, что в работе представлен значительно более обширный материал по данному району, чем по остальным участкам ареала. Все остальные участки образуют единый кластер, где наиболее близкими оказываются фауны южных частей Европейской части России – теснее всего связь фаун соседних Дагестана и Ставрополя, несколько больше отчуждены от них фауны Северного Кавказа, Ростовской и Самарской областей. От этих участков отделяются западные части ареала хозяина – Крым и район заповедника Аскания – Нова, а также Астраханская область. Достаточно своеобразными, хотя и всё же близкими к вышеназванным оказались фауны блох из Калмыкии и Сталинградской (ныне Волгоградской) области, а наиболее отчуждёнными от перечисленных и близкими к Западному Казахстану по видовому составу оказалась фауна блох Северного Приаралья, с одной стороны и Северная Осетия – с другой. Такая картина в целом согласуется с характером ландшафтов и географическим положением участков ареала зверька.

Характер специфичности видов блох по их приуроченности к хозяевам рассмотрен в табл. 298.

Из табл. 297 и 298 видно, что богатство видов блох малого суслика максимально в центре ареала (в среднем 15.67 видов на участок), меньше – на периферии (в среднем на точку 11.3 видов) и минимально – на окраинах ареала (6.8). При этом число видов, специфических для сусликов – как из группы «ругмаеус», так и из «тајог», возрастает от окраин к центру ареала, примерно в полтора раза, а блох других позвоночных – гораздо больше (в 4–8 раз). По-видимому, высокая численность зверька и использование максимального числа биотопов в оптимуме ареала приводит к более интенсивному контакту зверька с прочими позвоночными и к более активному обмену блохами. В дальнейшем будет показано, что при резком снижении численности хозяина за относительно короткий период времени (в Волго-Уральских песках, 1975–1990 гг.) происходит резкое снижение видового богатства его блох, затем выпадает основной хозяин, а потом и его специфические паразиты. С этим может быть связано отсутствие или крайне редкая встречаемость специфических паразитов на редких видах хозяев на окраинах ареала. Так, например, на севере ареала пегого поторака в Западно-Казахстанской области на этом хозяине не найдено специфического паразита, а встречались только блохи тамарисковой песчанки и серого хомячка – видов, многочисленных в этом районе (табл. 287). Соотношение количества видов песчанок, тушканчиков, мелких мышевидных грызунов полупустыни, пустыни и таковых горных степей и лесостепи в разных частях ареала малого суслика приведено в табл. 301.

Из таблицы видно, что богатство видов блох прочих грызунов зависит, прежде всего, от совпадения ареалов грызунов, например, грызунов горно-степных и лесостепных ландшафтов в центре ареала малого суслика очень немного, поэтому их блохи не отмечены на

Табл. 298. Соотношение видов блох различной степени специфичности в разных частях ареала малого суслика

Участок ареала	Виды мелких сусликов	Виды крупных сусликов	Виды прочих грызунов	Виды прочих млекоп. и птиц	Всего видов	Источник
Окраины ареала						
Крым	4	1	3	1	9	Селедцов, 1970; Вшивков, Скалон 1961; Дулицкий с соавт., 2010
Сев. Приаралье	3	2	4	-	9	Гершкович, 1955
Аскания-Нова	2	1	-	-	3	Медведев, 1947; Гусев с соавт., 1961
Самарская обл.	5	1	-	-	6	Самарина, Зубова, 1959
Волгоградская обл.	4	-	2	1	7	Траут, 1929; Самарина, Зубова, 1959
Юго-западная периферия ареала						
Ростовская обл.	5	-	2	-	7	Борзенков с соавт., 1928; Кузенков, 1941
Северная Осетия	4	1	5	1	11	Бабёнышев с соавт., 1937
Дагестан	5	-	11	2	18	Пронина, 2004; Лабунец, 1961
Гурьевская обл.	5	1	11	1	18	Шевченко с соавт., 1964; архив УПЧС
Ставропольский край	5	1	-	-	6	Иофф с соавт., 1964
Северный Кавказ	5	1	2	-	8	Белявцева с соавт., 2002; Котти, 2004; Артюшина, Сахно, 2003
Оптимум ареала						
Калмыкия	5	1	5	1	12	Миронов с соавт., 1963; Нельзина с соавт. 1967
Астраханская обл.	5	1	3	-	9	Игнатъев, Молодцова, 1929; Нельзина с соавт., 1967
Западно-Казахстанская обл.	6	1	15	4	26	Тихомирова с соавт. 1935; Милунова с соавт, 1964; Медзыховский, Бараева, 1974; архив УПЧС и др.

Участок ареала	Виды мелких сусликов	Виды крупных сусликов	Виды прочих грызунов	Виды прочих млекоп. и птиц	Всего видов	Источник
Число видов на 1 участок ареала						
Окраина ареала	3,6	1,0	1,8	0,4	6,8	–
Периферия ареала	4,83	0,67	5,17	0,67	11,33	–
Центр ареала	5,33	1,0	7,67	1,67	15,67	–

Таблица 299. Количество видов блох прочих грызунов на один участок ареала малого суслика

Часть ареала хозяина	На один участок ареала хозяина – число видов блох, специфичных для:			
	песчанок	тушканчиков	мелких грызунов полупустыни и пустыни	мелких грызунов горной степи и лесостепи
Окраины	0.6	0.4	0.4	0.2
Юго-западная и южная периферия ареала	1.2	0.2	0.8	1.0
Центр ареала	4.5	2.75	1.23	-

Таблица 300. Соотношение числа видов блох малого суслика по питанию в процентах

Группа блох по питанию	Цителлофилы	Гербиллофилы	Диподофилы	Миофилы	Блохи, приуроченные к прочим позвоночным	Всего видов блох
Окраины ареала	69,7	9,1	6.1	9.1	6.1	33
Периферия ареала	59.6	11.54	11.54	17.31	5.48	55
Центр ареала	45.24	28.57	14.29	11.90	10.64	47

малом суслике, а на южной и юго-западной периферии (например, Кавказ и Предкавказье) они более обычны, и их видовое богатство повышено. В целом в центре ареала на малом суслике блохи всех прочих грызунов встречаются чаще, как уже отмечалось, из-за многочисленности сусликов.

Ю. З. Ривкус с соавторами (1985) предложил обозначить приуроченность блох к тому или иному виду хозяев: цителлофилы (приуроченные к сусликам), гербиллофиллы (к песчанкам), диподофилы (к тушканчикам). Блох, приуроченных к мышевидным грызунам, видимо, наиболее удобно назвать миофилами. На основе табл. 298, 299 составлена табл. 300.

Из табл. 300 видно, что доля специфических блох-цителлофилов от общего числа видов блох на малом суслике от окраин к центру ареала уменьшается от 72 до 45%, а всех прочих – возрастает. Особенно резко, более чем вдвое, увеличивается доля блох песчанок, поскольку ареалы суслика и песчанок в большей мере совпадают в центре ареала суслика, чем на его окраинах. В центре ареала хозяина набор видов блох и более богат и более

разнообразен, чем на периферии ареала и, тем более, на его окраинах. В центре ареала на малом суслике встречаются блохи всех групп позвоночных. На периферии ареала на малом суслике иногда могут встречаться только блохи других хозяев, например, в Крыму (по данным Селедцова, 1970; Дулицкого с соавт., 2010) господствуют миофилы, на Северном Кавказе (Белявцева с соавт., 2002) – только цителлофилы (5 из 7 видов) и миофилы из горно-степных ландшафтов (2 вида). В Северном Приаралье из 9 видов (Гершкович, 1955) 5 видов относятся к цителлофилам, 3 – к гербиллофилам и 1 – к диподофилам.

4.2.2.2.1.1.2. Долевое участие основных видов в сообществе блох малого суслика и их место в населении блох в различных частях ареала

Долевое участие основных видов блох в пространстве ареала хозяина также меняется (табл. 301), рис. 227. Подробно вопрос разобран в статье Окуловой и др., 2014.

Рассматривая табл. 301 и рис. 227, видим, что *N. setosa* резко доминирует, составляя половину и более в населении блох в центральных частях ареала малого суслика. Она не отмечена на крайнем западе (Аскания-Нова) и юго-западе (Сев. Осетия) ареала. Более низкий процент в населении, около 40%, она составляет в северо-западном участке ареала (Сарпинский р-н Сталинградской обл.), а на юго-востоке, в Северном Приаралье её доля в населении падает до 28.1%. Доля *C. tesquorum* в населении, пожалуй, довольно велика у 49° с.ш. (42.2%) и севернее (16%), а также возле 48–48°30' с.ш., в Ростовской обл. (13–19%), в районе пос. Новая Казанка Западно-Казахстанской обл. и в Калмыкии (22–23%). Столь же мало этой блохи в Дагестане (21.36%). В ряде районов Западно-Казахстанской обл. с глинистыми грунтами (Фурмановский, Тайпакский) её доля ниже (9.4–4.6%), как и в Астраханской обл. (8.25%). В Крыму этот вид исчезает, его сменяет *C. simplex*.

Блохи рода *Ctenophthalmus*. На самом западе ареала малого суслика исследования С. И. Медведева (1947) показали присутствие только *Ct. orientalis*. В Ростовской области и Калмыкии обнаружены единичные экземпляры *Ct. pollex*. В Нижнем Поволжье, в Сталинградской (ныне Волгоградской) обл. и в центре Волго-Уральских песков доля этого вида максимальна (25–26.7%), но в последнем районе изредка встречается и *Ct. breviatus*.

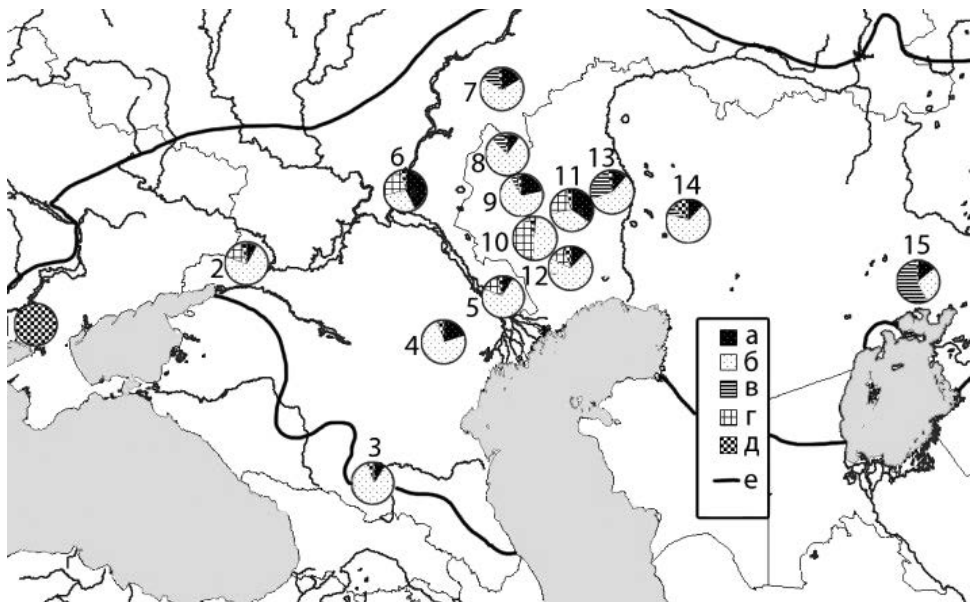


Рис. 227. Соотношение видов блох малого суслика в разных частях ареала хозяина: а – *C. tesquorum*; б – *N. setosa*; в – *Ct. breviatus*; д – граница ареала малого суслика

Таблица 301. Количественное соотношение (в %) основных видов блох малого суслика в разных частях ареала

Место	<i>C. tesquorum</i>	<i>N. setosa</i>	<i>Ct. breviatus</i>	<i>Ct. pollex</i>	<i>Ct. orientalis</i>	<i>F. semura</i>	<i>O. ilovaiskyi</i>	Прочие виды	Источник
Крым	23.69 (<i>C. simplex</i>)	66.97	0	0	3.07	0	2.43	3.83	Вшивков, Скалон, 1961
Дагестан	39.79	56.94	0	0	0.18	2.81	0	0.28	Лабунец, 1961
Долбанский р-н Калмыкии	14.34	84.77	0	0	0	0.89	0	0	Флегонтова, 1937
Ст. Халхута, Калмыкия	19.8	75.3	0	0	0	3.6	1.3	0	Миронов с соавт. 1963
Калмыкия	26.16	66.76	0	0	0	5.47	1.6		Нельзина с соавт. 1967
Черноярский р-н Астраханской обл.	9.8	61.6	0	26.9	0	1.7	0		Игнатъев, Молдцова, 1929
Астраханская обл.	6.58	84.3	0	4.75	0	4.21	0		Нельзина с соавт. 1967
С. Заветное Ростовской обл.*	75.0	23	0	0.6	0.1	0.9	0		Кузенков, 1941
Сальский округ Ростовской обл.	20.68	77.40	0	0.87	0	0	0		Борзенков с соавт., 1928
Левобережье Дона, Ростовская обл.	9.05	80.6	0	7.58	0	2.21	0		Поляк, Туманский, 1932
Сарпинский р-н Сталинград. обл.	42.23	17.37	0	36.83	0	2.5	0		Самарина, Зубова, 1959
Сталинград. обл.	10.89	70.42	0	14.53	0	4.09	0		Траут, 1929
Зап-к Аскания Нова, Украина	0	0	0	0	100	0	0		Медведев, 1947
Сев. Осетия	8.7	79.9	0	0	2.1	2.7	0.9		Бабёнышев с соавт., 1937
Сев. Приаралье	13.8	28.1	56.2	0	0	0	0.24		Гершкович, 1955
Новоузенск – Алгай Саратовской обл.	16.7	66.98	14.34	0	0	1.7	0.28		Тихомирова с соавт., 1935
Фурманово – Таловка Зап.-Каз. обл.	9.36	79.2	10.18	0	0	1.2	0.03		То же
Мухор Зап.-Каз. обл.	21.67	69.58	3.72	1.9	0	2.93	0.03		То же
Пески юга Зап.-Каз. обл.	0.8	49.88	0.17	45.4	0	0	3.17		То же

Место	<i>C. tesquorum</i>	<i>N. setosa</i>	<i>Ct. breviatus</i>	<i>Ct. pollex</i>	<i>Ct. orientalis</i>	<i>F. semura</i>	<i>O. ilovaiskyi</i>	Прочие виды	Источник
Пос. Калмыково Зап.-Каз. обл.	14	49	35	0	0	2	0		Гришина, Степанов, 1928
Там же	9.25	67.13	18.8	0	0	4.65	0.13		Окулова, 1965**
Кзыл-Капкан Зап.-Каз. обл.	34.6	37.9	0	23.2	0	0.2	4.0		Медзыховский, Бараева, 1974
Новый Уштаган Гурьевской обл.	9.43	72.18	14.44	1.5	0	2.26	0.22		Колпакова, Липперт, 1937
Там же	6.96	67.95	0	20.32	0	0	1.65***		Шевченко с соавт., 1964
Там же	28.59	48.41	0	0	0	3.27	0****		Милунова, архив УПЧС за 1950 г.
Айбас Гурьевской обл.	0.77	72.31	0	12.69	0	0	13.85		архив УПЧС за 1981–84 гг.
Зауралье, Зап.-Каз. обл.	12.87	68.82	6.0	0	0	14.19	0		архив УПЧС за 2002–07 гг.

*блехи шерсти; ** *Ct. breviatus* там же находили Голов и Князевский, 1928.; ***кроме того: *X. conformis* – 4.83%, *N. laeviceps* – 0.51%, *O. volgensis* – 0.045%, *R. cedestis* – 0.32%. **** кроме того: *X. conformis* – 18.22%, *N. laeviceps* – 1.50%

Далее к северо-востоку и востоку от этих песков *Ct. pollex* сменяется на *Ct. breviatus*. От небольшой доли в населении блох суслика в районе Новой Казанки и Калмыкова (2.6–3.7%) доля вида растёт в районе Фурманова и Александрова Гая (10–14%), а между Калмыково и Уральском, а также в Северном Приаралье возрастает до 35 и 56.2%.

В целом можно сказать, что, по материалам гнёзд на окраинах ареала хозяина, по сравнению с центром меняется соотношение видов блох. *N. setosa* доминирует на большей части ареала, а по краям ареала хозяина доля этого вида снижается или он исчезает. Виды блох рода *Ctenophthalmus* сменяют друг друга: на западе и юго-западе ареала это *Ct. golovi*, *Ct. orientalis*, *Ct. secundus* (Медведев, 1947; Белявцева, Чумакова, 2002; Котти, 2004). На основной части ареала заметную роль играет *Ct. pollex*. На северо-востоке и востоке его сменяет *Ct. breviatus*. Собранные материалы позволяют наметить границу между видами рода (рис. 227). Необходимо отметить, что на севере ареала малого суслика в Сталинградской (ныне Волгоградской) области И. И. Траут (1929) обнаруживал в Ленинском районе в норах степной пеструшки многочисленных *Ct. breviatus* и реже – *Ct. pollex* (которые на малом суслике и в его гнёздах там не найдены). В хуторе В. Бузиновский этот автор цитирует нахождение у пеструшек *Ct. orientalis*. Граница между более термофильным и более холодолюбивым видами рода *Ctenophthalmus* по своему направлению в этой части северного Казахстана сходна с таковой природных зон и показывает смещение на востоке к югу.

Блехи *F. semura* нигде не играют большой роли в населении, но есть места повышенной доли этого вида: 1) Дагестан – Сев. Осетия – Астраханская обл. (доля вида 1.1–4.2%); 2) Север и Северо-Восток Волго-Уральских песков, стац. Мухор, Кзыл-Капкан (3–4%); 3) Зауралье Западный Казахстан (14.2%).

4.2.2.2.1.3. Особенности доминирования видов блох малого суслика в пределах Волго-Уральского междуречья

Имеющиеся данные позволяют подробнее рассмотреть географию блох малого суслика в пределах 46–49° с.ш. и 46–54° в.д. (табл. 302).

На севере рассматриваемой территории, севернее г. Александров Гай довольно высока по сравнению с более южными участками, доля блох *C. tesquorum* и *Ct. breviatus*. Это связано с относительно небольшой численностью в этих местах малого суслика и повышенной – степной пеструшки (во всяком случае, в некоторые годы). Известно, что *Ct. breviatus* достаточно тесно связана со степной пеструшкой (например, Белкина, Корчевская, 1957). Южнее, в районе Фурманова (центр глинистой полупустыни), где условия для малого суслика близки к оптимальным, а численность достаточно высока, доля *N. setosa* возраста-

Табл. 302. Соотношение видов блох малого суслика в %% в Оренбургской, Западно-Казахстанской и Гурьевской областях

Место**	9	8	7	6	5	4	3	2	1
C. t.	0.77	17.40	0.79	17.7	12.81	9.27	21.67	9.36	16.7
N. s.	73.31	59.80	50.03	43.85	68.8	67.13	69.58	79.2	66.98
C. br.		0.862	0.17	0.008	6.0	18.8	3.72	10.2	14.34
C. p.	12.69	11.71	45.53	37.3			1.9		
O. il.	13.85	0.293	3.17	3.33		0.13	0.03		0.28
F. s.		4.97		0.10	14.19	4.65	2.9	1.2	1.8
C. l.		0.605	0.02	0.1			0.006		
X. c.		3.941	0.04	0.02					
R. ced.		0.128		0.059					
M. heb.		0.018		0.004			0.004	0.003	
M. len.				0.004			0.004		
M. tus.		0.183		0.08			0.08		
O. kas.		0.036	0.24	0.15			0.06		
P. irr.								0.007	0.27
N. mok.*				0.035					

* Расшифровка видов: C. t. – *C. tesquorum*, N. s. – *N. setosa*, C. br. – *Ct. breviatus*; C. p. – *Ct. pollex*; O. il. – *O. ilovaiskii*; F. s. – *F. semura*; C. l. – *C. laeviceps*; X. c. – *X. conformis*; R. ced. – *R. cedestis*; M. heb. – *M. hebes*; M. len. – *M. lenis*; M. tus. – *M. tuschkan*; O. kas. – *O. kasakiensis*; P. irr. – *P. irritans*; N. mok. – *N. mokrzechyi*. Кроме того, в районе Кзыл-Капкана обнаружены *X. magdaliniae* (0.012%) и *F. frontalis* (0.02%), а в Айбасе – *F. frontalis* (1.19%), Н. Уштаган – 0.05%. *O. volgensis* обнаружена единично (0.055%) на ст. Н. Уштаган.

** Расшифровка мест сбора материала: 1 – Саратовская обл. (Новоузенск – Александров); 2 – Фурманово; 3 – Мухор; 4 – Калмыково; 5 – Зауралье в районе Калмыкова; 6 – юго-восток Зауралья; 7 – Кзыл-Капкан; 8 – территории северной и северо-восточной частей Волго-Уральских песков (по данным М. М. Тихомировой с соавт., 1935); 9 – Новый Уштаган 10 – Айбас. 11 – все Волго-Уральские пески.

ет, а *C. tesquorum* и *Ct. breviatus* – падает до 9.4 и 3.7% соответственно; южнее, у северной границы Волго-Уральских песков (Мухор) численность сусликов снижается, доля *C. tesquorum* вновь возрастает и продолжает оставаться высокой, около 17–21% вплоть до центра песков, тогда как доля *N. setosa* падает от 79% в оптимуме ареала суслика до примерно 70% на границе песков и далее до 44–60% в пределах песчаной пустыни. Такая закономерность нарушается в отдельные годы и в отдельных участках песков (например, Айбас, 1981–1984 гг.), когда доли видов *N. setosa* и *C. tesquorum* оказываются более близкими к таковому в глинистой полупустыне. Доля *Ct. breviatus* в песках минимальна (0–3.7%). В то же время, в населении блох малого суслика появляется вид *Ct. pollex*, начинающая со стационара Мухор, где он ещё редок (1.9%); в песках доля этого вида возрастает до 37.3% на стационаре Кзыл-Капкан и 9–12% в центре Волго-Уральских песков. Доля блохи жёлтого суслика *O. ilovaiskii*, близкая к нулю в глинистой полупустыне и по границе её с песками, возрастает в песках, местами достигая 14.7%. Доля блохи *F. semura* неравномерно и незначительно повышается от севера района работ к центру Волго-Уральских песков. Говоря о блохах – гербиллофилах, отметим, что севернее всего заходит блоха тамарисковой песчанки *C. laeviceps*, которая отмечена в Мухоре, единично встречается на сусликах со ст. Кзыл-Капкан и достаточно большое место (6.2%) составляет в населении блох малого суслика в центре песков. Другие два вида – *X. conformis* и *R. cedeatis* – отмечены в Волго-Уральских песках только на стационарах Кзыл-Капкан и Новый Уштаган. Первый вид единично встречается на северо-востоке песков (Кзыл-Капкан) и довольно часто (8.13% в населении блох суслика) – в центре песков, второй на обоих стационарах единичен. Ещё более редка *X. magdaliniae*, которая встречена единично и только на стационаре Кзыл-Капкан.

Среди блох – диподофилов на малом суслике чаще всего встречается *M. tuschkan* (она встречена на трёх стационарах – Мухор, Кзыл-Капкан, Новый Уштаган) – везде единично, кроме ст. Новый Уштаган, где её доля в населении возрастает до 2.6%. В Зауралье В.К. Поляков с соавт. (1977) обнаружили близкий вид *M. eucta*. Остальные виды блох – диподофилов встречаются единично на двух – трёх стационарах, обычно Мухор и Кзыл-Капкан. Кроме того, на двух стационарах единично на малом суслике или в его гнёздах отмечены: блоха каменки – плясуньи *F. frontalis*, блоха хищных и человека *P. irritans* и блоха домового мыши *N. mokrzechyi*.

На стационарах Тайпакского района на юге области соотношение видов блох на малом суслике и в его гнёздах близко к таковому в других участках глинистой полупустыни; отличие состоит главным образом в несколько сниженной (до 9.27%) доле *C. tesquorum* и повышенной (до 18.8%) – *Ct. breviatus*. В Зауралье в глинистой полупустыне в том же районе при сходном соотношении видов заметно повышена роль *F. semura*.

4.2.2.2.1.1.4. Численность блох в различных частях ареала малого суслика

Численность блох малого суслика заметно изменяется в разных частях ареала хозяина. Для характеристики обилия использованы источники, упомянутые ранее, и архивы УПЧС. По характеру обилия в гнёздах малого суслика за май – июль было выделено 3 градации: 1) высокое обилие – 41 и более; 2) среднее обилие – 21–40; 3) низкое обилие – 20 и менее блох на одно гнездо. Высокое обилие было отмечено в Ростовской обл., Калмыкии, в Тайпакском р-не Западно-Казахстанской области. Среднее обилие блох малого суслика в его гнёздах наблюдалось в Астраханской области, в остальных точках глинистой части Волго-Уральского междуречья, а также в Волго-Уральских песках в 1930-х – 1950-х гг. Низкое обилие блох было обнаружено в Сталинградской (ныне Волгоградской) области – на севере ареала хозяина, а также на востоке – в зауральной части Западно-Казахстанской области, в Северном Приаралье и в северной половине Волго-Уральских песков после 1970 г., что можно связать с постепенным спадом численности малого суслика в этом участке ареала.

4.2.2.2.1.1.5. Перекрытие экологических ниш по использованию шерсти и гнезда у блох малого суслика

Для оценки характера разделения экологических ниш по питанию блохами малого суслика в шерсти и в гнезде мы провели соответствующий информационный анализ (Шенброт, 1986) по материалам В. П. Милуновой за 1950 г. в центре Волго-Уральских песков (Новый Уштаган, Сасык-Тай), когда были исследованы блохи из 62 гнезд и с 3621 зверьков. Всего с них было собрано 1225 определённых экз. блох. Обилие блох в этом случае было следующим (табл. 303): 0.117 в шерсти (на 1 зв.) и 17.07 на 1 гнездо.

На основе этих данных было рассчитано перекрытие экологических ниш (табл. 304).

Из табл. 302 видно, что специфические блохи малого суслика – *N. setosa*, *C. tesquorum* и *F. semura*, как и блохи песчанок, имеют практически полностью перекрывающиеся ниши по питанию, максимально (близко к единице) – у специфических блох суслика. У остальных видов перекрытие экологических ниш невелико – равно 0.5 с большинством видов кроме *C. tesquorum*, с которой ниши не пересекаются. В итоге наиболее изолированными оказываются виды наименее часто встречающиеся на суслике в этих условиях – *Ct. pollex*, *M. tuschkan*, *Oph. kasakiensis* ($I_{cp} = 0.429$), а также блоха суслика *C. tesquorum*. Наибольшее перекрытие экологических ниш выявлено для *N. setosa* и *F. semura* ($I_{cp} = 0.775$). Таким образом, *C. tesquorum* – вид, избегающий в данных условиях контакта с второстепенными блохами суслика, тогда как все остальные специфические виды суслика и песчанок используют экологические ниши совместно, а разделение их экологических ниш идёт, видимо, по другим векторам экологического пространства.

Таблица 303. Обилие блох в гнёздах и в шерсти малого суслика в сезон 1950 г. в центре Волго-Уральских песков

Обилие на 1 объект	<i>N. laeviceps</i>	<i>X. conformis</i>	<i>N. setosa</i>	<i>C. tesquorum</i>	<i>F. semura</i>	<i>Ct. pollex</i>	<i>M. tuschkan</i>	<i>Oph. kasakiensis</i>
Шерсть	0.004	0.004	–	0.012	–	0.094	0.0025	0.0006
гнездо	0.258	3.154	8.355	4.935	0.565	–	–	–

Таблица 304. Перекрытие экологических ниш блох малого суслика в шерсти и в гнёздах

	<i>N. laeviceps</i>	<i>X. conformis</i>	<i>N. setosa</i>	<i>C. tesquorum</i>	<i>F. semura</i>	<i>Ct. pollex</i>	<i>M. tuschkan</i>	<i>Oph. kasakiensis</i>	I_{cp}
<i>N. laeviceps</i>	–	0.940	0.963	0.969	0.963	0.500	0.500	0.500	0.762
<i>X. conformis</i>		–	0.969	0.975	0.969	0.500	0.500	0.500	0.765
<i>N. setosa</i>			–	0.994	1.0	0.500	0.500	0.500	0.775
<i>C. tesquorum</i>				–	0.994	0	0	0	0.562
<i>F. semura</i>					–	0.500	0.500	0.500	0.775
<i>Ct. pollex</i>						–	0.500	0.500	0.429
<i>M. tuschkan</i>							–	0.500	0.429
<i>Oph. kasakiensis</i>								–	0.429

4.2.2.2.1.1.6. Воздействие внешних условий на состав населения и обилие блох малого суслика

Влияние влажности на поведение блох малого суслика изучала К. П. Кадацкая (1961) на Ергенинской возвышенности в Калмыкии. Ей удалось установить, что в условиях повышенной влажности почвы на глубине 0.5–1 м и на разных высотах микрорельефа среди разных видов блох малого суслика (из 4-х – *C. tesquorum*, *N. setosa*, *Cten. pollex* и *F. semura*) наиболее влажные условия выбирает *N. setosa*, средние – *F. semura*, а остальные два вида примерно в равной мере выбирают более сухие условия.

Чтобы оценить значение внешних абиотических условий для структуры населения блох гнезда малого суслика, мы сопоставили индексы обилия блох *N. setosa*, а также доли

Таблица 305. Соотношение видов блох (индексы доминирования) и их численность (индексы обилия на 1 гнездо) в гнёздах малого суслика в Волго-Уральском междуречье в сопоставлении с условиями лет работы

Место, период работы	Среднегодовые		Индекс доминирования вида в процентах						Индекс обилия всех блох на 1 гнездо	Индекс обилия <i>N. setosa</i> на 1 гнездо
	Температура воздуха, °С	Сумма осадков, мм	<i>N. setosa</i>	<i>C. tesquorum</i>	<i>Ct. pollex</i>	<i>Ct. brevittatus</i>	<i>F. semura</i>	<i>O. ilovaiskii</i>		
Н. Уштаган, 1933–1935 гг.	5.9	160	71.5	9.8	14.5	1.6	2.3	0.2	34.2	24.45
Новоузенск – Алгай, 1926–1933 гг.	6.2	168	66.98	16.70	0	14.34	1.7	0.28	29.73	19.91
Фурманово, те же годы	6.2	168	79.2	9.36	0	10.18	1.22	0.03	34.07	26.98
Мухор, те же годы	6.2	168	69.58	21.67	1.9	3.7	2.93	0.03	34.4	23.93
Аулсоветы, те же годы	6.2	168	49.88	0.8	45.38	0.17	0	3.17	27.71	13.82
Кзыл-Капкан, 1970–1972 гг.	7.8	167	37.9	34.6	23.2	0	0.2	3.9	86.2	32.67
Новый Уштаган, 1962–63 гг.	9.2	151	6.93	20.32	0	0	0	0	17.03	11.60
То же, 1950 г.	8.5	183	28.4	45.55	2.78	0	2.86	0	17.26	4.9
Новая Казанка, 1960–1963 гг.	7.8	248	22.6	31.49	41.11	0	1.2	0.6	1.33	0.3
Калмыково, 1960 г.	6.5	178	85.25	4.55	0	2.59	7.30	0.26	42.98	36.64

* источники: 1 – Колпакова, Липперт, 1937; 2–5 – Тихомирова с соавт., 1935; 6 – Медзыховский, Бараева, 1974; 7 – Окулова, 1965; 8 – Шевченко с соавт., 1964; 9 – Милунова с соавт., архив УПЧС; 10 – Демяшев М. М., 1964. «Аулсоветы» – территория малонаселённой части северной половины Волго-Уральских песков.

Таблица 306. Экологические предпочтения блох по индексам доминирования в гнезде малого суслика

Вид блохи	Среднегодовая температура воздуха	Годовая сумма осадков
<i>Neopsylla setosa</i>	6.2	169
<i>Ct. breviatus</i>	6.2	168
<i>Frontopsylla semura</i>	6.5	178
<i>Ctenophthalmus pollex</i>	7.7	162
<i>Citellophilus tesquorum</i>	8.8	185
<i>Oropsylla ilovaiskii</i>	8.8	188

(в %) шести основных видов в населении блох зверька в Западно-Казахстанской области и её окрестностях со среднегодовыми условиями температуры воздуха и осадков для лет учётов (табл. 305).

При этом определение климатических предпочтений вели, размещая данные по индексам доминирования блох в климатическом поле (см. методический раздел в ч.1, а также Окулова, 2001). Определяли средние арифметические показатели погоды для точек и лет, когда доминирование вида было максимальным (по трём градациям – мало, средне, много). Климатические показатели взяты по ближайшим ГМС, кроме лет до 1950 г., когда мы располагали только данными по Калмыковской ГМС. Если данные по блохам в источнике представлены в усреднённом за несколько лет виде, мы соответственно усредняли и погодные данные. Оказалось, что *N. setosa*, блоха малого суслика, предпочитает более прохладные и сухие условия, чем, например, блоха жёлтого суслика *O. ilovaiskii*. Среди 6 рассмотренных видов блох максимальное доминирование наблюдается у *C. tesquorum* и особенно у *O. ilovaiskii* в наиболее жарких и влажных условиях (табл. 306).

Наиболее холодолюбивыми оказались *N. setosa* и *Ct. breviatus* (рис. 228–230). Таким образом, данные К. П. Кадацкой подтвердились.

Графическое сопоставление показателей обилия и доминирования блох с базовыми характеристиками погоды и расчёт коэффициентов корреляции Пирсона показали, что достоверные данные имеются только для ИД *N. setosa* и *C. tesquorum*, а также для ИО всех видов вместе и *N. setosa*. Связь с температурой как ИД, так и ИО для *N. setosa* оказалась отрицательной ($r = -0.73$ и -0.67 соответственно, $p < 0.95$), а для ИД *C. tesquorum* – положительной ($r = 0.72$, $p < 0.05$), что соответствует их экологическим предпочтениям как более холодолюбивой *N. setosa*, более термофильной и влаголюбивой *C. tesquorum*. Достоверная связь с годовой суммой осадков выявлена только для ИД *C. tesquorum* ($r = 0.64$, $p < 0.95$). Таким образом, *N. setosa* достоверно предпочитает прохладную погоду, а *C. tesquorum* – тёплую и влажную. Прохладные годы способствуют увеличению численности и доминирования *N. setosa*, а теплые и влажные – доминированию *C. tesquorum*. Совместное действие этих факторов показано на рис. 228–229.

Из этих рисунков видно, что доля *N. setosa* в населении блох гнёзд малого суслика в Волго-Уральском междуречье максимальна при сочетании наиболее прохладных и влажных условий, а *C. tesquorum* – наиболее жарких и влажных, тогда как *Ct. breviatus* предпочитает высокую влажность при средних температурных условиях (рис. 230).

На основе этих данных мы получили уравнения регрессии, описывающие взаимосвязь структуры населения блох и базовых погодных характеристик.

Так, колебания индекса обилия *N. setosa* (y_1) зависят от среднемесячных средних температур воздуха (x_1) следующим образом: $y_1 = 58.2173 - 5.3263 x_1$ [1], где $r = 0.673$, $R = 0.452$, ошибка оценки 9.27, $F(1, 8) = 6.607$, $p < 0.033$.

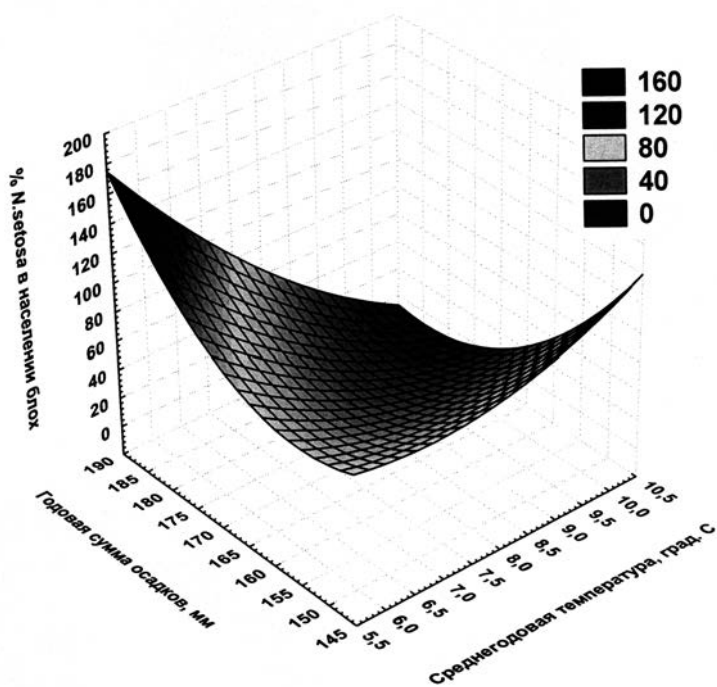


Рис. 228. Зависимость процента блох *N. setosa* в населении блох от абиотических факторов

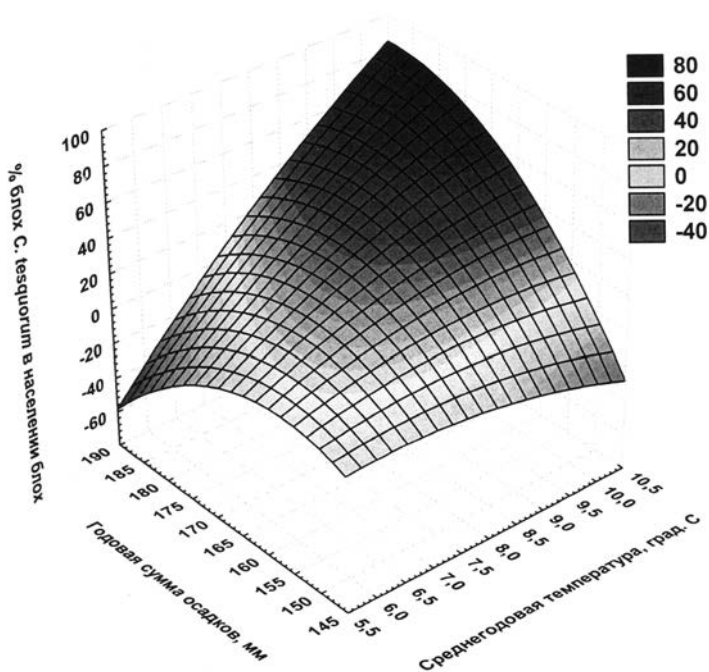


Рис. 229. Зависимость процента блох *C. tesquorum* в населении блох от абиотических факторов

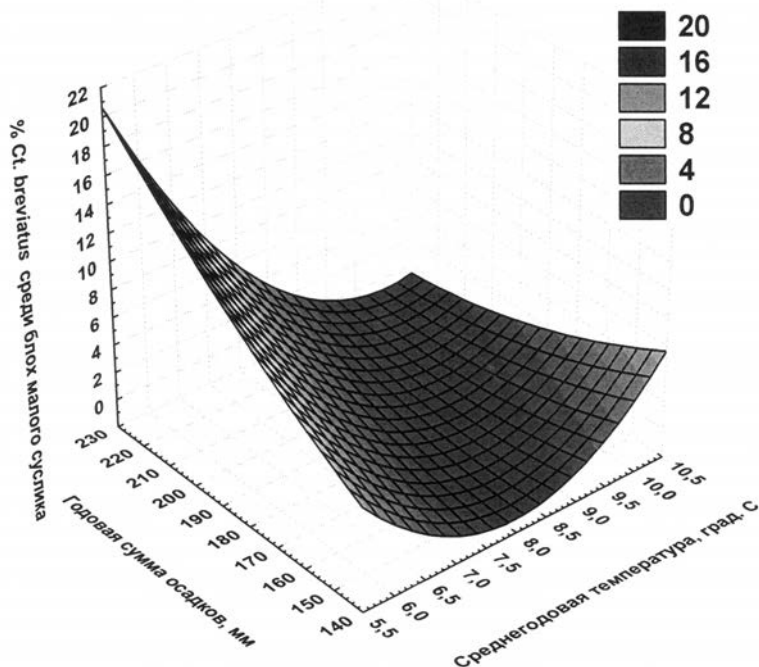


Рис. 230. То же для *St. brevisatus*

Индекс доминирования того же вида y_2 зависит, соответственно, от x_1 следующим образом: $y_2 = 150.6186 - 13.057 x_1$ [2], где $r = 0.733$, $R = 0.538$, ошибка оценки составляет 19.153, $F(1, 8) = 9.303$, $p < 0.0158$.

Индекс доминирования *S. tesquorum* y_3 зависит от x_1 и от годовой суммы осадков x_2 следующим образом: $y_3 = -239.4 + 9.333 x_1 + 1.145 x_2$ [3], где $r = 0.870$, $R = 0.757$, ошибка оценки 12.89, $F(2, 7) = 10.93$, $p < 0.07$. Из этих уравнений [1–3] можно рассчитать индексы доминирования и обилия массовых видов блох, а также и предсказывать эти показатели при наличии данных метеопрогнозов.

4.2.2.2.1.1.7. Прочие факторы динамики состава населения и обилия блох малого суслика

Мы не располагаем другими данными о факторах динамики численности блох малого суслика. В литературе имеются данные о таких факторах для близкого вида – горного суслика *S. musicus* на Кавказе (Ермолова, 2009; Ермолова, 2013; Ермолова, Артюшина, 2011; Ермолова с соавт., 2013). Этими авторами установлено отрицательное воздействие эндопаразитов (нематоды, микроспоридий и дрожжеподобного гриба), а также конкуренции других видов блох на численность блох суслика, и даже предложен метод прогнозирования численности блох по уровню выживания блох (Чумакова с соавт., 2002).

4.2.2.2.1.1.8. Факторы, ответственные за географические особенности состава населения блох малого суслика

Для того, чтобы определить, какие условия наиболее сильно влияют на структуру населения блох малого суслика, мы использовали имеющиеся литературные и архивные материалы, снабдив каждую точку ареала, имеющую данные по блохам, данными также и по

характеристике природы. Были использованы следующие показатели структуры населения блох малого суслика: x_1 – число видов; x_2 – процент *N. setosa* в населении блох; x_3 – индекс обилия блох на 1 гнездо за апрель – июль. Следующие показатели были использованы для характеристики местности: x_4 – тип грунта (1 – глинистый, 2 – песчаный); x_5 – многолетняя средняя температура января в градусах С; x_6 – то же июля; x_7 – многолетняя средняя для годовой суммы осадков в мм; x_8 – высота местности (1 – до 10 м над у.м.; 2–20–200; 3–201–500; 4 – более 500 м над у.м.). x_9 – длина вегетационного периода в днях; x_{10} – характеристика точки относительно ареала малого суслика (1 – центр ареала, 2 – периферия), x_{11} – численность хозяина (малого суслика): 1 – более 30 экз./га; 2–15–30 экз./га; 3 – менее 15 экз./га. Географические данные взяты из Малой Советской энциклопедии (1970–1978). Полученные данные представлены в табл. 307.

Факторный анализ данных, проведённый методом главных компонент с использованием вращения по методу varimax raw показал, что для населения блох наиболее существенны следующие факторы: x_4 – тип грунта, x_5 – многолетняя средняя температура января; x_6 – то же июля; x_7 – многолетняя средняя годовая сумма осадков и x_{11} – численность хозяев (малого суслика). Совокупность этих факторов описывает 84.43% дисперсии в пространстве двух факторов: фактор 1 (физические условия местности и численность хозяев – все факторы кроме x_5) и фактор 2 – «морозность климата» (x_5 –температура января), табл. 308.

Наиболее существенное воздействие на население блох оказывает годовая сумма осадков (предпочтительны повышенные осадки в пределах ареала) и тип грунта (предпочтительны глинистые).

Таким образом, на вариации состава населения блох в гнёздах малого суслика основное влияние оказывает фактор 1, он описывает внешние условия, определяющие активность блох – как физические (увлажнённость местности в пределах ареала хозяина, преобладающий тип грунта, летние температурные условия), так и кормовые условия – численность хозяина на данной территории. Кроме того, существенен и 2-й фактор, который характеризует условия зимовки. На рис. 231 представлено размещение рассмотренных участков ареала суслика в пространстве двух факторов. Видно, что участки 3, 5, 7 и 8 (обведены эллипсом) находятся в левой части рисунка и отстоят заметно от остальных. Эти участки характеризуются максимальной засушливостью климата и сниженной численностью хозяина.

Таблица 307. Характеристика районов учёта блох малого суслика. x - факторы

Место	x_1	x_2	x_3	x_4	x_5	x_6	x_7	x_8	x_9	x_{10}	x_{11}
Ростовская обл.	7	80	52	1	-7	23	525	2	170	2	1
Калмыкия	8	85	57	1	-6.5	24.5	360	1	196	1	2
Северное Приаралье	9	28	16.5	2	-10	25	100	2	-	2	3
Волгоградская обл.	8	71	17.1	1	-10	23	360	2	157	2	2
Гурьевская обл.	12	29	17	2	-13	24	190	1	200	1	3
Зап.-Каз. обл, глинистые ландшафты	9	72	33	1	-14	24	300	2	150	1	1
То же, пески	16	50	27	2	-11	25	200	3	170	1	3
Астраханская обл.	7	84.2	24	2	-6.9	25.1	175	1	216	2	3
Дагестан	5			1	-0,8	24	250	4	170	1	2
Самарская обл.	6			1	-13,5	21	370	3	180	2	3
Ставрополье	6			1	-4,5	23	400	3	182	2	1

Таблица 308. Связь признаков, определяющих население блох с факторами в пределах ареала хозяина (жирным шрифтом выделены коэффициенты выше 0.7)

признак	Фактор 1	Фактор 2
x_4 – тип грунта	-0.926	-0.200
x_5 – многолетняя средняя температура января	0.095	0.904
x_6 – то же июля	-0.800	0.452
x_7 – многолетняя средняя годовая сумма осадков	0.939	0.093
x_{11} – численность хозяев (малого суслика)	-0.737	-0.471
Процент объяснённой дисперсии	59.97	24.46
Собственные значения	2.998	1.223

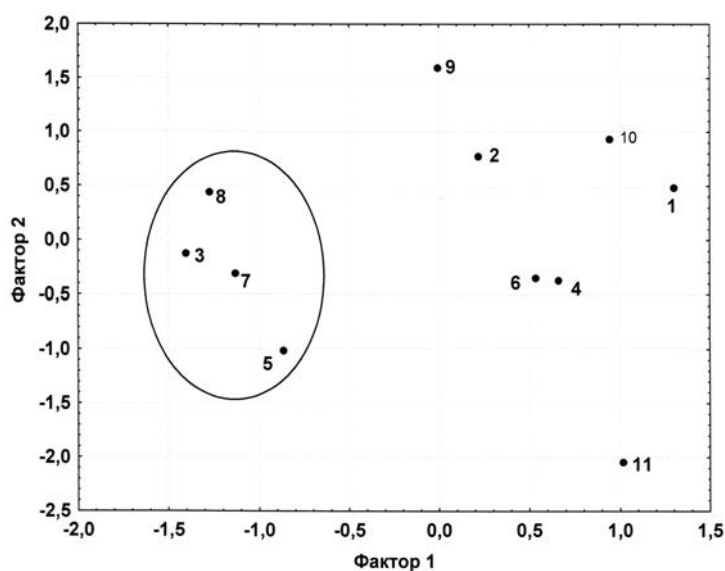


Рис. 231. Участки ареала малого суслика по соотношению видов блох в пространстве двух факторов (данные факторного анализа)

4.2.2.3. Блохи песчанок

4.2.2.3.1. Видовой состав блох песчанок на изучаемой территории

В табл. 285 был показан видовой состав блох песчанок всех видов. При этом видно, что богаче всего фауна блох у полуденной (35 видов) и тамарисковой (33 вида) песчанок, и значительно беднее – у двух других – большой (14 видов) и краснохвостой (13 видов). Резкие различия связаны с тем, что, во-первых, изучение блох двух последних видов началось лет на 30 позже, чем двух первых, и поэтому объём работ различен, а также с тем, что два последние вида находятся на северо-западной окраине своего ареала, где и численность самих зверьков относительно невысока, да и многие специфические виды их блох оказались не приспособленными к условиям местности.

В. М. Неронов (1977), рассмотревший фаунистический состав блох – эктопаразитов большой песчанки на всём протяжении её ареала в его Иранской и Среднеазиатско-Казахстанской частях, показал, что в Северо-Восточном Прикаспии фауна специфических видов бедна и составляет всего 6 видов. Те же виды, за исключением *C. lammelifera*, обнаружены на этом хозяине и в Западно-Казахстанской области. Последний вид в области обнаружен только на малых песчанках в Волго-Уральских песках и на тамарисковой песчанке – в Зауралье. Таким образом, отселяясь на северо-запад из Северо-Восточного Прикаспия, большие песчанки в Западно-Казахстанской области сохранили сходство фауны блох с отеческим регионом, существенно отличающимся от других, более южных частей ареала зверька.

Сходство фаун видов песчанок в Западно-Казахстанской области, рассчитанное по индексу Чекановского-Съернсена (табл. 198), максимально между тамарисковой и полуденной песчанками (85.3%). Значительное сходство показывают также списки видов блох большой и краснохвостой песчанок (74.08%). Связи между афаниптерофаунами большой песчанки и остальных видов гораздо слабее: для большой и тамарисковой песчанок – 59.58%, для большой и полуденной, как и между афаниптерофаунами краснохвостой и полуденной песчанок сходство минимально (44.30 и 45.84%), табл. 309.

Сходство фаун блох песчанок в целом составляет около 61.06%. Если сравнить виды хозяев по всей области, то максимальное сходство – 85.3% – наблюдается у географически близких форм тамарисковой и полуденной песчанок, и довольно высокое – у аналогично близких большой и краснохвостой (74.08%). Сильнее всего различается видовой состав блох у малочисленных в Зауралье полуденной и краснохвостой песчанок (45.84%), а также у полуденной и большой. В Приуралье (Волго-Уральские пески) сходство фаун блох малых песчанок особенно велико и составляет 93.55%. Фактически видовой состав блох этих видов там идентичен, различия в населении блох двух видов малых песчанок состоят главным образом в численности и соотношении видов.

4.2.2.3.2. Обилие и соотношение видов блох песчанок

4.2.2.3.2.1. Западно-Казахстанская область и её окрестности

В Приуралье в 1950–1983 гг. ИО всех видов блох шерсти у тамарисковой песчанки был близок к 1.5 на 1 зверька, ИД блохи *N. laeviceps* составлял около 50% у каждого вида. ИД

Таблица 309. Анализ сходства по составу фауны блох различных видов хозяев (песчанок) в Западно-Казахстанской области. Средневидовой показатель сходства $I\check{s}$ по области в целом – наддиагональная матрица, только для Зауралья – поддиагональная матрица

Виды хозяев	Большая песчанка	Краснохвостая песчанка	Тамарисковая песчанка	Полуденная песчанка	Средний для вида $I\check{s}$
Большая песчанка	-	74.08	59.58	44.9	59.62
Краснохвостая песчанка	58.82	-	56.52	45.84	58.81
Тамарисковая песчанка	57.14	40.00	-	85.30	67.53
Полуденная песчанка	50.00	33.33	54.55	-	58.69
Средний для вида $I\check{s}$	55.32	44.05	50.56	45.96	-

второго многочисленного вида блох на тамарисковой песчанке – *X. conformis* – составлял около 33.2% (от 11 до 49%), табл. 310. На полуденной песчанке там же в те же сроки ИО всех блох шерсти составлял 0.58, что ниже, чем у тамарисковой песчанки, а ИД основных видов блох составил, соответственно, 47.25 и 31.42%. В некоторых случаях у полуденных песчанок оказывался высоким ИД второстепенных видов (*N. setosa* или *R. cedeatis*), табл. 311.

Представление об обилии и соотношении видов блох песчанок Волго-Уральских песков и Зауралья можно получить из табл. 310–313.

Как видно из табл. 310 и 311, в 50-е гг. XX в. в гнёздах тамарисковых песчанок в Волго-Уральских песках преобладала *N. setosa*, второе место занимала *X. conformis*, а третье – *N. laeviceps*. В гнёздах полуденных песчанок тогда преобладала *X. conformis* (Новый Уштаган), второе место занимала *N. setosa* или же значительно преобладала *N. laeviceps* (Сасыктау и Новая Казанка). По данным А. А. Лисицына с соавт. (Архив УПЧС, 1968,) в среднем за 1950–1965 гг. в гнёздах обоих видов (вместе) индекс обилия блох в устьях нор составлял 0.103, в гнёздах 4.85 (по 1479 гнёздам), тогда как по данным В. П. Милуновой за 1950–1951 гг. (архив УПЧС) обилие блох в гнёздах полуденных песчанок было гораздо выше (18.19, по 64 гнёздам), чем в таковых тамарисковых: всего 0.79 (по 21 гнезду). При этом в устьях нор песчанок господствовала *X. conformis* (73.6%), рис. 232, тогда как в гнёздах более половины составляла *N. laeviceps* (52.2%).

В шерсти тамарисковых песчанок в Волго-Уральских песках в среднем за все годы индексы обилия составили 1.53. В 1950–1951 гг. преобладала *X. conformis* (Новый Уштаган и Новая Казанка) или *N. laeviceps* (Сасыктау). Второе место занимала, соответственно, *N. laeviceps* или *X. conformis*. В 1973–1987 гг. в шерсти тамарисковой песчанки преобладает *N. laeviceps*, а второе место остаётся за *X. conformis*. В Зауралье в 2003–2007 гг. в шерсти этих песчанок аналогичным образом преобладает *N. laeviceps*, а второе место остаётся за *X. conformis*, рис. 232. То же наблюдал и В. К. Поляков с соавторами (1977).

В шерсти полуденных песчанок в Волго-Уральских песках при среднем индексе обилия 0.58 в 1950–1951 гг. преобладала *N. setosa* (Новый Уштаган), или *N. laeviceps* (Сасыктау и Новая Казанка). Второе место занимала *X. conformis*.

В 1973–1985 гг. там же в шерсти полуденных песчанок преобладает *N. laeviceps*, а второе место занимает *X. conformis*. По данным А. А. Лисицына с соавт. (архив УПЧС, 1968),

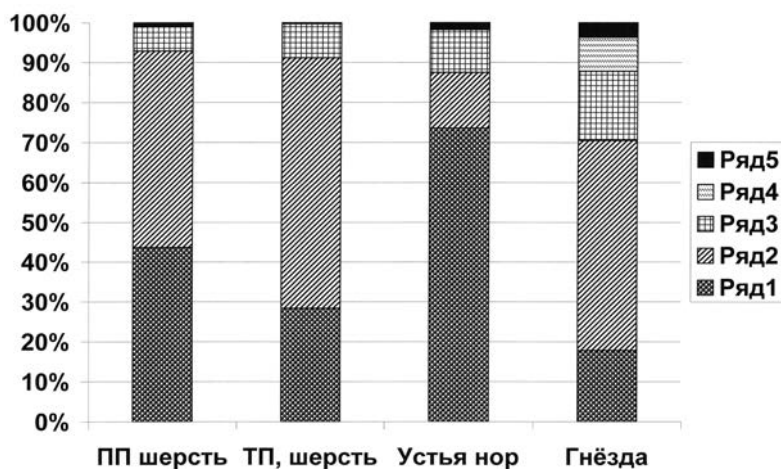


Рис. 232. Соотношение основных видов блох в шерсти, норах и гнёздах малых песчанок в Волго-Уральских песках. Ряд 1 – *X. conformis*, 2 – *N. laeviceps*, 3 – *C. lammelifera*, 4 – *R. cedeatis*, 5 – прочие виды

Таблица 310. Обилие и процентное соотношение видов (в скобках) блох тамарисковой песчанки в Волго-Уральских песках

Место, год сбора	Всего объектов	Число блох	Индексы обилия и доли в населении в процентах (в скобках)													
			<i>N. laev.</i>	<i>X. conf.</i>	<i>C. tesq.</i>	<i>N. set.</i>	<i>Ct. pollex</i>	<i>Cop. lamm.</i>	<i>N. mokrz.</i>	<i>Ct. ell.</i>	<i>R. ced.</i>	<i>O. kas.</i>	<i>O. ilov.*</i>			
Блохи нор и гнёзд																
Н. Ушпаган, 1950	13 гнёзд	14	0.077 (7.14)	0.308 (28.57)	0	0.692 (64.29)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Сасыктау, 1950	6 гнёзд	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Новая Казанка, 1951	2 гн.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Айбас. 1073–1985 оба вида песчанок	102 гнезда		3.206 (76.93)	0.677 (16.24)	0	0	0.108 (2.59)	0.559 (13.41)	0.049 (1.18)	0.01 (0.24)	0.176 (4.22)	0.059 (1.42)	0	0	0	
	3535 ходы		0.036 (8.02)	0.39 (86.86)	0	0	0.003 (0.67)	0.02 (4.45)	0	0	0	0	0	0	0	
	20200 входы		0.10 (51.81)	0.083 (43.01)	0	0	0.005 (2.59)	0.005 (2.59)	0	0	0	0	0	0	0	0
Блохи шерсти																
Н. Ушпаган, 1950	1757	187	0.353 (35.25)	0.47 (47.48)	0.007 (0.72)	0.03 (2.88)	0.007 (0.72)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Сасыктау, 1950	нд	567	(88.0)	(11.82)	0	0	0	(0.18)	0	0	0	0	0	0	0	0
Новая Казанка, 1951	817	1223	0.57 (38.15)	0.73 (48.67)	0	0.002 (0.13)	0	0.002 (0.13)	0	0	0	0	0.19 (12.93)	0	0	0
Айбас. 1973–1985 г. г.	5268	10588	1.326 (71.19)	0.469 (25.18)	0	0.0002 (0.011)	0.0065 (0.35)	0.0366 (1.96)	0.0008 (0.041)	0	0.0006 (0.03)	0.011 (0.58)	0.0004 (0.02)**	0	0	0

*Расшифровку названий видов см. табл. 303. Кроме того, в Зауралье до 1964 г. в норе тамарисковой песчанки была обнаружена единично *Stenoponia ivanovi*. **Кроме того, *A. rossica* 0.0004 (0.02), *A. schelkovnikovi* 0.0004 (0.02), *L. segnis* 0.0002 (0.01), *F. frontalis* 0.0002 (0.01).

в среднем за 1950–1965 гг. в Волго-Уральских песках обилие блох шерсти составляло 1.90 на тамарисковых и 0.58 – на полуденных песчанках. В шерсти обоих видов преобладала *N. laeviceps*, причём у тамарисковой песчанки – в большей мере, чем у полуденной (соответственно, 61.35% против 48.41%). Второе место занимала *X. conformis*: у тамарисковой песчанки эти блохи составляли 27.75, а у полуденной – 43.2%. Третье место у обоих видов

Таблица 311. Обилие и процентное соотношение видов (в скобках) блох шерсти тamarисковой песчанки в Зауралье, 2003–2007 гг.

Место, год сбора	Индекс обилия	Доли в населении блох в процентах								
		<i>N. laev.</i>	<i>X. conf.</i>	<i>X. scry.</i>	<i>Ct. brev.</i>	<i>Ct. pollex</i>	<i>N. mokrz.</i>	<i>A. ross.</i>	<i>N. cons.</i>	Прочие
Зауралье, весна	5.17	51.0	2.5	23.0	5.0	0	0	0	0	16.5
Левобер. пойма р. Урал, весна	3.6	96.05	0	0	0.69	0.33	0	0.33	0.4	2.8
Зауралье осень	3.82	85.9	11.5	2.0	0.1	0.5	0	0	0	0
Левобер. пойма р. Урал, осень	2.33	98.53	0	0.13	0	0	0.67	0.33	0	0.36
В среднем	3.73	82.87	3.5	6.28	1.45	0.21	0.17	0.17	0.1	5.25

занимала также блоха песчанок *Cop. lammelifer* (у тamarисковой – 8.47%, у полуденной – 6.2%).

Таким образом, в 50-х гг. XX в., когда численность малого суслика в северной половине и в центре Волго-Уральских песков была ещё достаточно велика, специфические блохи этого зверька преобладали в гнёздах тamarисковой и в шерсти полуденной песчанки, а позже, когда численность сусликов резко упала, почти исчезли из паразитоценоза песчанок. По усредненным за 1950–1965 гг. данным доля специфических блох малого суслика составила в гнёздах песчанок 2.52%, в шерсти полуденных песчанок – 0.26%, а в шерсти у тamarисковой песчанки – 0.49%. Обращает на себя внимание давно известная в литературе бóльшая привязанность блох *N. laeviceps* к тamarисковой песчанке, а блох *X. conformis* – к полуденной песчанке. Надо отметить также, что у тamarисковой песчанки в Зауралье соотношение видов блох отличается от такового в Волго-Уральских песках (табл. 310–312; 315; рис. 233). Так, доминирование блохи *N. laeviceps* в шерсти значительно сильнее в Зауралье: 96.8% на песчанках левобережной поймы р. Урал и несколько меньше – в Зауральном песчаном ландшафтно-экологическом районе – 74.3%.

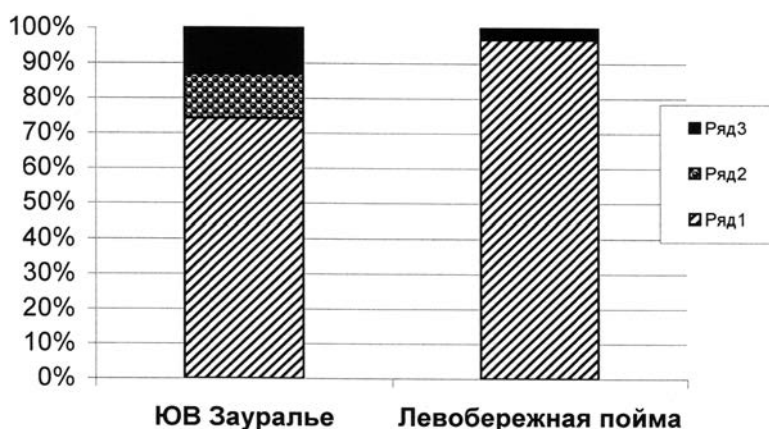


Рис. 233. Соотношение основных видов блох в шерсти, норах и гнёздах тamarисковых песчанок в Зауралье. Ряд 1 – *X. conformis*, 2 – *N. laeviceps*, 3 – прочие виды

таблица 312. Обилие и процентное соотношение видов (в скобках) блох полуденной песчанки в Волго-Уральских песках

Место, год сбора	Всего объектов	Число блох	Индексы обилия и доли в населении в процентах (в скобках)											
			<i>N. laev.</i>	<i>X. conf.</i>	<i>C. tesq.</i>	<i>N. set.</i>	<i>Ct. pollex</i>	<i>Cop. lamm.</i>	<i>N. mokrz.</i>	<i>A. ross.</i>	<i>R. ced.</i>	<i>O. kas.</i>	<i>F. frontalis.</i>	
Блохи нор и гнёзд														
Н. Уштанган, 1950	18 гнезд	17	0.22 (23.53)	0.39 (41.18)	0.05 (5.88)	0.28 (29.41)	0	0	0	0	0	0	0	0
Сасыктау, 1950	44 гнезда	24	0.30 (54.17)	0.18 (33.3)	0	0	0.068 (12.5)	0	0	0	0	0	0	0
Новая Казанка, 1951	3 гнезда	2	0.67 (100)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Блохи шерсти														
Н. Уштанган, 1950	865	52	0.072 (13.01)	0.145 (26.09)		0.331 (59.78)	0.006 (1.09)	0	0	0	0	0	0	0
Сасыктау, 1950	нд	548	(75.18)	(23.3)6	0	0	0	(1.277)	0	0	0	(0.18)*	0	0
Новая Казанка, 1951	3286	1123	0.146 (42.84)	0.128 (37.44)	0	0	0.0016 (0.46)	0	0	0	0	0.066 (19.26)	0	0
Айбас, 1073–1985	11720	7978	0.395 (58.02)	0.264 (38.78)	0	0	0.011 (1.62)	0.0088 (1.29)	0.001 (0.15)	0.0001 (0.015)	0.0004** (0.059)	0.0001 (0.015)	0.0003 (0.044)	0.0003 (0.044)

* *Rhadinjpsylla li.*

** *Stenophthalmus dolichus.*

нд – нет данных.

Табл. 313. Обилие и процентное соотношение видов блох шерсти большой песчанки в Зауралье

Год	Сезон	Всего объектов	Число блох	Индексы обилия и доли в населении в процентах (в скобках)								
				<i>X. scry.</i>	<i>N. laev.</i>	<i>E. oshan.</i>	<i>C. tesq.</i>	<i>Ct. dol.</i>	<i>R. ced.</i>	<i>M. hebes</i>	Прочие виды	
2003	Весна	138	480	3.35 (96.5)	0.104 (0.09)	0.139 (0.4)						0.01 (0.3)*
2003	Осень	99	1203	11.47 (94.4)	0.61 (5)							0.07 (0.6)
2004	Осень	156	2621	16.13 (96)	0.34 (2)	0.27 (1.6)	0.032 (0.19)					0.067 (0.4)
2006	весна	59	1041	17.03 (96.5)	0.016 (0.09)	0.016 (0.09)	0.034 (0.19)					
2007	Весна	79	548	5.97 (86.02)		0.40 (5.76)	0.53 (7.64)					
2007	осень	93	1023	10.8 (98.2)	0.17 (1.5)			0.011 (0.1)	0.011 (0.1)	0.011 (0.1)		

**Ct. breviatus*.

Как видно из табл. 315, блохи большой песчанки изучены слабее, чем блохи тамарисковой и полуденной песчанок (определено 5893 экз. с 624 зверьков), что связано как с меньшим сроком наблюдений (эти песчанки проникли на территорию области в 60-х гг. XX в.), так и с меньшей численностью зверьков, особенно в начале работ. Индекс обилия невысок (0.106), в составе паразитоценоза резко преобладают специфические блохи большой песчанки. Блохи малых песчанок составляют менее 0.6%, малого суслика – до 0.5%, тушканчика – до 0.1%.

Блохи краснохвостой песчанки, изученные в Зауральной части области в 2003–2007 гг., представлены в табл. 314.

Из табл. 314 видно, что блохи краснохвостой песчанки изучены, по нашим данным, слабее, чем блохи других видов песчанок (изучено не более 300 экз. песчанок и до 300 экз.

Таблица 314. Обилие и процентное соотношение видов блох шерсти краснохвостой песчанки в Зауралье

Год сбора	Сезон	Всего объектов	Число блох	Индексы обилия и доли в населении в процентах (в скобках)			
				<i>N. laev.</i>	<i>X. conf.</i>	<i>X. scry.</i>	прочие
2003	весна	30	102	1.09 (32)		2.21 (65)	(3.0)
2003	Осень	22	29	0.527 (40)		0.79 (60)	
2004	весна	29	17		0.18 (31)	0.22(37.5)	0.18 (31.5)
2005	весна	24	144	0.583 (10)		4.92 (82)	2.17 (36.11)
2006	То же	нд	нд	0.812 (58)	0.588 (42)		
2007	То же	12	62	3.82 (74)			1.35 (26)
2007	осень	84	92	0.78 (71.0)	0.26 (24)		0.05 (5.0)
итого		201*	446*	2.22 (38.3)	0.13 (6.05)	1.03 (46.64)	0.40 (9.01)

* без 2006 г.

блех). ИО около 2.2. В составе паразитоценоза отмечены большей частью блохи песчанок, резко преобладают паразиты большой песчанки.

4.2.2.3.2.2. Территориальные различия в населении блох песчанок

4.2.2.3.2.2.1. Географические различия в пределах изучаемой области и её окрестностей

Видовой состав блох песчанок из различных частей области представлен в табл. 317.

Из табл. 315 видно, что на правобережье афаниптерофауна обоих видов песчанок значительно богаче. Это объясняется, прежде всего, более значительным объёмом материала. Несомненно, имеются и природные причины таких различий, которые состоят в различиях географических условий, состава фауны и численности хозяев. По этим данным, население блох двух рассматриваемых видов песчанок различалось в Волго-Уральском междуречье и в Зауралье следующим образом.

1) у тамарисковой песчанки на левом берегу отсутствуют 9, а у полуденной – 8 видов, присутствующих в Волго-Уральских песках. Это общие для обоих хозяев *L. segnis*, *F. frontalis*, *A. prima*, *A. schelkovnikovi*, *A. kalabuchovi*, *O. kasakiensis*, *Ct. dolichus*, *Ct. orientalis*, а также *St. ivanovi* у тамарисковой песчанки и 15 других видов у полуденной (табл. 317). Такое значительное различие можно объяснить только гораздо меньшим объёмом наших данных с левобережья, а также низкой численностью там полуденной песчанки.

2) особенно мало видов блох (9 вместо 32 на правобережье) найдено на левобережье на полуденной песчанке, из-за её низкой численности там; в Зауралье нет 23 второстепенных видов блох, которые встречаются на том же виде в Волго-Уральском междуречье. С одной стороны, это связано с отсутствием материала из Зауралья по гнёздам (не обнаружены *F. frontalis*, *C. styx*), с другой – с географическими особенностями ареалов блох и зверьков (*O. kasakiensis*, *A. kalabuchovi*, *Ct. orientalis* не найдены у млекопитающих Зауралья, или там практически нет основного хозяина, как серого хомячка для блохи *A. schelkovnikovi*). У тамарисковой песчанки, но не у полуденной, в Зауралье найдены *P. irritans*, *F. semura*, *L. taschenbergi*, *N. setosa*, *M. lenis*.

3) В Зауралье на тамарисковых песчанках, но не на полуденных, обнаружили виды, свойственные виду – вселенцу – большой песчанке (*X. skrjabini*, *E. oschanini*), а также восточный вид блохи барсука *P. flabellum* и южный вид блох тушканчика, близкий к *M. tuschkan* (*M. eucta*).

4.2.2.3.2.2.2. Географические различия в населении блох песчанок в пределах Среднеазиатско-Казахстанского региона

Для рассмотрения вопроса об изменчивости состава фауны блох песчанок на обширной территории мы воспользовались литературными и, в меньшей мере – собственными данными о блохах краснохвостой песчанки в силу значительной протяжённости её ареала с севера на юг. Для этой цели в нашем распоряжении имелись архивные данные УПЧС и литературные материалы. Всего использованы материалы по 16 участкам ареала: 1 – в Зауральной части Западно-Казахстанской обл. (Майканов с соавт., 2009, 2014), 2) 2 – 7 в Гурьевской (ныне Атырауской) обл. (Сараев с соавт., 2011): 2 – Приморье, по классификации Сараева с соавт. 16.3; 3 – Приуралье, уч. 16.6; 4 – правобережная пойма р. Урал, уч.16.7; 5 – левобережная пойма р. Урал, уч.18.1; 6 – Зауралье, уч.18.2; 7 – соровый ЛЭР (ландшафтно-экологический район) – уч. 18.3; 8 – Приэмбинская равнина, уч. 18.6. 3) 9 – участок в Ащикольской равнине Кызыл-Ординской обл. Казахстана (Искаков, 2010); 4) 7 участков в Туркмении (Ефимов, 2005): 10 – Красноводский полуостров и Заузбойное плато; 11 – Южный Устьюрт; 12 – Прикаспийская песчано-солончаковая равнина; 13 – Приатрекская низменность; 14 – Западные Каракумы; 15 – горы и предгорья (Большой Балхан, Копетдаг); 16 – Юго-Восточные Каракумы (табл. 316)

Таблица 315. Видовой состав блох песчанок из различных частей области дан по: Маштаков, 1969; Поляков с соавт., 1977; Архив УПЧС 1950–1965, 2003–2007 гг.)

№№ по табл. 283	Виды блох	Волго-Уральское междуречье		Зауралье			
		Тамарисковая песчанка	Полуденная песчанка	Тамарисковая песчанка	Полуденная песчанка	Большая песчанка	Краснохвостая песчанка
1	<i>Pulex irritans</i> L.	+	+	+	–	–	–
3	<i>E. oschanini</i> Wagn.	–	–	+	–	+	+
6	<i>Xenopsylla conformis</i> Wagn.	+	+	+	+	+	+
7	<i>X. magdalinae</i> Ioff;	+	+	–	–	–	–
8	<i>X. skrjabini</i> Ioff	–	–	+	–	+	+
53	<i>Stenoponia ivanovi</i> Ioff et Tifl.	+	–	–	–	–	–
9	<i>Coptopsylla lamellifer dubinini</i> Ioff	+	+	+	–	–	–
57	<i>Paraceras flabellum</i> Wagn.	–	–	+	–	–	–
14	<i>O. ilovaiskii</i> Wagn. et Ioff	+	+	+	+	–	–
15	<i>N. mokrzecky</i> Wagn.	+	+	+	–	–	–
18	<i>C. tesquorum transvolgensis</i> Ioff	+	+	+	+	–	–
58	<i>Ceratophyllus styx</i> Rotsch.	–	+	–	–	–	–
19	<i>N. laeviceps</i> Wagn.	+	+	+	+	+	+
16	<i>N. consimilis</i> Wagn.	+	+	+	–	–	–
24	<i>F. frontalis alatau</i> Fed.	+	+	–	–	–	–
23	<i>F. semura</i> Wagn. et Ioff	+	+	+	–	–	–
46	<i>F. macrophthalma</i> Ioff	–	+	–	–	–	–
25	<i>O. volgensis</i> Wagn. et Ioff	+	+	+	+	+	+
26	<i>O. kasakiensis</i> Ioff	+	+	–	–	–	–
27	<i>M. hebes</i> I. et R.	+	+	+	+	+	–
28	<i>M. lenis</i> I. et R.	+	+	+	–	–	–
29	<i>M. tuschkan</i> Wagn. et Ioff	+	+	+	+	–	–
62	<i>M. eucta</i>	–	–	+	–	–	–
30	<i>Leptopsylla (L.) segnis</i> Schön	+	+	–	–	–	–
33	<i>L. taschenbergi</i> Wagn.	+	+	+	–	–	–
34	<i>Amphipsylla rossica</i> Wagn.	+	+	+	+	–	–
35	<i>A. prima</i> Wagn.	+	+	–	–	–	–
36	<i>A. schelkovnikovi</i> Wagn.	+	+	–	–	–	–
37	<i>A. kalabuchovi</i> Ioff et Tifl.	+	+	–	–	–	–
39	<i>Ct. (E.) pollex</i> Wagn. et Ioff	+	+	+	–	–	–

№№ по табл. 283	Виды блох	Волго-Уральское междуречье		Зауралье			
		Тамарисковая песчанка	Полуденная песчанка	Тамарисковая песчанка	Полуденная песчанка	Большая песчанка	Краснохвостая песчанка
40	<i>Ct. (E.) breviatus</i> Wagn. et Ioff	+	+	+	+	+	–
44	<i>Ct. dolichus</i> Ioff	+	+	–	–	+	–
42	<i>Ct. orientalis</i> Wagn.	+	+	–	–	–	–
51	<i>Rhadinopsylla cedestis</i> Roths.	+	+	+	–	+	+
63	<i>R. li</i>	–	+	–	–	–	–
52	<i>R. bivirgata</i> Roths.	+	+	+	–	+	–
53	<i>Neopsylla setosa</i> Wagn.	+	+	+	–	+	–
Всего видов		30	32	24	9	11	6

Сравнение видового богатства этих участков ареала краснохвостой песчанки было проведено с помощью кластерного анализа. Результаты представлены на рис. 234. Из него видно, что среди всех участков своим видовым богатством выделяется участок 10 (Красноводский полуостров). В 50-е гг. на этой территории наблюдался сильный подъём численности зверька, что, по-видимому, способствовало обогащению фауны его блох. Среди остальных выделяется своеобразием наиболее удалённый к юго-востоку 16-й (туркменский) участок. Оставшиеся участки на уровне 2.4 эвклидовых расстояния делятся на два кластера – северный (Западно-Казахстанская, Гурьевская и Кызыл-Ординская области Казахстана) и южный (оставшиеся 5 участков Туркмении).

Северный кластер характеризуется сниженным видовым богатством (до 15 видов, см. рис. 234) и значительным сходством ряда участков, особенно 2 и 3 (Волго-Уральское междуречье), 4, 6 и 7 (Северо-Восточный Прикаспий, южная часть): из трёх последних особенно близки наиболее восточные участки 6 и 7 (Зауральный участок 18.2 и Соровый ландшафтно-экологический участок 18.3 по районированию Сараева с соавт.).

Участки 1, 9 и 5–7 расположены на периферии ареала хозяина, они слабее связаны с остальными и друг с другом, разве что 9-й, кзылординский участок чуть ближе к такому, расположенным на самом востоке Прикаспия (6 и 7). В южном (туркменском) кластере видовой состав блох значительно разнообразнее; сильного сходства участков не отмечено.

Далее мы сравнили соотношение основных видов в фаунах. Рассматривали долю трёх наиболее многочисленных видов блох в составе фауны каждого участка (рис. 233 и 234). Эти данные также позволяют разделить рассматриваемую территорию на две части по сходству видов-доминантов, что соответствует и данным кластерного анализа: 1) в северной части, примерно до широты участков 9 и 10 разнообразие видов-доминантов снижено, почти везде доминируют *X. conformis*, *N. laeviceps* или (восточнее) *X. skrjabini*. Различия состоят в основном в составе видов, занимающих третьи и последующие места в системе доминирования. При этом местами численность хозяина достаточно велика.

Из рис. 235 видно, что участки, расположенные на северном побережье Каспийского моря западнее р. Урал, сходны по соотношению блох: доминирует, составляя около 2/3 населения блох, *X. conformis*. Для Западно-Казахстанской обл. характерно, что, при том же доминанте субдоминантом здесь оказывается *N. laeviceps*, блоха более северного экологического облика, а южнее, в участках Гурьевской и Кызыл-Ординской областей 2-е

Таблица 316. Соотношение видов-доминантов блох краснохвостой песчанки в различных частях ареала

Географическое положение		Место вида в доминировании, %				
№ участка	Название	1	2	3	Прочие виды	авторы
1	Западно-Казахстанская обл.	<i>X. skrjab.*</i> 46.4	<i>N. laev.</i> 38.3	<i>X. conf.</i> 6.1	9.2	Архив УПЧС, Майканов, 2009, Майканов, 2014
Гурьевская обл.						
2	16.3 Приморье	<i>X. conf.</i> 59.7	<i>N. laev.</i> 26.7	<i>C. lamm. dub.</i> 7.4	6.2	Сараев с соавт., 2011
3	16.6 Приуралье	<i>X. conf.</i> 65.46	<i>N. laev.</i> 31.5	<i>R. ced.</i> 0.9	2.1	То же
4	16.7 правобережная пойма р. Урал	<i>X. conf.</i> 69.5	<i>N. laev.</i> 28.4	<i>N. mokrz.</i> 0.5	1.6	То же
5	18.1 левобережная пойма р. Урал	<i>X. skrjab.</i> 37.8	<i>X. conf.</i> 25.4	<i>N. laev.</i> 17.5	19.3	То же
6	18.2 Зауралье	<i>X. skrjab.</i> 45.1	<i>X. conf.</i> 30.5	<i>N. laev.</i> 14.3	10.1	То же
7	18.3 Сорový ЛЭР	<i>X. skrjab.</i> 57.8	<i>N. laev.</i> 17.7	<i>X. conf.</i> 13.9	10.6	То же
8	18.6 Приэмбинская равнина	<i>X. skrjab.</i> 68.9	<i>N. laev.</i> 21.1	<i>X. conf.</i> 6.3	3.7	То же
Кзыл-Ординская обл. Казахстана						
9	Ащикольское плато	<i>X. conf.</i> 56.0	<i>N. laev.</i> 15.0	<i>C. lam.</i> 10.5	18.5	Искаков, 2010
Туркмения						
10	I –Красноводский п-в, Заузбойское плато	<i>X. conf.</i> 61.6	<i>N. laev.</i> 10.4	<i>C. lam. lam.</i> 6.2	21.8	Ефимов, 2005
11	II – Южный Устюрт	<i>X. conf.</i> 20.7	<i>N. laev.</i> 20.2	<i>C. lam. lam.</i> 23.8	35.3	То же
12	III – Прикаспийская песчано-солончаковая равнина	<i>X. hirtipes</i> 46.4	<i>X. nutt.</i> 38.4	<i>X. conf.</i> 8.3	6.9	То же
13	IV – Приатрская низменность	<i>X. nutt.</i> 61.75	<i>X. conf.</i> 11.5	<i>N. laev.</i> 8.6	18.15	То же
14	V – Западные Каракумы	<i>X. hirtipes</i> 51.5	<i>R. daca</i> 14.3	<i>X. conf.</i> 8.3	25.9	То же
15	VI – Горы и предгорья Бол. Балхан, Бадхыз	<i>X. nutt.</i> 32.8	<i>X. conf.</i> 28.4	<i>N. laev.</i> 14.7	24.1	То же
16	VII – Юго-Восточные Каракумы	<i>X. conf.</i> 46.1	<i>C. olgae</i> 15.6	<i>X. gerb. caspius</i> 13.4	24.9	То же

Расшифровка сокращений: *N. laev.* – *N. laeviceps*; *C. lam.* – *C. lamellifer*; *C. lam. dub.* – *C. lamellifer*; *C. lam. lam.* – *C. lamellifer lamellifer*; *X. conf.* – *X. conformis*; *X. skrjab.* – *X. skrjabini*; *X. hirt.* – *X. hirtipes*; *X. nutt.* – *X. nuttalli*.

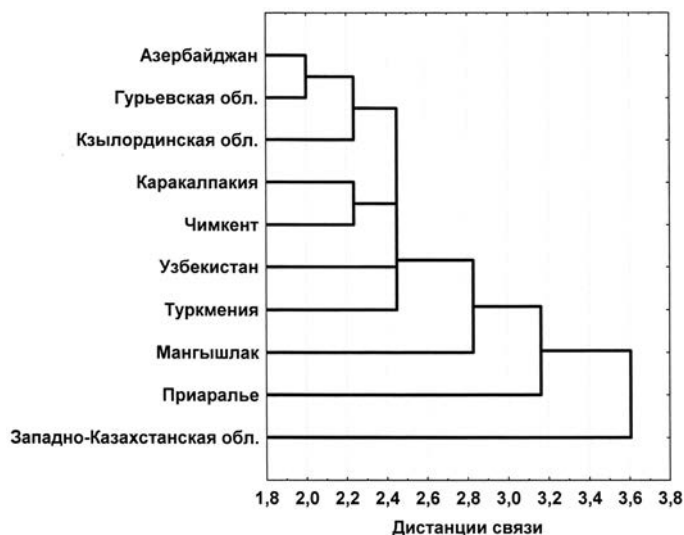


Рис. 234. Сходство фаун блох краснохвостой песчанки в различных частях ареала

место занимает *X. conformis*, т.к. в северо-восточном Прикаспии (участки 1, 6–8) и Приаралье (уч. 9) доминирует *X. skrjabini* (42–46%). Этот вид отсутствует на северо-западной и западной окраине ареала хозяина. По мере продвижения к востоку и югу роль этого вида

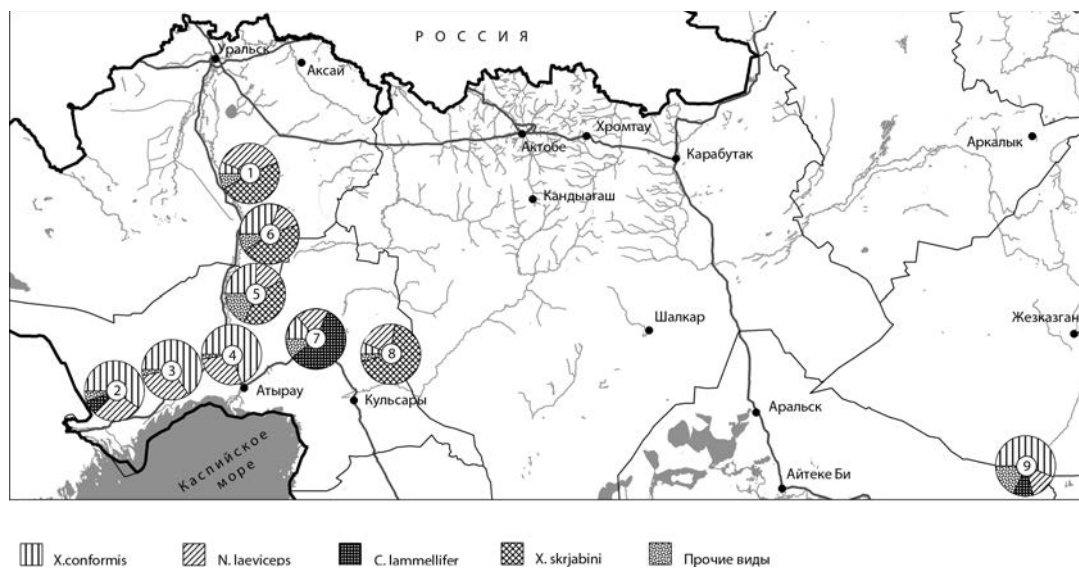


Рис. 235. Соотношение видов блох краснохвостой песчанки в северной части ареала. Районы работы: 1 – Западно-Казахстанская обл. (архив УПЧС); 2 – 8 – участки в Гурьевской (Атырауской обл., по Сараеву с соавт., 2011): 2 – уч-к 16.3 – Приморье; 3 – уч-к 16.6 – Приуралье; 4 – уч-к 16.7 – правобережная пойма р. Урал; 5 – уч-к 18.1 – левобережная пойма р. Урал; 6 – уч-к 18.2 – Зауралье; 7 – уч-к 18.3 – Сорový ландшафтно-экологический район; 8 – уч-к 18.6 – Приэмбинская равнина; 9 – Ащикольская равнина, Кзыл-Ординская обл. Казахстана (по Исакову, 2010); Обозначения видов в кругах: 1 – *X. conformis*; 2 – *N. laeviceps*; 3 – *X. skrjabini*; 4 – *Cop. lammelifera*; 5 – *N. mokrzejkyi*; 6 – *Rh. cedestis*

в населении блох возрастает. *N. laeviceps* прочно занимает 2-е место в сообществе почти во всех участках северной группы. Максимальна её доля на севере (уч. 1) – 38.4%, и на правобережной пойме р. Урал в пределах Гурьевской обл. (31.5%), а южнее её доля падает до 17–21% (уч-ки 7 и 8). Третье место в системе доминирования в Зауралье часто занимает *X. conformis*, поскольку доминирует там *X. skrjabini*. В Приаралье (уч.9) и на севере Туркмении (уч-ки 10–11) соотношение видов близко к таковому на северо-востоке Прикаспия: первое место занимает *X. conformis*, второе – *N. laeviceps*, третье – *Coptosylla lamellifer*, но *X. skrjabini* на краснохвостой песчанке там почти не встречается, хотя многочисленна на большой песчанке. Нет её и в Туркмении.

Далее, в более южной части ареала хозяина (рис. 236) виды-доминанты меняются: сначала на первое место выходит *X. hirtipes* (12 и 14 участки, 46.4 и 51.5%), а ещё южнее – *X. nuttalli* (в горах Туркмении и на Приатрекской низменности, уч-ки 13 и 15, соответственно 61.75 и 32.8%).

Для участков Туркмении характерно преобладание *X. conformis* в участке 10 (Красноводский полуостров) и в уч-ке 16 (Юго-Восточные Каракумы), тогда как на остальных территориях Туркмении господствует более южные формы. Второе место среди блох краснохвостой песчанки на севере Туркмении (уч-ки 10 и 11) занимает *N. laeviceps*, в Приатрекской низменности и в предгорных и горных районах на юге республики (уч-ки 13 и 15) сюда оттесняется *X. conformis*; в остальных участках второе место занимают своеобразные виды: в уч. 14 – *R. daca*, в участке 16 – *C. olgae*. Третье место в сообществе блох изучаемого хозяина на севере Туркмении (уч-ки 10 и 11) занимает *C. lammelifur lammelifur* (соответственно, 6.2 и 23.8%), в уч-х 12 и 14 – *X. conformis*, а в участках 13 и 15 – *N. laeviceps*. В участке 16 третье место в сообществе занимает *X. gerbilli caspius*. На севере ареала хозяина водится другой подвид – *C. lammelifur – C. l. dubinini* (уч-ки 1, 9–10.5 и 6.2%)

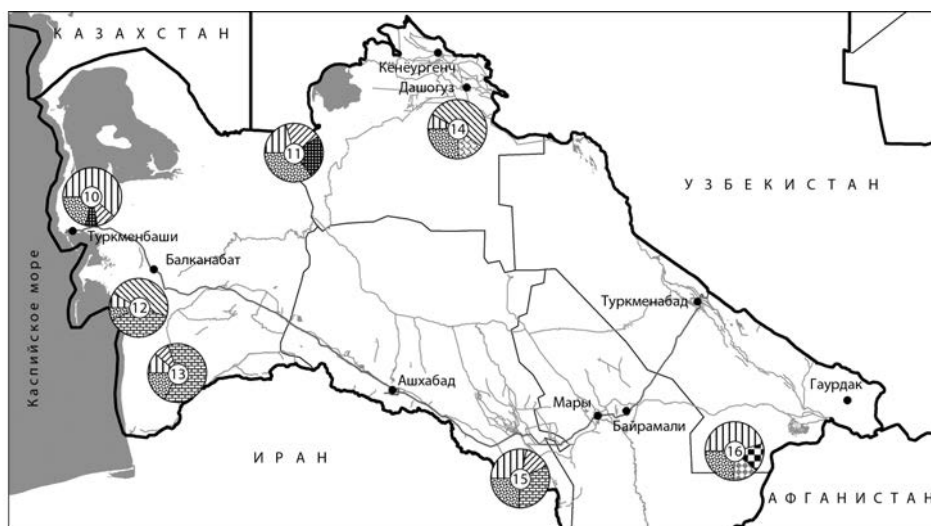


Рис. 236. Соотношение видов блох краснохвостой песчанки в южной части ареала. Районы работы: 10 – 16 – участки в Туркмении (по Ефимову, 2005): 10 –уч-к I – Красноводский полуостров, Заузбойское плато; 11 – уч-к II – Южный Устюрт; 12 – уч-к III – Прикаспийская песчано-солончаковая равнина; 13 –уч-к IV – Приатрекская низменность; 14 –уч-к V – Западные Каракумы; 15 – –уч-к VI – горы и предгорья (Б. Балхан, Бадхыз); 16 –уч-к VII – Юго-восточные Каракумы.

в населении блох). Южнее, в Западных Каракумах (уч.14) появляется самый южный подвид *C. l. rostrata* (4-е место в системе доминирования, 5% в населении).

На краснохвостой песчанке в Азербайджане (Бакеев с соавт., 1957) преобладают *X. conformis* и *N. laeviceps*. Эти два вида доминируют везде на прибрежных участках, кроме участков 12 и 13 на юге Туркмении.

Таким образом, для населения блох краснохвостой песчанки в пределах рассмотренной территории характерно: 1) увеличение числа видов от периферии ареала к его экологическому центру. (от 9–13 на севере до 30 видов на Красноводском полуострове); 2) богатство видов блох заметно выше в южной части ареала хозяина, чем в северной (12–30 против 9–13). Максимальное видовое богатство характерно для участков 1 (30 видов), 5 (23 вида) и 7 (21 вид); 3) в северном кластере фаун блох преобладает *X. conformis*, содоминантом является *N. laeviceps* (особенно в Западно-Казахстанской области). 4) роль *X. skrjabini* максимальна в Западно-Казахстанской области и на севере Урало-Эмбинского междуречья; в Приаралье и в Туркмении её нет. Может быть, что господство этого вида в Западно-Казахстанской области связано с тем, что здесь краснохвостая песчанка сильнее, чем на юге, привязана к колониям большой песчанки из-за характера грунтов, тогда как южнее она чаще образует самостоятельные поселения; 5) к югу возрастает удельный вес в населении двух многочисленных видов: *X. hirtipes*, а ещё южнее – *X. nuttalli*. Первый вид почти отсутствует на Красноводском полуострове и южном Устьюрте, а южнее его роль возрастает до 1/3 и даже до половины в населении (в Юго-Восточных Каракумах): ещё далее к югу доминирование этого вида сменяется господством *X. nuttalli*

6) блоха – *Coptosylla lamellifer* нигде не доминирует, занимает обычно треть и далее места в системе доминирования, но у неё заметна смена форм (подвидов) от севера к югу ареала.

7) Вокруг Каспия (кроме самых южных участков) сохраняется преобладание северных форм блох, что м.б. объяснено тем, что кромка берега постоянно меняется и при отступании воды для расселения зверьков открывается удобная дорога, вследствие чего афаниптерофауна легче перемешивается. Возможно также, что северные виды чувствуют себя комфортнее в мягком морском климате, и могут быть многочисленными дальше к югу.

* * *

Коротко говоря, географическая изменчивость фауны блох краснохвостой песчанки состоит в обеднении фауны блох в северной части ареала и на его периферии. Южнее, скорее всего, из-за особенностей климата, происходит сначала смена доминирования, а затем и видового состава блох. Свои изменения в структуру фауны вносит и близость к Каспию, когда, по-видимому, смягчение абиотических условий влияет на состав фауны.

4.2.3.2.2.3. Изменения в населении блох песчанок во времени

Изменения в населении блох песчанок в Приуралье показаны в табл. 317.

Судя по табл. 317, численность блох на тамарисковых песчанках в 2–3 раза выше, чем на полуденных, что отмечалось выше. Доля *N. laeviceps* также повышена, а доля *X. conformis* сходна у обоих видов хозяев. При этом от первого периода времени ко второму у обоих видов хозяев вдвое выросли индексы обилия блох и увеличилась доля *N. laeviceps*. Доля *X. conformis* упала у тамарисковой и несколько возросла у полуденной песчанок. В Приуралье на обоих видах хозяев за сравниваемые периоды времени почти вдвое увеличилось видовое богатство блох, что связано как с увеличением объёма работ, так, по-видимому, с изменениями среды. С вымиранием малого суслика в песках исчезла его блоха *C. tesquorum*, резко снизилась численность блохи малого суслика *N. setosa*, появились блохи тушканчиков, мышевидных грызунов, птиц. У полуденной и тамарисковой песчанок исчезла блоха сусликов (*N. setosa*), появились блохи мышевидных грызунов, тушканчиков, птиц, обнаружился более редкий южный вид блохи песчанок *Ct. dolichus*. Скорее всего,

Таблица 317. Изменения населения блох малых песчанок во времени в Приуралье

Годы	Тамарисковая песчанка			Полуденная песчанка			Число видов блох по видам хозяев	
	ИО общий	ИД в %	ИД в %	ИО общий	ИД в %	ИД в %	Тамарисковая песчанка	Полуденная песчанка
1950–1951	0.55	53.8	35.99	0.28	43.68	28.94	7	6
1973–1985	2.01	71.19	25.18	0.68	88.02	38.78	13	10

рост численности блох песчанок во времени в этих местах связан с улучшением условий жизни песчанок и их блох из-за потепления и иссушения климата, ростом численности хозяев во многих участках песков Приуралья.

В Зауралье сильное воздействие на состав населения блох песчанок, помимо прочих факторов, оказало вселение большой и краснохвостой песчанок, рост их численности и расселение по территории. Это обогатило фауну блох близких видов песчанок. Сравнимая данные В. К. Полякова с соавт. (1977) с нашими данными за 2003–2007 гг., можно выделить следующие моменты. 1) В Зауралье в 1963–1973 гг. на тамарисковых песчанках, по данным В. К. Полякова с соавт. (1977), при высоком индексе обилия (4–7.8 на 1 зв.) на тамарисковых песчанках резко преобладала *N. laeviceps* (90–98.5% от всех блох), а у полуденной песчанки ИД составлял всего 17.2%. В 2003–2007 гг. там же ИО блох у тамарисковых песчанок снизился до 3.7, резкое доминирование прежнего вида сохранилось, хотя индекс несколько упал (82.9%). Таким образом, в Зауралье на тамарисковых песчанках доминирование *N. laeviceps* значительно выше, а обилие повышено по сравнению с Волго-Уральскими песками.

2) *X. skrjabini* до 1973 г. встречалась в Западно-Казахстанской обл. только на больших песчанках, а в начале XXI в. уже была отмечена на тамарисковой и краснохвостой песчанках, (до 6.3% блох), а также на обыкновенной полёвке. 3) За 1963–1973 гг. *X. skrjabini* продвинулась к северу на 40 км, к 2007 г. – ещё дальше, от пункта Каскасуат до сев. границы ареала хозяина; 4) *Echidnophaga oschanini* к 1973 г. была обнаружена в окр. пос. Карабау на северо-востоке Гурьевской обл. на большой песчанке и возле Кзыл-Куги в песках Тайсуган – на тамарисковой песчанке. Между 1973 и 2000-ми гг. на тамарисковой песчанке Зауралья появилась блоха *C. lammelifera*, а *X. skrjabini* расширила круг хозяев. Число видов блох на большой песчанке сильно колеблется: от 8 в 1963–1973 гг. до 4–5 видов в 2003–2006 гг., а в 2007 г. вновь возрастает до 7 видов.

4.2.2.3.2.2.4. Экологические предпочтения и прогноз численности блох песчанок в Волго-Уральских песках

Воздействие факторов на численность популяций блох изучали статистическими методами, используя корреляционные отношения или коэффициенты корреляции Пирсона и метод множественной регрессии. Анализировали данные по учётам численности песчанок и их блох в центре и на северо-востоке Волго-Уральских песков (стационары Айбас, Кзыл-Капкан) за 1960–1979 или 1982 гг. Учёты вели стандартными методами, принятыми в противочумной системе (см. раздел «Материал и методы» в части 1 данной монографии и «Методические рекомендации по паразитологической работе» 1965). Учёты проводили ежегодно в апреле и октябре. В дальнейшем изложении численность блох *N. laeviceps* (y_1 и y_2) приводится в индексах обилия на 1 зверька, а численность блох (y_3) – в показателях запаса на территории (экз. блох на га). Генеративное состояние блох определяли путём микроскопирования самок под покровным стеклом. Участвующими в размножении счи-

тали блох, у которых сквозь покровы тела видны развитые яйца. Определяли также заражённость блох гельминтами – аллантонематидами.

X. conformis – блоха малых песчанок, главным образом, полуденной и тамарисковой, адаптирована к обитанию в жарком и сухом климате. Блоха *N. laeviceps* – более мезофильный вид, как и её основной хозяин, тамарисковая песчанка. Значительные исследования экологии этих видов блох в Волго-Уральских песках были выполнены М. А. Самуровым (Шевченко с соавт., 1979; Самуров, 1977, 1985; Самуров с соавт., 1991; Самуров, 2002). Подходя к проблеме изучения основных факторов, воздействующих на динамику обилия блох песчанок, мы, вслед за М. А. Самуровым и другими паразитологами, исходили из представления, что на популяции этих эктопаразитов действуют в основном 5 групп факторов: 1) абиотические внешние факторы, которые влияют на блох как непосредственно, так и через их прокормителей, изменяя их численность и их физиологическое состояние; 2) колебания численности хозяев; 3) внутривидовые факторы; 4) инфекционные и паразитарные факторы, столь же существенные для паразитов, сколь и для их хозяев; 5) воздействие хищников.

4.2.2.3.2.3.1. Абиотические факторы

Среди внешних факторов основное значение следует придать температурным факторам и факторам увлажнения. Находясь в Западно-Казахстанской области на крайней северной окраине ареала блох песчанок, как и их хозяев, эти насекомые испытывают дефицит тепла и избыток влаги, особенно *X. conformis*. К северу от 48° с. ш. условия для этого вида становятся неблагоприятными. Осенью и зимой в Волго-Уральских песках эта блоха не размножается, т.к. низкая температура и высокая влажность в гнёздах песчанок здесь для неё неблагоприятны. *X. conformis* больше приурочена к норам полуденной песчанки, поскольку она, по сравнению с тамарисковой песчанкой, выбирает для нор более сухие и лучше прогреваемые участки (склоны бугров, кочковатые пески, подножья барханов южной и юго-западной экспозиции). Относительная влажность воздуха в аналогичных этим искусственных норах, измеренная М. А. Самуровым (1985), на глубине 35–40 см в июне-июле составила более 70%, в июне-сентябре около 79%, в октябре – ноябре 80–90%. В норах пик численности этих блох наблюдается в марте-апреле, затем начинается спад численности, а к октябрю-ноябрю вновь возрастает. В холодные годы спад численности резче, чем в тёплые, а уровень численности ниже. Из рис. 237 и 238, где это продемонстрировано, видно, что различия по холодным и тёплым годам касаются в основном той части популяции, которая ответственна за размножение (процент самок с развитыми яйцами). В холодные лета процент таких самок не превышает 40%, в среднем близок к 30%; высокие пики приходится на 1-ю декаду июня и 2-ю декаду августа. В теплые же годы средний процент активно размножающихся самок чуть менее 50%, в пики размножения (конец мая и 2-я декада августа) – 60% (Самуров, 1985). Составленная этим автором для *X. conformis* феноклимаграмма годового цикла развития (рис. 240) иллюстрирует ход размножения. Видно, что зимнего и позднесеннего размножения этот вид в месте работ не имеет, зимует в фазах кокона и имаго.

Климатические поля двух основных видов блох песчанок были построены на основе данных по указанным выше стационарам за 1960–1983 гг. (рис. 240). Был рассчитан также климатический оптимум (среднее для поля оптимума). Для *N. laeviceps* он равен 8.1°C и 157 мм, а для *X. conformis* – 8.8°C и 167 мм осадков в год. Аналогичные показатели для основного хозяина первого вида блох составили 7.1°C и 230 мм, а для хозяина второго вида блох (полуденной песчанки) – 7.8°C и 190 мм. Приводимые данные подтверждают установленную другими методами большую холодостойкость и первого вида и большую термофильность – второго. Заметных различий в отношении к влажности данный метод сравнения не показал. Относительно хозяев можно сказать, что их оптимумы подтверждают большую холодостойкость и влагоустойчивость тамарисковой и большую термофильность и сухолюбивость – полуденной песчанки. Отметим, что полного соответствия

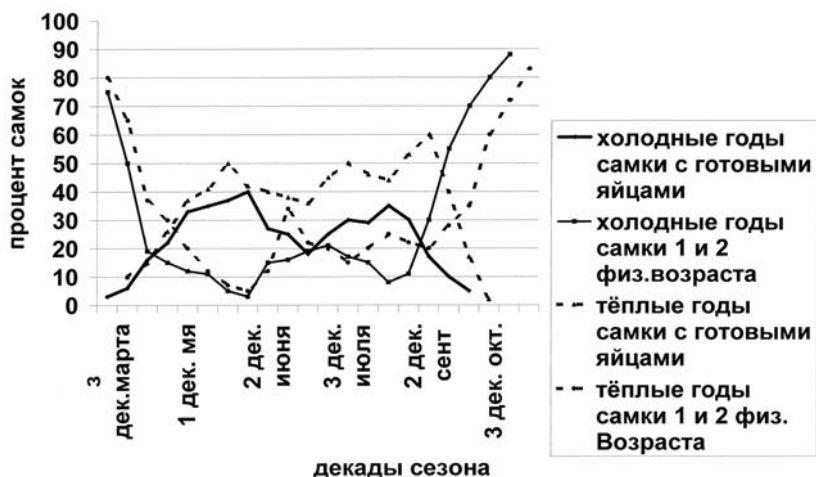


Рис. 237. Различия в доле разных популяционных групп блох *X. conformis* (с готовыми яйцами и 1 – 2 физиологического возраста) в холодные и тёплые годы. Волго-Уральские пески (по Самурову, 1985).

между климатическими оптимумами паразитов и хозяев не выявлено: в Волго-Уральских песках и *N. laeviceps* по сравнению с её хозяином – тамарисковой песчанкой, и *X. conformis* в сравнении с полуденной песчанкой оказались более теплолюбивыми и сухолюбивыми, чем их прокормители. Это ещё раз подтверждает мысль, что совпадение экологических требований хозяина и паразита лишь частичное; каждый вид имеет свою собственную историю и свой ареал, сложившиеся разными путями, и совпадают они лишь частично, в силу возникновения в одних и тех же крупных природных зонах и коадаптации, не нося-

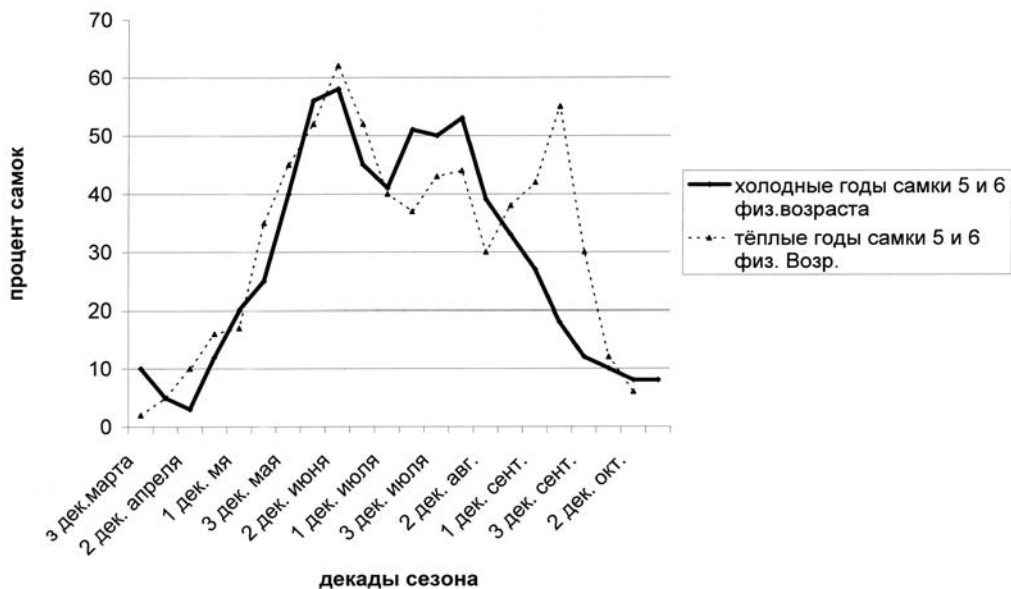


Рис. 238. То же, для доли блох 5 и 6 физиологического возраста.

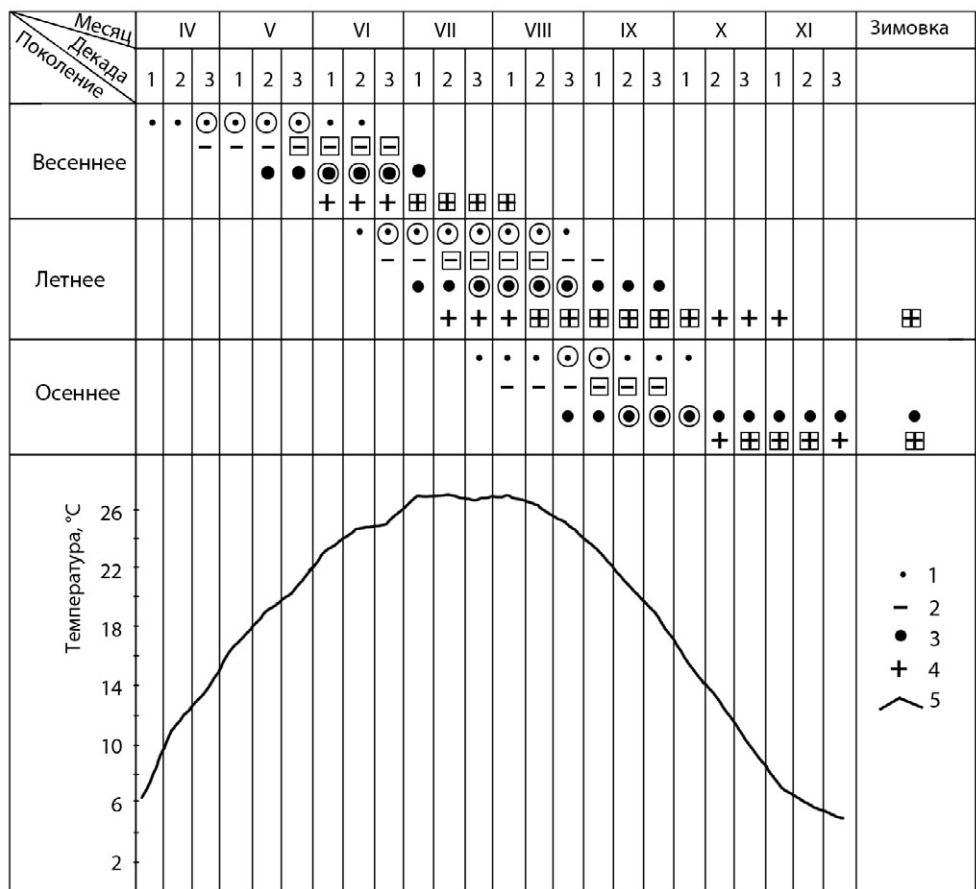


Рис. 239. Феноклимаграмма активности блохи *Xenopsylla conformis* (Самуров, 1985). 1- яйцо; 2 - личинка; 3 - кокон; 4 - имаго

щей абсолютного характера. Южнее эти блохи часто встречаются на более южных формах песчанок, когда эти хозяева становятся доминирующими видами.

Оценка статистическими методами связи колебаний численности блох с абиотическими факторами за отдельные месяцы года позволила выявить наиболее существенные факторы. Так, зависимость осенней численности блох *X. conformis* от абиотических факторов показана на рис. 241. Из него видно, что воздействие условий июля в год учёта на численность блох тесно связано с условиями мая предыдущего года. После года с тёплым маем (21–22°C), численность блох возрастает тем больше, чем теплее июль года учёта, до максимума при самых жарких условиях в июле (29–30°C), а если в мае предыдущего года условия были прохладными (+14+15°C), то подъём численности ниже и максимум обилия приходится на годы со средними условиями июля (+27+28°C). При расчёте коэффициента корреляции численности блох *X. conformis* и фактора «Сумма осадков в июле года учёта» связь отрицательная (чем больше было осадков в мае предыдущего года, тем больше будет осадков в год учёта), все остальные связи положительные.

Относительно блохи *N. laeviceps* было установлено, что для её осенней численности наиболее существенно увлажнение: суммы осадков за апрель, май и июль текущего года. Все эти зависимости положительны (чем больше осадков, тем больше будет осенью блох), наиболее значимое воздействие выявлено для осадков апреля. Для весенней численности этого вида существенны также температурные условия в сентябре и октябре предыдущего

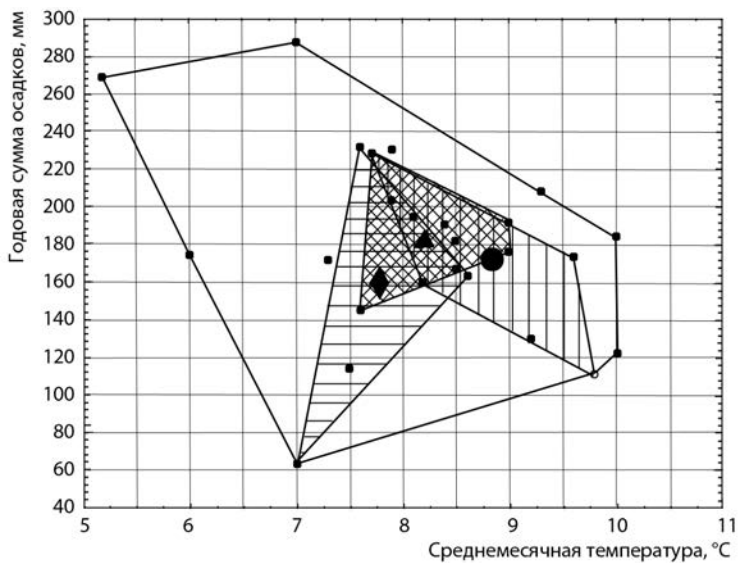


Рис. 240. Климатические поля блох двух видов малых песчанок в Волго-Уральских песках. Внешняя линия – граница климатического поля района работ. Поле с горизонтальной штриховкой – область оптимума, а ромб – центроид оптимума для *N. laeviceps*; поле с вертикальной штриховкой и кружок – область и центроид оптимума для *X. conformis*; поле с двойной косой штриховкой и треугольник – область и центроид оптимума тамарисковой песчанки.

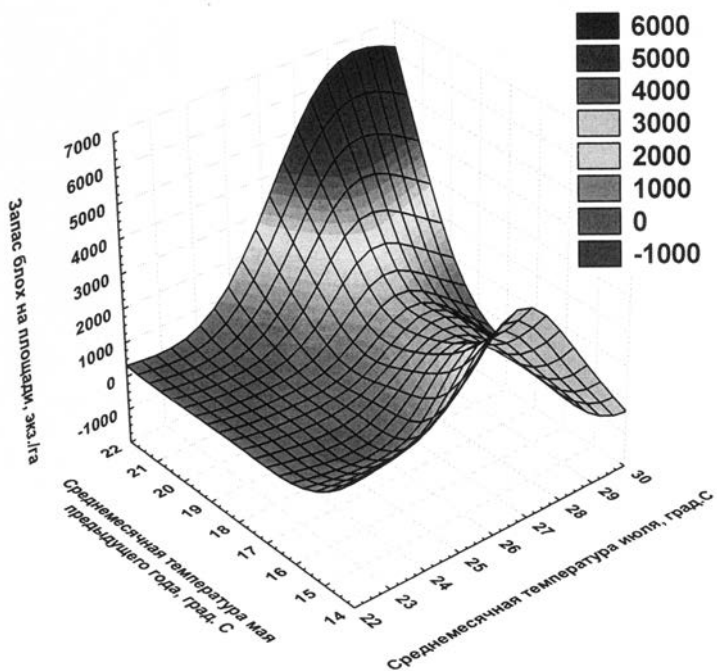


Рис. 241. Связь осенней численности блохи *X. conformis* с абиотическими факторами (Волго-Уральские пески)

Таблица 318. Коэффициенты детерминации для связи численности блох песчанок и абиотических условий в Волго-Уральских песках

Сезон учёта	Индекс фактора	Воздействующий фактор	Число лет наблюдений	R	p≤
<i>N. laeviceps.</i>					
Весна	x_1	Среднемесячная температура в сентябре предыдущего года, °С	24	0.438	0.001
То же	x_2	То же в октябре предыдущего года, °С	24	0.608	0.001
Осень	x_3	Сумма осадков в апреле текущего года, мм	26	0.653	0.001
То же	x_4	То же в мае текущего года, мм	26	0.503	0.001
То же	x_5	То же в июле текущего года, мм	26	0.448	0.001
<i>X. conformis</i>					
Осень	x_6	Среднемесячная температура в мае предыдущего года, °С	20	0.303	0.01
То же	x_7	То же в июле текущего года, °С	20	0.240	0.01
То же	x_8	Сумма осадков в июле текущего года, мм	20	0.325	0.05

года (табл. 318). Все связи численности этого вида с выявленными достоверно действующими абиотическими факторами положительны.

4.2.2.3.2.2.3.1. Роль численности хозяев – прокормителей и взаимной конкуренции блох

Руденчик с соавт. (1968) показали, что на следующий год или через 1.5 года после роста численности хозяев возрастает и численность блох. Е. А. Стасенко с соавт. (2014) для Мангышлакской (ныне Мангистауской) области показали, что существует достоверная прямая корреляция между численностями большой песчанки и её паразитов – блох рода *Xenopsylla* – в год учёта ($r_{sp}=0.794$). Мы сопоставили их данные по численности хозяев и их блох на следующий год и получили $r=0.51$ ($p\leq 0.95$). Картина многолетней динамики численности *N. laeviceps* в Волго-Уральских песках, несмотря на многофакторность воздействий, в общих чертах повторяет таковую их хозяев – тамарисковых песчанок (рис. 242). При рассмотрении данных по годам видно, что пики и депрессии численности паразита и хозяина совпадают. Для *X. conformis* такая картина визуально (рис. 243) не очень заметна, возможно потому, что эта блоха в значительной мере связана с обоими видами песчанок. Однако непосредственное сопоставление численностей графически (рис. 244) показывает, что такая зависимость есть, а коэффициенты связи достоверны (табл. 241). Ни разу не наблюдалось случаев отрицательного воздействия высокой численности хозяев на численность блох. Весенняя численность *N. laeviceps* зависит от своей же исходной плотности: чем выше была исходная плотность в октябре предыдущего года, тем выше будет и последующая (положительная связь), табл. 319. Для осенней численности того же вида и для обоих сезонов *X. conformis* достоверной связи не выявлено. Можно отметить, что в месте работ для весенней численности полуденной песчанки выявлен достоверный положительный тренд: численность зверьков от 1960 к 1979 г. постепенно нарастает ($R=0.206$, $F\{1,18\}=4.68$; $p\leq 0.0442$). В то же время, трендов численности блох в тех же условиях не выявлено. Как видно из таблицы, на весеннюю численность имаго *N. laeviceps*

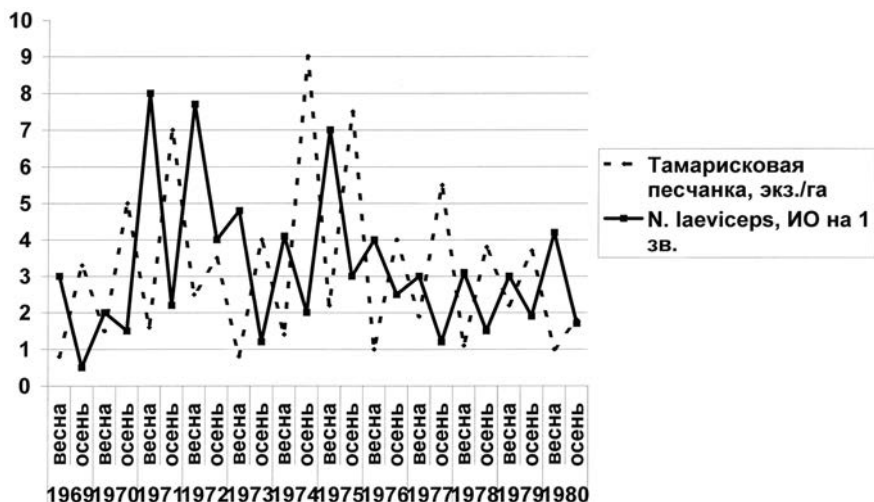


Рис. 242. Связь численности блохи *N. laeviceps* с численностью хозяина по годам (Волго-Уральские пески)

сильнее всего влияет численность тамарисковых песчанок и их блох в октябре предыдущего года ($R=0.766$ и 0.736).

Воздействие предшествующей численности хозяев на осеннюю численность блох *X. conformis* значительно слабее ($R=0.48-0.22$), чем у *N. laeviceps*, а внутривидовые воздействия недостоверны. Значение конкуренции блох на хозяине в условиях наших работ исследовал М. А. Самуров (1985). Этот автор показал, что при кормлении на одной полуденной песчанке 10–20 самок блох выплод их потомства почти вдвое выше (7 ± 0.4), чем если бы на песчанке питалось одновременно 50 самок блох (3.9 ± 0.1). Взаимную конкуренцию блох *C. tesquorum elbrusensis* при питании на горном суслике *C. musicus* исследовали Н. В. Ермолова (2013), Н. В. Ермолова, Л. И. Шапошникова (2014), Н. В. Ермолова

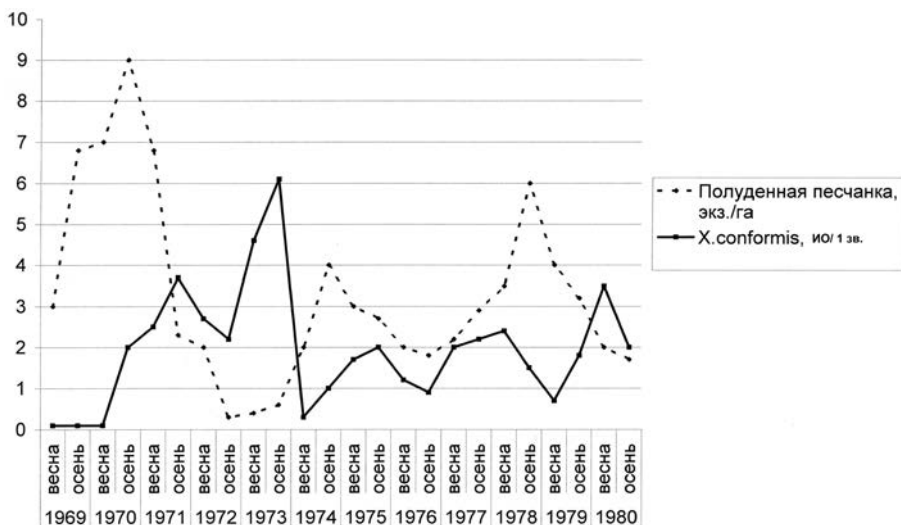


Рис. 243. Связь численности блохи *X. conformis* с численностью хозяина по годам (Волго-Уральские пески)

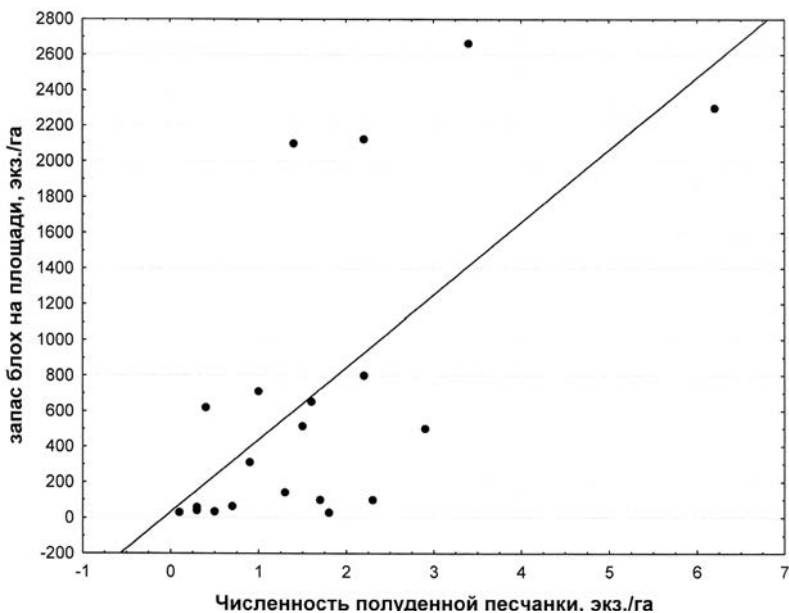


Рис. 244. Зависимость осенней численности блох *X. conformis* от численности полуденной песчанки за тот же период.

Таблица 319. Коэффициенты детерминации в связи численности блох песчанок с численностью хозяев и предшествующей численностью популяции блох в Волго-Уральских песках

Сезон учёта	Индекс фактора	Воздействующий фактор	Число лет наблюдений	R	$p \leq$
<i>N. laeviceps.</i>					
Весна	x_9	Численность тамарисковых песчанок в апреле предыдущего года, экз. /га	24	0.618	0.001
То же	x_{10}	То же в октябре предыдущего года	24	0.766	0.001
То же	x_{11}	Численность блох в октябре предыдущего года, экз. /га	26	0.736	0.001
То же	x_{12}	Численность обоих видов песчанок в октябре предыдущего года, экз. /га	26	0.480	0.001
Осень	x_{13}	Численность тамарисковых песчанок в октябре предыдущего года, экз. /га	26	0.444	0.001
То же	x_{14}	То же весной текущего года	26	0.598	0.001
<i>X. conformis</i>					
Осень	x_{15}	Численность полуденной песчанки весной в год учёта	20	0.476	0.01
То же	x_{16}	Численность полуденной песчанки в октябре предыдущего года, экз. /га	19	0.221	0.01
То же	x_{17}	Численность полуденной песчанки весной предыдущего года, экз. /га	19	0.470	0.05

с соавт. (2009; 2011). Они подтвердили заметную роль взаимной конкуренции блох при паразитировании на сусликах.

4.2.2.3.2.2.3.1. Значение интенсивности размножения блох для последующего уровня численности

Интенсивность размножения блох *N. laeviceps* и *X. conformis* в изученные М. А. Самуровым (1977) периоды колебалась от 5.4 до 100%. В годы роста и высокой численности блох *X. conformis* их весеннее размножение происходит интенсивно (55–90% самок с яйцами), при спаде численности – снижается (5–40% самок с яйцами), в годы депрессии численности показатель размножения находится на среднем уровне (40–60%). Осеннее размножение блох существенно только в годы пиков численности, хотя на юге Волго-Уральских песков оно может продолжаться всю зиму.

Таблица 320. Значение интенсивности размножения блох для последующего уровня их численности

Сезон учёта	Индекс фактора	Воздействующий фактор	Число лет наблюдений	R	p ≤
<i>N. laeviceps.</i>					
Весна	X ₁₈	Процент самок блох с крупными яйцами в октябре предыдущего года	22	0.598	0.001
Осень	X ₁₉	То же в апреле года учёта	22	0.604	0.001
<i>X. conformis</i>					
Осень	X ₂₀	Процент самок блох с крупными яйцами в апреле года учёта	20	0.314	0.01

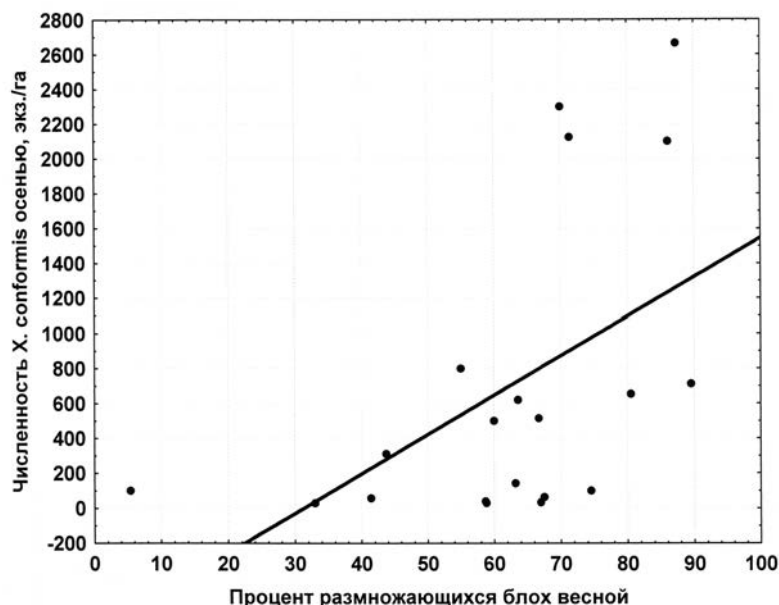


Рис. 245. Зависимость численности блох *X. conformis* осенью от процента размножающихся самок блох весной в числе экз. блох на га

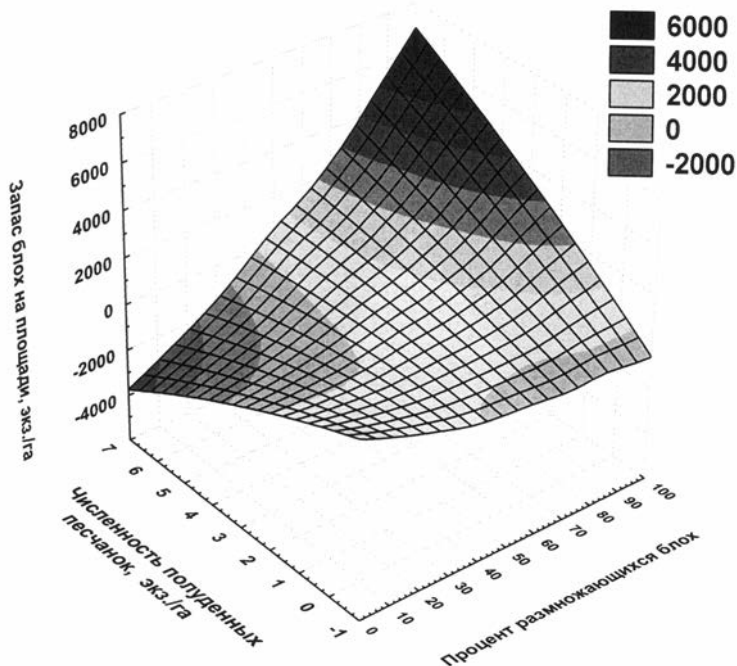


Рис. 246. Зависимость численности блох *X. conformis* осенью от процента размножающихся самок блох весной и от численности полуденных песчанок (экз./га той же весной)

Воздействие интенсивности размножения блох на последующий уровень их численности выражено сильнее у *N. laeviceps*, чем у *X. conformis* (табл. 320).

Во всех случаях чем больше интенсивность размножения, тем будет выше численность блох в следующий сезон (рис. 245). Совмещение таких факторов как процент размножающихся самок и численность хозяев для *X. conformis* (рис. 246) на одном графике показало, что максимальная численность блох достигается при сочетании активного размножения блох при высокой численности хозяев.

4.2.2.3.2.2.3.2. Роль паразитарных и инфекционных факторов

Ещё ранее была установлена значительная заражённость блох гельминтами и определена их видовая принадлежность (Постникова, 1962, Рубцов, 1981). Было установлено, что основными эндопаразитами блох песчанок в Волго-Уральских песках являются аллantonематиды *Psyllotylenchus pawlowskyi* Kurochkin и *P. caspius* Rubzow et Samurov (Рубцов, 1981). М. А. Самуров (1985) показал, что обилие аллantonематид – паразитов блох песчанок на *N. laeviceps* максимально в более влажной части песков – на их северо-востоке (там в октябре-ноябре поражено гельминтами 10–13.1% блох), меньше – на севере песков (в ноябре-декабре 12.4–12.8% блох), тогда как в центре песков – всего 6.7–6.8% блох. Чем сильнее инвазированы блохи, тем ниже их яйцепродукция: коэффициент корреляции процента инвазированности блох с процентом размножающихся блох составил в октябре – 0.63, в апреле следующего года – – 0.52, следующей осенью – – 0.33 (табл. 321), т.е. воздействие на размножение было максимальным предыдущей осенью.

В последние годы роль паразитов в биологии и динамике численности блох грызунов активно изучали ставропольские энтомологи (Ермолова, 2013). Так, Н. В. Ермолова (2013) установила наличие у блох горного суслика *C. tesquorum elbrusensis* пяти групп эндопаразитов (нематоды, микроспоридии, грибы, грегарины и жгутиковые), из которых небло-

Таблица 321. Значение заражённости блох аллантонематидами для последующего уровня их численности в Волго-Уральских песках (Самуров с соавт., 1991 и архивные данные)

Сезон учёта	Индекс фактора	Воздействующий фактор	Число лет наблюдений	R	p≤
<i>N. laeviceps.</i>					
Весна	x ₂₁	Экстенсивность инвазии блох аллантонематидами в октябре предыдущего года	22	0.663	0.001
Осень	x ₂₂	То же в в октябре предыдущего года	22	0.421	0.001
<i>X. conformis</i>					
Осень	x ₂₃	Экстенсивность инвазии блох аллантонематидами в октябре предыдущего года	20	XX	0.01

гоприятное воздействие на выживание и размножение блох оказывают все группы, кроме жгутиковых.

Из табл. 321 видно, что паразитарный фактор достаточно значим: у *N. laeviceps* он на 42–66% определяет уровень последующей численности блох, что не меньше, чем многие абиотические или хозяйные или внутривидовые факторы.

4.2.2.3.2.2.3.3. Роль хищников

Существенным фактором динамики численности блох грызунов являются враги блох – хищники, обитающие в норах и гнёздах песчанок. Б. ч. это жуки – стафилины, карапузики, а также муравьи (Нельзина с соавт., 1969; Самуров, 2002). Последний автор показал, что в Волжско-Уральских песках целый ряд карапузиков (Сем. Histeridae), особенно многочисленные в норах малых песчанок виды *Gnathoncus suturifer* Rtt., *Pholioxenus phoenix* Rohdt. и другие активно поедали блох всех стадий развития, по 6–13 личинок или 2–5 блох имаго *X. conformis* и *N. laeviceps*. Массовые виды жуков-стафилин *Heterothops tenniventris* Kirch.

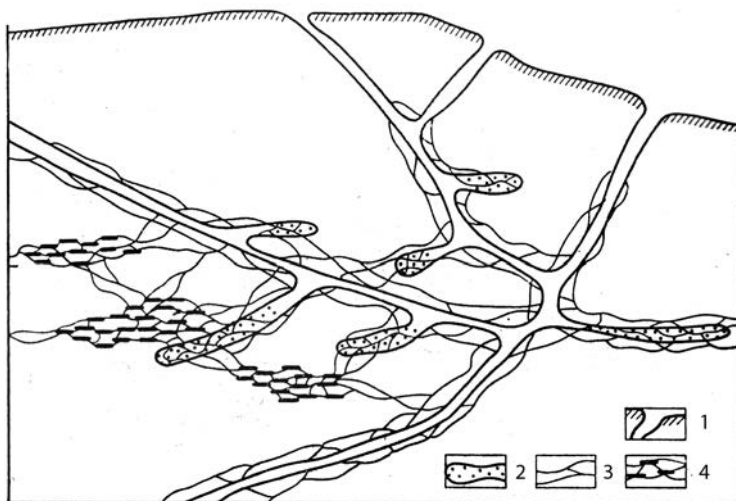


Рис. 247. Схема строения гнезда муравьёв *Lasius umbratus* на территории, заселённой полуденными песчанками. Центр Волго-Уральских песков (Ротшильд с соавт., 1977)

и *Coprophilus rufipennis* Reit. также активно поедали личинок (по 2–8 экз.) и имаго этих блох. М. А. Самуров также показал, что подсаживание хищников *C. rufipennis* на 13 суток к размножающимся самкам *X. conformis* снижает их плодовитость от 7.3 до 4.8 молодых имаго на 1 самку. Личинок блох поедает также муравей *Tetramorium caespitum* L. Эти же муравьи уносят в муравейники имаго *X. conformis*. Муравьи – постоянные соседи и сожители малых песчанок в Волго-Уральских песках, они также активно потребляют трупы песчанок в норах и на поверхности. Как показали Е. В. Ротшильд с соавторами (1977), свои гнёзда наиболее многочисленные геобионтные муравьи *Lasius umbratus* устраивают нередко в непосредственной близости от нор песчанок и часто используют их как ходы сообщения и для устройства бесплодных камер (рис. 247) Из гамазовых клещей личинок блох ест *Haemolaelaps longipes* Breg., он бывает очень многочисленным в норах песчанок. К блохам присасывается по 3–4 клеща. Поедает яйца блох также *Macrophagus robustus* Motsch (Cryptophagidae), ранее не отмеченный Е. Н. Нельзиной с соавт. (1969). В целом, обилие энтомофагов возрастает после лет высокой численности блох.

Позже работами Н. В. Ермоловой (2013) было показано, что присутствие стафилинов в норах горного суслика также угнетает размножение их блох.

4.2.2.3.2.3.4. Уравнение множественной регрессии для прогноза численности блох малых песчанок

Совокупное воздействие факторов на динамику численности блох песчанок рассматривалось ранее (Самуров, 1985; Самуров с соавт., 1991). Эти данные в несколько изменённом виде представлены ниже.

При составлении уравнений множественной регрессии для целей прогноза было принято, что все зависимости прямолинейны. Мы использовали наиболее информативные из выделенных факторов. Такими оказались следующие факторы. 1) для оценки комплексного воздействия факторов и прогноза численности *N. laeviceps* весной: x_1, x_2, x_3, x_4 и x_5 , а для осенней численности – факторы x_2 и x_9-x_{12} . Для прогноза осенней численности блохи *X. conformis* наиболее подходящими оказались факторы x_{15}, x_{17}, x_{20} . Уравнения множественной регрессии для блохи *N. laeviceps* имеют вид:

1) для весенней численности блох y_1 : $y_1 = -10.825 + 0.287 x_1 + 0.793 x_2 - 1.587 x_3 + 1.548 x_4 + 0.386 x_5$ {1}; Коэффициент множественной корреляции уравнения {1} составил 0.800, $p=0.01$; $F = 6.42$, тогда как для 18, 23 степеней свободы $F_{st} = 2.1$. Таким образом, это уравнение заметно лучше, чем средняя арифметическая, описывает процесс изменения весенней численности данного вида по годам. Проверка уравнения по данным за 1982 и 1983 гг. показала близкое соответствие реальных и расчётных показателей: в 1982 г. при $x_1=16.9, x_2=9.7, x_3=0.8, x_4=5.2$ и $x_5=5.2$; расчётный показатель y_1 составил 7.9, а реальный – 8.3. В 1983 г. имеем: $x_1=17.5, x_2=6.6, x_3=1.3, x_4=2.1$ и $x_5=7.9$; расчётный показатель y_1 составил 1.9, а реальный – 4.9. Диапазон условий для расчёта показателей прогноза (т.е. уравнение работает только в указанном диапазоне): x_1 – до 22, $x_2 = 13, x_3$ – до 6.7, x_4 – до 10 и x_5 – до 12. Степень совпадения реальных и расчётных показателей за весь период наблюдений показана на рис. 249. Реальной ошибкой следует принять ± 6 , при этом обеспечивается сходимость в 85%.

2) для осенней численности блох y_2 : $y_2 = -7.090 + 0.002 x_4 + 0.293 x_3 + 0.120 x_{13} + 1.383 x_{10} + 2.648 x_{14}$ {2}; Коэффициент множественной корреляции уравнения {2} составил 0.709, $p=0.05$; $F = 3.62$, тогда как для 18, 23 степеней свободы $F_{st} = 2.2; 2.9; 4.2$. Таким образом, это уравнение с вероятностью в 0.99 описывает процесс лучше, чем средняя арифметическая. Степень совпадения расчётных и реальных показателей представлена на рис. 250. Отклонение ± 6 наилучшим образом обеспечивает сходимость результатов с реальными показателями.

Из рис. 248 и 249 видно, что совпадение реальных и расчётных показателей не всегда точное, но во всех случаях верно предсказываются пики и депрессии численности блох.

Уравнения множественной регрессии для осенней численности блохи *X. conformis* имеют вид: $y_3 = -1203.00 + 17.42 x_{20} + 176.89 x_{17} + 354.52 x_{15}$ {3}; Коэффициент множественной

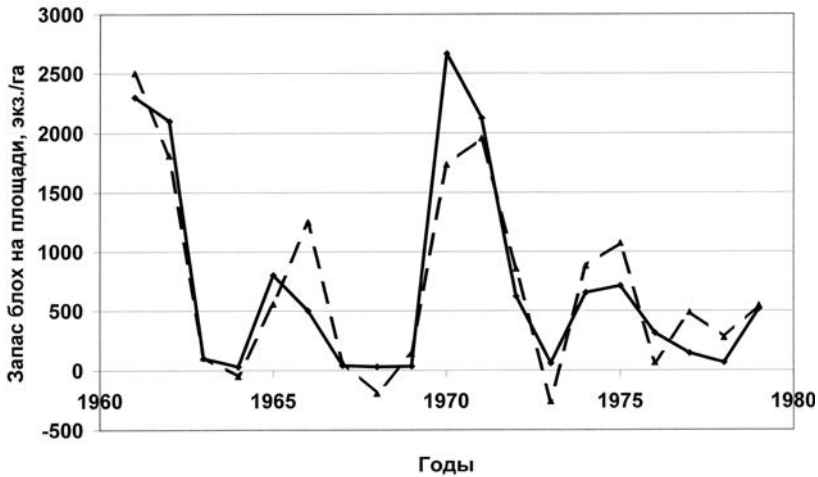


Рис. 248. Совпадение реальных и расчётных показателей весеннего обилия блох *N. laeviceps* по годам. Сплошная линия – реальные данные, пунктир – расчётные

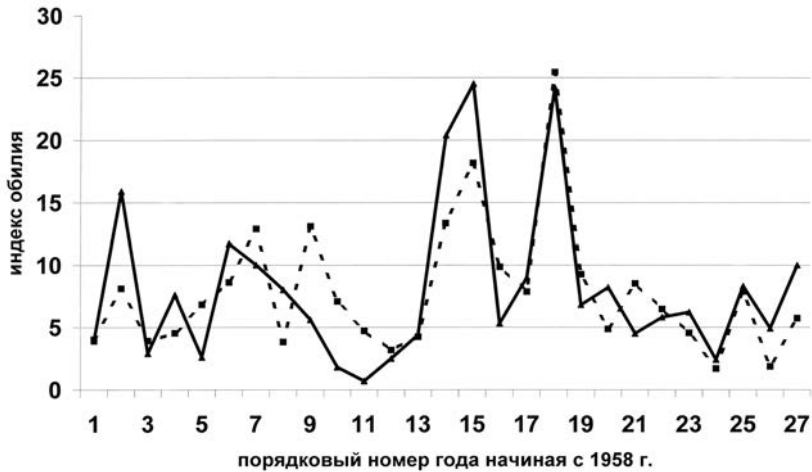


Рис. 249. Совпадение реальных и расчётных показателей осеннего обилия блох *N. laeviceps* по годам. Обозначения см. рис. 248.

корреляции уравнения {3} составил 0.871, $R = 0.758$, $p = 0.01$; факторы, включённые в уравнение, более чем на три четверти определяют колебания численности этих блох. Степень совпадения расчётных и реальных показателей представлена на рис. 250.

Несмотря на недостаточную надёжность приводимых уравнений и необходимость дальнейшего их усовершенствования, они могут быть использованы в практической работе для ориентировки в уровне численности блох на предстоящий сезон. Пересчёт уравнений с использованием более поздних данных позволит существенно улучшить качество прогноза.

4.2.2.4. Блохи некоторых прочих видов млекопитающих в Западно-Казахстанской области

На жёлтом суслике в Волго-Уральских песках доминирует *O. ilovaiskii* (ИД=87.71%), второе место остаётся за *Ct. pollex* (6.62%), третье – за *N. setosa* (2.77%). Реже встречается *X.*

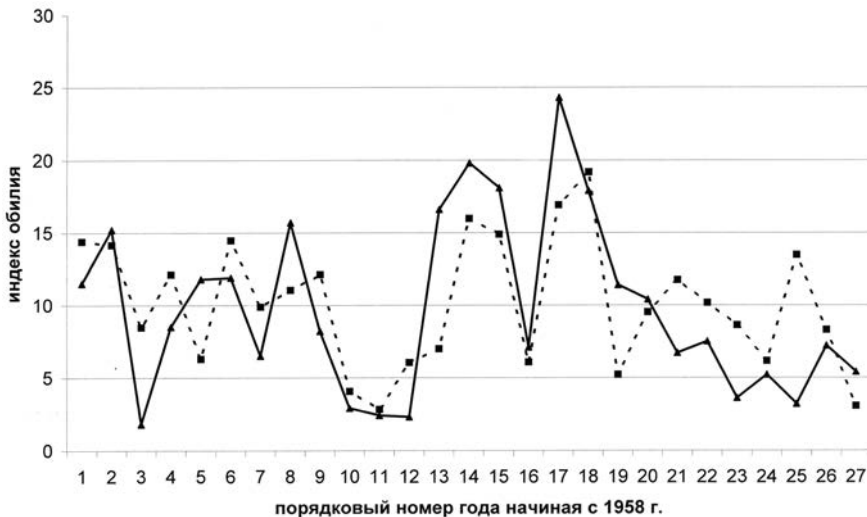


Рис. 250. Совпадение реальных и расчётных показателей осеннего обилия блох *X. conformis*: а) по годам. Обозначения см. рис. 248; б) графическое сопоставление показателей

conformis (1.78%), единично – *N. laeviceps*, *M. hebes*, *C. tesquorum*. При этом в шерсти значительно преобладает *O. ilovaiskii* (90.6%) а в ходах нор и гнездах доля этого вида меньше $I\check{s}$ = (68.2%). Второе и третье места принадлежат в шерсти *Ct. pollex* и *N. setosa*, а в гнездах и ходах нор обычны *X. conformis* (15.89%) и *Ct. pollex* (9.33%). По 0.93% приходится на *N. laeviceps* и *N. setosa*, единично встречается *F. frontalis*, которой нет в шерсти. В шерсти отмечаются единичные особи *C. tesquorum* и *M. hebes*, которых нет в жилищах зверька.

В оптимуме ареала жёлтого суслика – на северо-западе Туркмении (Зайцеобразные... 2005) на нём при сходной численности хозяина отмечено не 16, как в Западном Казахстане, а 26 видов блох ($I\check{s}$ = 28.58%). В неблагоприятном участке ареала на Устюрте, где численность снижена, выявлено 9 видов. Уже в Устюрте доминирует вид, которого нет в Западном Казахстане: *N. trispinus* (ИД=97–99%) в шерсти и *N. setosa* – в гнездах. В норах там преобладают блохи песчанок *X. conformis* и другие (ИД=46.5–56.5%). В Кызыл-Ординской обл. (Искаков, 2010) $I\check{s}$ фауны блох жёлтого суслика с таковой в Западно-Казахстанской обл. составил 38.1%, что ниже, чем при сравнении видов песчанок в пределах последней (60%). Сходство фаун в Кызыл-Ординской обл. и Туркмении также невысоко (32.26%).

Домовая мышь. В сборах по области за 1950–1985, 1995 и 2003–2007 гг. средний индекс обилия блох на этм зверьке составил 0.51 (845 зверьков). По всей области доминирует *N. mokrjuckyi* (ИО= 92.51), в песчаных ландшафтах на обоих берегах р. Урал – *N. laeviceps* (ИД= 2.36%), на левобережье р. Урал – *X. skrjabini* (1.71%). Прочие виды встречаются единично: на севере области в пойменных биотопах – *N. consimilis*, *A. rossica*, *M. turbidus*, *L. taschenbergii*, *Ct. wagneri*; в открытых биотопах Волго-Уральских песков – *X. conformis*, *A. schelkovnikovi*. В песках Приуралья ИО=0.10, в посёлках там же – 0.01; в южной части Зауралья обилие составило в пойменных биотопах 0.51, а на плакорах – 0.96. В Туркмении на домовой мыши встречено, кроме *N. mokrjuckyi*, ещё пять видов. Индекс сходства $I\check{s}$ фаун блох домовой мыши между Западно-Казахстанской обл. и Западной Туркменией составляет 20%.

Серая крыса. Число видов блох и их обилие на серой крысе в пределах России и прилегающих стран обычно очень низко. На изучаемой территории из специфических видов выявлена только *C. fasciatus*, и то единично (Милунова с соавт., 1964). Н.Л. Гершкович и Т.П. Ромашова (1985) отмечают, что специфические виды блох из-за их тропического происхождения достаточно редки в северной Евразии, т.к. абиотические условия для их

жизни там недостаточно благоприятны, и хозяин оказывается к ним адаптирован лучше блох. Это подтверждено экспериментальными данными И. Ф. Жовтого (1985).

Степная пеструшка. В целом в Западно-Казахстанской области на этом хозяине выявлено 25 видов блох. В 1950–1966 гг. в Волго-Уральском междуречье было добыто и осмотрено 4770 пеструшек, с них снято и определено 3627 экз. блох; среди них преобладали блохи сусликов и полёвок – *Ct. pollex* (42.12%) и *C. breviatus* (18.05%), реже встречались: блоха малого суслика *C. tesquorum* (3.38%), обыкновенной полёвки *A. rossica* (3.19%) и малых песчанок *N. laeviceps* (3.10%). Остальные 13 из выявленных тогда 18 видов блох составляли около 30%. Средняя многолетняя численность блох на этом хозяине составляет 0.76, что больше, чем на обыкновенной полёвке.

В шерсти блох мало, около двух третей составляет *Ct. pollex*, есть и *N. laeviceps*. В 15 ходах нор отмечены немногие *Ct. pollex*; в гнездах (осмотрено 7 гнёзд) при общем ИО=9.14, сосредоточены все *X. conformis* (56.25% от всех блох гнезда) и *F. semura* (32.8%). Доля *Ct. pollex* снижена в гнездах до 7.81%, изредка встречаются там и *O. kasakiensis* (3.1%). Обращает на себя внимание обилие видов, характерных для других хозяев. Блоха *Ct. breviatus*, обычная для степной пеструшки в более северных районах, заменена в песках на *Ct. pollex* и *F. semura* и ряд видов блох песчанок. В Волгоградской обл. у степной пеструшки выявлено 7 видов, преобладают *C. tesquorum* и *Ct. breviatus*. В Алма-атинской обл. на этом зверьке найдено 7 видов блох: *A. schelkovnikovi*, *A. rossica*, *A. anceps coancusta*, *Pectinictenus lautus*, *Neopsylla teratura*, *Ct. breviatus*, *C. tesquorum* при господстве двух последних видов. Для двух частей ареала пеструшки – Западного Казахстана и Алма-Атинской области характерна общность видов-доминантов при невысоком общем сходстве фаун блох ($I\bar{c}s=6.67\%$).

Малый тушканчик. В 1950–1966 гг. было осмотрено 3118 зверьков, с них снято 3690 блох, определено 3017. В те годы учтено среднее обилие блох на этом хозяине 1.2 на 1 зверька и было выявлено 19 видов при значительном преобладании блохи тарбаганчика *M. tuschkan* (33.38%). Почти вдвое реже встречался *M. hebes* (17.96%), была обычна блоха тарбаганчика *O. volgensis* (22.27%), а его специфический паразит *M. lenis* составлял в Волго-Уральских песках всего 12.46%. В Северо-восточном Предкавказье на этом хозяине также преобладает *M. tuschkan*, ИО=0.1–2; В Закавказье видовой состав меняется: преобладают эндемики *Mes. apsheronica* и *Ophth. arnoldi* (Эйгелис, 1980), в Туркмении – *M. eucta*. Индекс сходства фауны блох на этом хозяине составляет для Западно-Казахстанской и Актюбинской областей 42.9%, для нашей и Кызыл-Ординской области (Ащикольское плато, по Исакову, 2010) – 15.38%.

Тарбаганчик. В Волго-Уральском междуречье в 1950–1966 гг. было осмотрено 3570 экз. тушканчиков этого вида, с них снято 4709 блох, из них определено 3993 экз. 15 видов. К специфическим паразитам этого зверька относится блоха гнезда *O. volgensis*, которая встречается по всему ареалу, ИО зимой в максимум численности составляет 17–60 блох на гнездо. На западе ареала в шерсти преобладает, как и у предыдущего вида, *M. tuschkan* (Нижняя Волга, Калмыкия, Дагестан, Северный Прикаспий, Западные Кызыл-Кумы). В Волго-Уральском междуречье этот вид блохи составляет 57.7% в сборах с этого хозяина, второе место принадлежит *O. volgensis* (30.1%), реже встречается *M. hebes* (3.83%). На востоке и юго-востоке ареала этот вид сменяется на *M. eucta*. На Устюрте оба вида *Mesopsylla* существуют вместе, преобладает *M. tuschkan*.

Емуранчик. На Украине преобладает *O. volgensis*, нередко *Ct. orientalis*; ИО блох шерсти 10.5, гнёзд 29.7. В Калмыкии на емуранчике встречаются *O. volgensis*, *M. tuschkan*, реже – *M. hebes*. В Северо-Восточном Прикаспии выявлено 18 видов блох: *O. volgensis* (33.4%), *M. tuschkan* (29.3%), также *M. lenis* и блохи песчанок, цит. по: Млекопитающие Казахстана, 1977. В Северном Приарале и Приаральских Каракумах обнаружено 20 видов, среди них блохи песчанок *X. skrjabini* и *N. laeviceps* (ИД 33.1 и 16.3% соответственно); *O. volgensis* редок – 3.4%. В Центральном Казахстане преобладают *O. volgensis* и *M. eucta*.

Большой тушканчик. В Волго-Уральском междуречье в 1950–1966 гг. было осмотрено 1202 зверька, с них снято 6300 блох, определено 5816, отнесённых к 22 видам. Много-

летнее среднее обилие блох на этом хозяине составляет 5.2. Специфический вид – блоха шерсти *M. hebes*, встречается от Украины до Восточного Казахстана. В Западном Казахстане его доля 79.5%. Второе место занимает здесь *O. volgensis* (7.82%). Остальные блохи тушканчиков составляют около 5%, тогда как на долю блох других хозяев остаётся 7.9%. При дальнейших исследованиях в Западно-Казахстанской области обнаружено 26 видов, в Дагестане – 10 видов, в Нижнем Поволжье – 5, в Северном Прикаспии – 15, в Актыубинской области – 9, в Центральном Казахстане – 5, в Северном Казахстане – 4, в Чуйской долине и на востоке Казахстана – по 2 вида блох. Сходство фаун блох на этом хозяине в районе работ составляет: с Актыубинской областью – 50%, а с Кызыл-Ординской (Ащиколевское плато) – 7.1%.

Мохноногий тушканчик. В Волго-Уральских песках в 1950–1966 гг. было осмотрено 17433 зверька, с них снято 4847 экз. блох, принадлежавших к 21 виду. В Дагестане на нём отмечен только *O. volgensis*; к данному времени в северной половине Волго-Уральских песков выявлено 22 вида. При этом доминирует *O. kasakiensis* (ИД=47.8%), *X. conformis* – (14.6%), *Coptosylla lamellifer* (18%) и др. В Северном Приаралье наблюдалось 22 вида, в Западных Кызылкумах – 28, в южном Прибалхашье – 15 видов. В Туркмении на этом тушканчике встречается 21 вид, доминирует *Ophthalmosylla karakum*, *X. conformis* (ИД по 32–36%); специфическим видом является *Mesopsylla (Desertopsylla) rotschildi* Arg. (ИД=15–35%). Для Монголии известно 34 вида, среди доминантов там уже отмечены виды, не свойственные Западному Казахстану.

Общественная полёвка. При небольшом объёме материала в Западно-Казахстанской обл. на этом зверьке выявлено 9 видов блох. Преобладает *A. rossica* (42.62%), обычны *Ct. breviatus* и *N. mokrzeckii* (по 27.87%). Единично встречается *A. kalabuchovi*. В Северном Приаралье на этих зверьках отмечены *X. skrjabini*, *N. laeviceps*, *Ct. breviatus*, для этих двух регионов сходство фаун $I\check{s}=33.33\%$. Сходство афаниптерофаун мест нашей работы с Северным Прикаспием в районе Гурьевской обл. (по Матросову с соавт., 2003) составило сходную величину – 36.36%, тогда как сходство фаун между отдалёнными участками ареала хозяина много меньше, 12–16% (Западно-Казахстанская обл. с Чаткальским хр. – 16.68% (Млекопитающие Казахстана, 1978), с Алакольской котловиной на Тянь-Шане – 12.5% (Классовская, 2009). Фауна блох этого зверька в месте нашей работы не имеет сходства с таковой на хребте Каржантах (к юго-западу от Таласского Алатау, Млекопитающие Казахстана, 1978)

Водяная полёвка. В Западном Казахстане у этого хозяина выявлено 13 видов блох (табл. 285), в дельте Волги отмечен только один вид – *N. mokrzeckii* ($I\check{s}=14.29\%$), в Кустанайской обл. известны *M. walkerii*, *L. segnis*, *Ct. breviatus* ($I\check{s}=13.3\%$), на Тарбагатае – 7 видов, среди них доминируют *A. penicilliger*, *Ct. rectangulatus*, *Ct. assimilis*.

Слепушонка. В Западном Казахстане (Млекопитающие Казахстана, 1978) известно 10 видов – *Ct. pollex*, *Ct. breviatus*, *X. magdalinae*, *A. schelkovnikovi*, *A. kalabuchovi*, *N. setosa*, *C. tesquorum*, *M. hebes*, *M. lenis*, *P. irritans*. В Алма-Атинской обл. обнаружено не менее 6 видов, из них с Западным Казахстаном общий вид всего один – *X. magdalinae* ($I\check{s}=12.5\%$).

Серый хомячок. В Волго-Уральских песках, по нашим данным, на этом грызуне обитает 16 видов блох. $IO=1.88$. Доминируют два вида – *A. schelkovnikovi* (40.03% от всех блох) и *N. mokrzeckii* (35.49%), причём первый вид доминирует в шерсти (ИД=61.96%), а второй – в норах (ИД=93.37%). Довольно заметную роль играет также *Ct. pollex* (4.72%), встреченная исключительно в шерсти, *X. conformis* (16.12%), также тяготеющая к шерсти, где составляет 7.34% от всех блох. Более редки *N. laeviceps* и *A. prima* (по 4.72% в сборах и по 7.34% от блох шерсти), прочие виды редки; из них чуть чаще встречается *C. lammellifer* (1.2%). У трёх хомячков, пойманных в жилищах человека, обнаружены только *N. mokrzeckii*. В Туркмении на этом хозяине найдены только *C. filippovi*, *N. consimilis*, *Ct. secundus* ($I\check{s}=0$). На Мангышлаке встречены *N. teratura* Rotsch., *A. schelkovnikovi*. В Центральном Казахстане зарегистрировано 9 видов блох, массовые – *C. trispinus* Wagn. et Ioff, *A. schelkovnikovi*, *N. setosa*, *Pectinoctenus lautus* Rotsh. На Тарбагатае на сером хомячке зафиксировано 14 видов блох, чаще других встречаются *Frontopsylla elata* elata,

Amphipsylla anceps Wagn., *A. schelkovnikovi*, *Leptopsylla nana* Arg., *Neopsylla democratica* Wagn., *Neopsylla mana* Wagn. В Илийской котловине для этого хозяина отмечено 14 видов блох, доминируют *N. teratura*, *A. rossica*, *C. fidus* J. et Rotsch.

Хомячок Эверсмanna. В Западно-Казахстанской обл. нами обнаружено 12 видов блох, в Кокчетавской обл., по данным «Млекопитающие Казахстана», 1978, выявлено четыре вида: *C. tesquorum*, *M. walkeri*, *Ct. arvalis* и *Ct. assimilis* (Içs=36.36%). Далее к востоку, в Акмолинской обл. обнаружено тоже 4 вида, из них новые для этого хозяина виды *Ct. breviatus*, *N. pleskei* rossica Ioff et Arg., *Neopsylla sp.*

Обыкновенный хомяк. В Западно-Казахстанской обл. нами обнаружено 12 в. блох, в Кокчетавской обл., по данным «Млекопитающие Казахстана», 1978, выявлено три вида, из них только один, общий с Западным Казахстаном: *L. segnis*, а также *Neopsylla pleskei*, *Ct. arvalis* Wagn. et Ioff, Içs=13.13%.

Обыкновенная полёвка. Очень широко распространённый вид, занимающий разнообразные биотопы, в силу чего на этой полёвке обнаружено много видов блох. В целом для области нами обнаружен на ней 31 вид блох (табл. 285). В сборах сотрудников УПЧС с этого хозяина в 1950–1966 гг. из Волго-Уральского междуречья при многолетнем среднем обилии блох в 0.42 на 1 зверька преобладала *A. rossica* (75.2%); *N. mokrzeckyi* (6.6%) и *Ct. breviatus* (5.1%) встречались реже, прочие виды составляли 9%. В объединённых учётных данных за 1950–1984 гг. в Волго-Уральском междуречье, в 1995 г. на севере области и 2003–2007 гг. и в Зауралье преобладали *A. rossica* (28.57% в сборах), *N. mokrzeckii* (21.42%) и *Ct. breviatus* (18.25%), реже встречались *Ct. wagneri* и *N. consimilis* (по 10.32%), остальные виды единичны. При этом видовой состав блох и соотношение их видов резко меняется в зависимости от местообитаний и участка территории. Так, в пойме р. Урал на севере области преобладает *Ct. wagneri* (33.3%), и *N. consimilis* (30.77%), довольно большую долю (12.82%) составляет северный вид *M. turbidus*, а также *N. mokrzeckii* (10.26%) *A. rossica* (7.69), прочие виды единичны. Здесь выявлено 7 видов блох. В Волго-Уральских песках обнаружено всего 4 вида, встречающиеся с примерно равной частотой, причём только один вид – *N. consimilis* – общий с севером области. В южном Зауралье тоже встречено по 4 вида в пойме и на плакоре, из них три общих вида: *N. mokrzeckii*, *A. rossica* и *Ct. breviatus*. В пойме чаще всего встречаются *N. mokrzeckii* (64%) и *A. rossica* (28%), прочие виды редки. На плакоре на юго-востоке области преобладают *A. rossica* (44.83%) и *Ct. breviatus* (37.93%), менее обычны *N. mokrzeckii* (12.07%) и *X. skrjabini* (5.17%). Для этих мест характерно, что у экологически близких видов – обыкновенной и общественной полёвок одинаковы виды-доминанты среди блох, причем сходна даже доля основного вида-доминанта *A. rossica*: около 42% у общественной и 45% – у обыкновенной полёвок. Индекс сходства Чекановского-Сьеренсена Içs, рассчитанные для блох обыкновенной полёвки из различных мест ареала (по данным руководства «Млекопитающие Казахстана», 1978 и др. работ) показывают, что сходство фаун блох этого хозяина между отдалёнными частями его ареала резко снижается при сравнении с близко расположенными. Так, при сравнении с не очень удалёнными частями ареала индекс сходства составлял 28–38% (Западно-Казахстанская область с Оренбургской обл. по данным Швецова, Быстрова, 2007 Içs=38.1%, между Западным и Северным Казахстаном – 31.1%, той же Западно-Казахстанской области с Азербайджаном (по Ткаченко, 1962) – 37.2%, тогда как между нашими данными с Джунгарским Алатау и Тарбагатаем – почти вдвое меньше (19.1 и 10.81%), для Алакольской котловины (по Классовской, 2009) – столько же (15.38), а с Заилийским Алатау – минимально: 11.11%.

4.2.2.5. Блохи жилищ человека

4.2.2.5.1. Блохи жилищ человека Азербайджана и Казахстанско-Среднеазиатского региона

Видовой состав и обилие блох жилищ человека зависит как от абиотических условий местности, особенностей жилищ человека, так и от состава диких животных – хозяев и их блох в окружающей местности. Фауна блох жилищ человека в рассматриваемом регионе приводится на основе литературных данных (Бахаева с соавт., 1957; Кадацкая, 1961; Милунова с соавт., 1964; Маринина, 2005; Старожицкая с соавт., 1992; Ботабаева с соавт., 2005; Исаева с соавт., 2011; Танитовский с соавт., 2014) и архивных материалов УПЧС (табл. 322).

Из табл. 322 видно, что богатство видов блох в жильё может быть очень разным. Прежде всего, это зависит от объёма работ. Несомненно, что списки видов длиннее, чем, например, представлено в табл. 322 для Азербайджана и Гурьевской обл. Даже списки длиной в 10–18 видов могут быть расширены в дальнейшем.

Фауна блох жилищ человека состоит из трёх компонентов: 1) блохи человека и домашних хищников, а также домашних копытных. Эти виды наиболее тесно связаны с жильём. 2) блохи животных – синантропов (домовой мыши, крыс) и 3) блохи диких видов, обитающих рядом в природе – это наиболее подвижная, неустойчивая, изменчивая часть населения блох жилищ, как по видовому составу, так и по обилию. Максимальное санитарно-эпидемиологическое значение принадлежит, безусловно, первой и, в меньшей мере, второй группам. Можно сказать, что блохи каждой из групп присутствуют в населении блох жилищ всегда. Подобно зверькам – хозяевам блох – население жилищ разного типа содержит разное соотношение этих групп. В примитивных жилищах, мало отличающихся от природы (юрты, землянки, стоянки животноводов) чаще встречаются и зверьки, и блохи обитателей окружающей природы. Здесь видовой состав и хозяев, и блох богаче, в случае земляных полов (см. далее) может быть резко увеличена и численность всех видов блох. Дома сельского типа обычно имеют большую долю видов-синантропов среди грызунов, соответственно возрастает и доля их блох. В поселениях городского типа и в больших городах и зверьки, и блохи несинантропных хозяев практически исчезают, а у синантропных грызунов число и доля специфических видов блох возрастают. Блохи 1-й группы обитают в жилищах практически везде, меняются лишь соотношение видов, характер доминирования, численность.

Р. Б. Косминский (1961), исследуя блох домовой мыши в годы резкого подъёма, а затем спада численности хозяев в Ставропольском крае, показал, что там на зверьке доминирует два вида блох – *N. mokrjeczyi* и *L. segnis*. Он установил, что *L. segnis* обитает главным образом в жилище человека, а *N. mokrjeczyi* – главным образом в природных биотопах, в шерсти и в норах, хотя довольно обычна в постройках в сельской местности. Автор показал, что, чем выше численность хозяина, тем выше и обилие обоих видов блох, особенно *L. segnis*. Р. Б. Косминский цитирует И. Г. Иоффа (1935), который наблюдал, что в годы «мышинной напасти» в 1933–1934 гг. на юго-востоке Европейской части России при вселении домовых мышей из природы в жилища человека доля *L. segnis* падала, а *N. mokrjeczyi* – возрастала. В годы «мышинной напасти» в 1952–1953 гг. Р. Б. Косминский не наблюдал такого явления. В эти годы *L. segnis* встречалась только в шерсти, а *N. mokrjeczyi* – чаще в гнёздах. И в годы пика, и в годы спада в жилых и нежилых помещениях среди блох доминировала *L. segnis*, составляя 78.3–89.5% от всех блох; обилие блох выросло в 2–4 раза в годы спада по сравнению с годами пика численности хозяев.

Поскольку практически повсюду в жильё встречается домовая мышь, там обычны и её блохи, но, соответственно перемене климата, доминирующие виды блох сменяют друг друга, а при сравнении отдалённых районов можно видеть, что общих видов почти не остаётся. Так, в Западно-Казахстанской области и в Приаралье (на территории работ Ара-ломорской противочумной станции) отмечено, как на юге и юго-востоке России, два специфических вида блох – *N. mokrjeczyi* и *L. segnis*. Первый вид отмечен только на северо-западе и западе изучаемой территории (Азербайджан, Западно-Казахстанская обл., Приаралье, Мангышлак), тогда как ареал *L. segnis* простирается несколько дальше к югу до Кызылординской области. Ещё южнее из специфических блох домовой мыши остаётся только *N. fidus* (Каракалпакия, Чимкент).

Таблица 322. Видовой состав блох жилищ человека в Азербайджане и Казахстанско-Среднеазиатском регионе

Виды блох	Азербайджан	Западно-Казахст. обл.	Гурьевская обл.	Мангышлак	Аральск	Кзыл Ордин. обл.	Каракалпакия	Узбекистан	Чимкент	Туркмения
<i>P. irritans</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>Ech. gallinacea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Ct. canis</i>	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+
<i>Ct. felis</i>	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ct. caprae</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>X. skrjabini</i>	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>X. hirtipes</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>X. nuttalli</i>	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>X. conformis</i>	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+
<i>X. gerbilli</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>C. lammellifer</i>	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+
<i>Ch. trichosa</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>N. mokrzecky</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. consimilis</i>	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>N. laeviceps</i>	-	+	-	+	+	+	+	+	-	+
<i>N. fasciatus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. fidus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>C. turkmenicus</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>C. tersus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>C. tesquorum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. semura</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>O. volgensis</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. hebes</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>M. tuschkan</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>L. segnis</i>	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>A. rossica</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ct. wagneri</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ct. breviatus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. cedeatis</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>N. setosa</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>St. conspecta</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>St. vlasovi</i>	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+
<i>Syn. pallidus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Syn. longispinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
Всего видов	5	18	3	10	13	5	11	8	6	11

А. В. Бахаева с соавт. (1957), см. табл. 322, не указывает для жилищ человека в Туркмении блох домовых мышей, но Л. С. Маринина с соавт. (2005) пишет, что домовые мыши в изобилии населяют в Туркмении жилища человека, поэтому естественно предполагать, что специфические виды домовых мышей там обитают и в жилищах. Последние авторы для домовых мышей в Туркмении отмечают *C. fidus*, *L. segnis*, *L. sexdentata*, *N. mokrzecky*, *N. consimilis*, а также *C. turkmenicus*. Первые четыре вида – специфические для домовой мыши.

Таким образом, в Туркмении вновь появляются *N. mokrzecky* и *L. segnis* и ещё один специфический для домовой мыши вид *L. sexdentata*. Скорее всего, эти виды встречаются и в жилье человека. Географическая смена видов блох отмечена также для других облигатных синантропов – крыс. Серые крысы в Туркмении встречаются только по восточному побережью Каспийского моря, в основном в г. Красноводске. С них были сняты блохи трёх видов: *X. cheopis*, *X. conformis*, *C. turkmenicus*. Чёрная крыса обитает там же, нередко превосходя в численности серую крысу, но, как и на серой крысе, блохи на ней крайне редки. Это один вид – *C. fasciatus*. Остальные виды блох в жилищах – это блохи диких млекопитающих, главным образом грызунов и ежей.

4.2.2.5.2. Блохи жилищ человека в Западно-Казахстанской области и её окрестностях

В последние годы наиболее детально были исследованы паразитоценозы жилищ человека в связи с восстановлением численности и расселением блохи *Pulex irritans*, особенно на территории Зауралья. В населённых пунктах Зауралья в 1994–2007 гг. выявлено 5 видов блох: *P. irritans*, *Ct. canis*, *Ct. felis*, *Ct. caprae*, *N. mokrzecky*. Оказалось, что в эти годы в посёлках вне поймы р. Урал численность блох была повышена (в среднем 7.9 на 100 кв. м площади) по сравнению с посёлками в пойме (4.7). Вне поймы более 99% составила среди них *P. irritans*, в пойме р. Урал другие виды встречались чаще. *Ct. felis* обычно составляла 2–9%, в отдельные годы до 20, *Ct. canis* – до 6.6. *Ct. caprae* регистрировали только один год – 2006, тогда она составила 94.6% блох в посёлках; *N. mokrzecky* также была отмечена в жилье один год – (2007), когда она составила там 90% выловленных блох. В обоих последних случаях это были годы низкой общей численности блох.

В. А. Танитовский с соавт. (2014), обобщив данные за 41 год (1970–2011), дополнил список видов блох, обитающих в жилье человека, ещё 13 видами. Авторы показали, что население блох жилищ человека на 90% составляют блохи *P. irritans*, *Ct. canis*, *Ct. felis*, т. е. те, которых мы отнесли к 1-й группе (наиболее тесно связанные с жилищами блохи человека и домашних хищных животных), а далее следуют представители облигатного синантропа – домовой мыши – *N. mokrzecky* и *L. segnis* (вторая группа блох).

В 1970–1980 гг. в Волго-Уральском междуречье в жилищах преобладала *Ct. felis* с ИД=70%, реже встречалась *Ct. canis*, а *P. irritans* встречалась спорадически. В Урало-Уильском междуречье блоха *P. irritans* всегда доминировала (ИД=70%), особенно между реками Оленты и Уил (рис. 251). Авторы объясняют это чувствительностью вида к влажности земляных полов, где живут и развиваются преимаго блох, и отсюда – с запасом и уровнем подземных вод (Якунин с соавт., 1974; цит. по: Танитовский с соавт., 2014). Это подтверждают данные В. И. Ефимова по серой крысе в Туркмении (2005), Бекенова с соавт. по Актюбинской обл. (2001). Обилие блох *P. irritans* в междуречье рек Оленты и Уил авторы объясняют как раз тем, что уровень грунтовых вод здесь выше, чем в других частях области, и увлажнение земляных полов выше. Авторы сравнили обилие блох с количеством осадков в разные периоды наблюдений и установили, в подтверждение данных Б. М. Якунина (1974) что после периодов повышенного увлажнения численность блох *P. irritans* возрастает. По данным В. И. Юркиной (1948, цит. по: Танитовский с соавт., 2014) и Якунина (1974), оптимум ареала этой блохи в жилье определяется как температура +17+20° С и влажность не ниже 40–60%. В более холодных или более жарких, при более сухих условиях эта блоха не размножается.

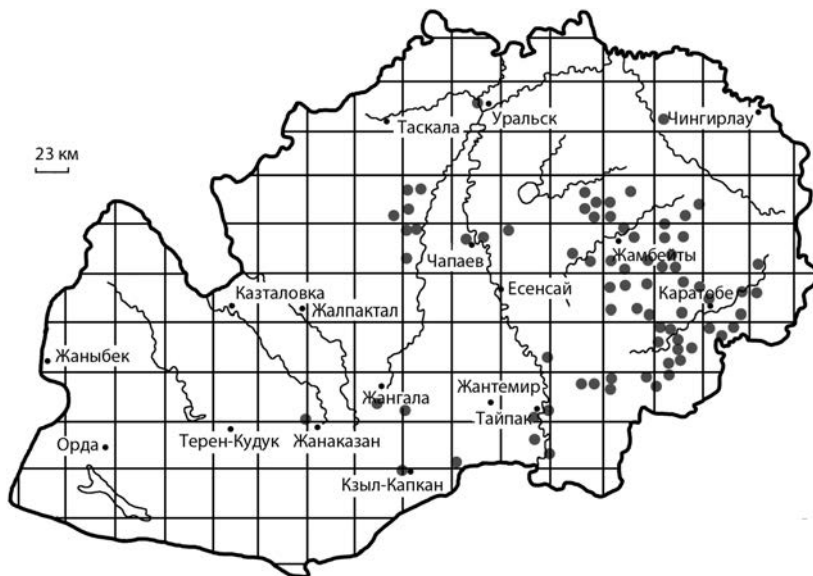


Рис. 251. Распределение блох *Pulex irritans* по территории области (Гражданов, 2005)

В связи с этим интересны данные А. В. Бахаевой с соавт. (1957) о блохах жилищ человека в Туркмении. *P. irritans* размножается там в жилье человека только в увлажнённых местах в районе г. Ташауза (ныне Дашогуз) в домах с земляным полом. Эта блоха встречается также в жилищах, расположенных возле побережья Каспийского моря, в оазисах. Относительная влажность воздуха в Туркмении вдали от водоёмов составляет 30% и менее, даже в месяц максимального увлажнения (февраль), не бывает выше 60–70%. В Туркмении эта блоха живёт в основном в норах и шерсти, а размножается только в норах диких хищных зверей. Аналогичная приверженность блох обитателей жилищ 1-й группы (*P. irritans*, *Ct. felis*) к районам повышенной увлажнённости отмечают Д. И. Ботабаева с соавт. (2005) для Кзылординской области.

4.2.2.6. Заключение об изменении обилия и соотношения видов блох млекопитающих в пространстве

Территориальная структура населения блох на млекопитающих строго обусловлена ресурсами прокормления на хозяевах возможно большей биомассы блох при максимальном использовании экологических ниш. Этой тенденции подчиняются и разнообразие видов, и обилие особей, их размещение и биология.

Видовое богатство блох на местности определяется ландшафтными характеристиками местности, историей ландшафта, составом прокормителей, их численностью. На одном виде хозяина видовое богатство может достигать в изученных условиях 35 видов (полуденная песчанка) и бывает выше у хозяев многочисленных, со средними размерами тела, в центральной части ареала, ведущих колониальный образ жизни.

Это богатство определяется, прежде всего, четырьмя факторами: обилие вида хозяина, часть его ареала образ жизни и размеры тела хозяина. Анализ факторов, влияющих на колебания видового богатства блох малого суслика в пределах ареала, показал, что оно зависит от комплекса факторов: абиотических (географическая широта, температура, осадки, рельеф и высота местности), от того, центр это или периферия ареала, а также от уровня численности хозяев. В центре ареала хозяина при высокой его численности число видов блох обычно велико, блох много и значительно доминирование специфических

видов. Здесь, как правило, численность хозяев меньше колеблется, что способствует формированию большего числа специфических видов (приуроченных, например, к шерсти или гнезду, к определённым градициям тепла и увлажнения, с разной продолжительностью жизни, с разной сезонной активностью).

В годы и в местах с высокой численностью хозяев может наблюдаться несколько видов блох-специалистов (адаптированных к данному хозяину), а в периоды и в местах с низкой численностью это число уменьшается до одного вида. Далее, ещё ближе к границе ареала специфические виды заменяются на блох близких видов млекопитающих, живущих здесь, или же зверёк полностью лишается специализированных видов блох, например, пегий путорак в Западном Казахстане, где отсутствует его специфическая блоха *Leptopsylla putoraki*, характерная для центральных частей ареала зверька; у серой крысы на краях ареалов из двух характерных для вида в данном секторе северной Палеарктики блох *X. cheopis* и *N. fasciatus*, сохраняется только один вид *N. fasciatus*, да и тот редок, а преобладают виды живущих по соседству мышей и полёвок. У северного вида желтогорлой мыши на южной окраине ареала в Западно-Казахстанской области видовое богатство блох резко сокращено, как и на северо-западной границе ареалов у большой и краснохвостой песчанок: до 13–14 видов в Западном Казахстане против 30–40 в центре ареалов.

На окраинах ареалов хозяев по сравнению с остальными частями ареала фауна блох характеризуется рядом особенностей. Прежде всего, уменьшается количество видов. Так, в Дагестане у мохноногого тушканчика обнаружен 1 вид блох, против 20–30 в центральных частях ареала, у малого суслика – по 1–2 на окраинах и 33 в центре; у степного сурка – 1 вид на окраине и 3–4 в центре. У большой песчанки в Западно-Казахстанской обл. обнаружено 8 видов блох, тогда как в Северном Приаралье и Приаральских Каракумах – 40, в Южном Прибалхашье – 27, в менее благоприятных участках ареала – по 20–23 вида.

У краснохвостой песчанки в оптимуме ареала в Туркмении известно до 30 видов блох, а в средних и пессимальных условиях – 9–13. Кроме того, на окраине ареала нарушается обычная структура населения блох, когда среди доминантов наряду со специализированными видами встречаются виды более слабой специализации. Так, на окраине ареала может оставаться только один специализированный вид без сопутствующих (у обыкновенной бурозубки в Западно-Казахстанской обл. – только блоха *P. soricis*, у байбака – *O. silantiewi*, или специализированные виды совсем исчезают (это обычно бывает у самой границы ареала), остаются только случайные виды блох с соседних, обитающих тут же хозяев. У жёлтого суслика на Устьюрте, в неблагоприятных для хозяина условиях и при низкой численности число видов блох снижено, доминирует специфический вид *Citellophilus trispinus* (Wagner et Joff) в шерсти, а в гнезде – блоха малого суслика *N. setosa*. Близ границ ареала малого тушканчика у него доминируют специфические виды блох других видов тушканчиков (*M. tuschkan* в Северо-Восточном Предкавказье), или совсем чуждые виды (*C. orientalis* в гнёздах емуранчика или малого суслика на Украине). На краю ареала блоха может утратить свою приуроченность к шерсти или к гнезду, как, например, у мохноногого тушканчика в Дагестане *O. volgensis* встречается одинаково часто и в шерсти, и в гнезде.

По данным архива УПЧС, в Западно-Казахстанской области блоха шерсти *X. conformis* тяготеет к полуденной песчанке, а *N. laeviceps* – к тамарисковой (см. выше). Достоверно установлено, что численность *N. laeviceps* осенью растёт, если в апреле, мае и июле года учёта осадков было много (поскольку это, прежде всего, способствует росту численности хозяев). Для роста осенней численности *X. conformis* благоприятны высокие температуры и засуха в июле года учёта (подробнее см. раздел об экологических предпочтениях и прогнозе численности блох песчанок).

Таким образом, два основных вида блох песчанок в Волго-Уральских песках разделяют экологические ниши по экологическим предпочтениям, приуроченности к гнезду или шерсти, сезону активности. Сходная картина наблюдается и в отношении основных блох малого суслика (подробнее см. раздел о консорции нор малого суслика).

Влияние неустойчивости численности на население блох можно проследить на степной пеструшке. В период депрессии у хозяев с неустойчивой многолетней динамикой численности в населении блох может уменьшиться число видов, а доминирование – перейти к чуждым видам. Так, в годы депрессий численности степной пеструшки (1960–1984 гг.) в Волго-Уральских песках ИО блох шерсти был равен 0.065, присутствовало всего два вида – *C. pollex* (ИД=60%) и *N. laeviceps* (ИД=40%), тогда как в периоды повышенной численности (1948–1955 гг., Белкина, Корчевская, 1957) ИО близок к 6, встречалось в целом по области 17 видов блох, а в отдельные годы за период 1948–1955 гг. в годы депрессий по стационарам регистрировали по 2–5 видов блох, в годы пиков численности – 5–9 видов. В период высокой численности у пеструшки существовала устойчивая структура населения блох: в степной части ареала доминировали блохи гнезда *C. breviatus* и шерсти *A. rossica* и соответственно *C. pollex* и *A. prima* – в песках, при сопутствии менее многочисленных видов, свойственных другим видам хозяев. В годы депрессий численности степной пеструшки в Волго-Уральских песках в её гнёздах начинают доминировать чуждые виды: блоха малого суслика *F. semura* (ИД= 32.8%), песчанок – *X. conformis* (ИД=56.25%), тушканчиков – *O. kasakiensis* (ИД=3.12%), а блох самой пеструшки – *C. pollex* было совсем немного (7.81%).

У хозяина с неустойчивой численностью – краснохвостой песчанки – специфический вид блох *X. conformis* доминирует в оптимуме для северной части ареала (Красноводский полуостров, ИД=50–60%), а в пессимуме северной части ареала доминирование этой блохи снижено до 20.7%. В годы векового максимума численности краснохвостой песчанки на Красноводском полуострове (1953 г.) доминирование этой блохи возросло до 61.1%, а видовое богатство – до 33 видов от 15–16 в остальные годы.

У млекопитающих с обширным ареалом (например, большая и краснохвостая песчанки, мохноногий тушканчик, обыкновенная полёвка, серый хомячок, домовая мышь) может быть несколько участков оптимума, когда формируется своя структура населения блох соответственно конкретным условиям. Блохам с их несовершенной терморегуляцией обычно бывает сложнее адаптироваться к колебаниям абиотических условий среды, чем теплокровным хозяевам. Это порождает более активную реакцию паразитов сначала в виде смены видов – доминантов, а затем в виде формообразования на уровне подвидов и видов. Появляется викариат (замещение) одних видов блох другими в пределах ареала одного вида хозяев. Один вид замещается на другой того же рода (т.е. обычно сходная жизненная форма) или даже другого рода при значительном изменении ландшафтных условий. Пример – блохи рода *Stenophthalmus* у малого суслика. *St. pollex* имеет больший ИД в более южных и западных частях ареала, а *St. breviatus* – на северо-востоке, и имеется небольшая полоса (в Западном Казахстане), где виды обитают совместно. Аналогичным образом, у тарбаганчика среди блох шерсти р. *Mesopsylla* происходит географический викариат: западный вид блохи *M. tuschkan* замещается в восточной части и на юге ареала хозяина на вид *M. eucta*, а на Устюрте имеется небольшая полоса, где виды обитают совместно. Аналогичное положение имеет место и у малого тушканчика, хотя у этого зверька названные виды занимают меньшее место в паразитоценозе, уступая везде блохе *M. lenis*.

В некоторых частях ареала хозяина появляются новые виды блох, иногда даже специфических. Чаще всего это связано с резким изменением внешних условий – температурных и условий увлажнения. Так, у полуденной песчанки в Волго-Уральских песках доминирует *X. conformis*, а в Приилийских Таукумах – *E. oschanini*, *X. hirtipes* Rotsch., *X. gerbilli minax* Jord.

При рассмотрении населения блох на большом участке ареала (например, у краснохвостой песчанки) наблюдается последовательный викариат подвидов и видов блох, когда по мере продвижения к югу всё большее место в сообществе начинают занимать виды блох более южного экологического облика (среди видов-доминантов: *N. laeviceps* – *X. conformis* – *X. skrjabini* – *X. hirtipes* – *X. nuttali*). Несколько видов и подвидов (у *C. lamellifer*) сменяют друг друга как доминанты 1–3 уровней, причём прежние доминанты

оттесняются на менее значимые позиции, и чем дальше к югу – тем дальше от доминирующего положения. В Закавказье на малом тушканчике происходит смена видов блох, выявляются *Mes. apsheronica* Wagner et Arg., *Ophth. arnoldi (volgensis arnoldi)* Wagner et Arg.). Аналогичным образом на мохноногом тушканчике в Монголии встречаются и доминируют совершенно другие виды, чем те, которые регистрируются в более западных частях ареала хозяина.

При очень больших ареалах (обыкновенная полёвка, мохноногий тушканчик) видовой состав блох на разных краях ареалов может иметь нулевое сходство, т.е. нет общих видов блох, на разных частях ареала на зверьке питаются разные виды блох. Это может говорить о том, что беспозвоночные, сильнее зависящие от абиотических условий, вынуждены реагировать на их изменения не физиологическими адаптациями внутри вида, и переходить к образованию новых видов скорее, чем их теплокровные хозяева. Другим вариантом адаптации блох к обитанию в обширном ареале хозяина может оказаться расширение специализации питания.

В ряде случаев у хозяина на большом протяжении его ареала сохраняется один основной специфический вид-доминант: так, у обыкновенной полёвки это *A. rossica*, у большого тушканчика – *M. hebes*, у серого хомячка – *A. schelkovnikovii*.

Степень сходства фаун больше в сходных условиях, на соседних территориях. Она уменьшается при сравнении отдалённых частей ареала хозяина, когда условия различаются сильнее. В некоторых случаях сходства фаун блох из разных частей ареала у одного и того же хозяина вообще нет. Сходство видового состава блох для хозяев с обширным ареалом может составлять, по Чекановскому-Съёренсену, 40–60%, при незначительном удалении (порядка 100 км) – 20–30%, а далее падает до 10–15%, иногда до нуля и полной смены видового состава. Так, для фаун блох млекопитающих из Западно-Казахстанской области сходство менее 20% наблюдалось с Алмаатинской областью у слепушонки (12.5%), степной пеструшки (17.14%), до нуля (при сравнении фауны блох серого хомячка в Западно-Казахстанской обл. с таковой в Туркмении), блох обыкновенной полёвки (по «Млекопитающим Казахстана», 1978) района наших работ с Заилийским Алатау (11.11%). Более высокие индексы сходства по Чекановскому – Съёренсену, порядка 30–40% наблюдались для более близко расположенных участков ареала хозяина: блохи толстохвостого тушканчика в Западно-Казахстанской области и Северо-Восточном Прикаспии (Гурьевская обл.) $I\check{s} = 42.86\%$, для блох обыкновенной полёвки в Западном и Северном Казахстане $I\check{s} = 48\%$, то же в Джунгарском и Заилийском Алатау (58.82%). Таким образом, сходство фаун блох зависит от расстояний между регионами и от различий в экологических условиях.

Состав населения блох млекопитающих зависит, кроме географического положения, также из размещения блох по экологическим нишам, предоставляемым хозяевами. Как уже отмечалось ранее, разделение экологических ниш идёт: 1) по линии «гнездо – шерсть», 2) положение в точке ареала хозяина; 3) численность хозяина и её устойчивость. Блохи делятся также по сезонам активности, термо- и влаголюбивости и др. аспектам. Так, блохи краснохвостой песчанки в Азербайджане (Бакеев с соавт., 1957) делятся по периодам активности (*X. conformis* активна круглый год, тогда как *N. laeviceps*, *Stenoponia insperata* (*St. tripectinata insperatata* Weiss?), *Rhadinopsylla ukrainica* Ioff летом не активны) При этом *N. laeviceps* откладывает яйца круглый год, а *X. conformis* зимой не размножается. Фоновые виды блох песчанок делятся на термофильные и засухоустойчивые виды (например, в Волго-Уральских песках *X. conformis*) и более холодоустойчивые и влаголюбивые (там же *N. laeviceps*) В дождливые годы численность *X. conformis* падает, особенно в увлажнённых местообитаниях (Бакеев с соавт. 1957 в Азербайджане, или для тех же видов блох в Волго-Уральских песках, Самуров, 1985). На Мангышлаке и Приэмбинской равнине (Архангельская с соавт., 1957) доминирует блоха *X. skrjabini*, несколько реже встречается *N. laeviceps*. Они активны там круглый год и встречаются на всех 4 видах песчанок. Кроме того, есть блохи холодного периода (*R. cedeistis*, *C. lammelifera*, *Stenoponia conspecta* Wagner. Бóльшей частью в холодное время года активна также блоха песчанок *C. dolichus*). На юге Мангышлака некоторые виды блох меняют свои предпочтения. Так, *X. conformis* встреча-

ется там только на краснохвостой и полуденной песчанках, а *E. oschanini* – термофильная блоха – на большой песчанке.

Из вышесказанного ясно, что структура населения блох млекопитающего складывается под воздействием ряда факторов; это, прежде всего, внешняя среда, где отражаются экологические требования и хозяина, и паразита, а также и особенности экологии хозяина, и ряд зоогеографических факторов. При этом факторы численности хозяев и экологические предпочтения действуют сходно как в пространстве, так и во времени: например, снижение численности хозяев одинаково неблагоприятно для вида блохи как в смысле времени (блох становится меньше в годы депрессий численности хозяев), так и в пространстве (там, где хозяев мало, условия для блох менее благоприятны, чем в местах, где хозяев постоянно много). Аналогичны и экологические предпочтения: термофильный вид чувствует себя лучше и в местах, и в годы, когда тепла больше.

4.2.2.7. Заключение об изменении обилия и соотношения видов блох млекопитающих во времени

Ареалы блох, как и ареалы их хозяев, смещаются с течением времени по мере изменения абиотических условий, численности хозяев и других причин. Например, Сангаджиева (2006) отметила, что у таких блох как *Coptosylla lamellifer* и *Ct. pollex* в Калмыкии произошло расширение ареала, тогда как у *St. ivanovi* ареал сократился. Некоторые виды там же исчезли из состава фауны (Киреева с соавт., 1997, цит. по Сангаджиевой, 2006). Изменение состава фауны блох млекопитающих произошло с течением времени и на изучаемой нами территории. В основном эти изменения связаны с тремя причинами: 1) изменения ареала вида блохи из-за изменения абиотических условий, что может влечь за собой изменение численности блох как через непосредственные воздействия на насекомых, так и через изменение условий для хозяев, которые значительно меняют свою численность. Примером этого может служить сокращение в паразитоценозах грызунов роли блох малого суслика из-за его вымирания в Волго-Уральских песках в 80–90-х гг. XX в. 2) Расширение ареала блох в связи с расширением ареала хозяина: вселение блох большой песчанки вслед за расширением её ареала и вселением на территорию наших работ. 3) изменение условий для блох под влиянием деятельности человека: изменение ареала блохи *Pulex irritans* вследствие изменения санитарных условий.

4.2.2.7.1. Изменение состава населения блох малого суслика во времени в связи с его вымиранием в Волго-Уральских песках

На материале по Западно-Казахстанской области можно проследить роль времени в изменении состава населения блох малого суслика. Так, в Волго-Уральских песках в 20–30-х гг. XX в. доля *N. setosa* составляла в среднем 55.27% (табл. 323), *C. tesquorum* – 6.50%, а доля блохи *Ct. pollex* в населении блох была значительной, в среднем – 32.87%. Впоследствии, в 50-х гг. XX в. доля *C. tesquorum* возросла до 28.41%, а доли *N. setosa* и *Ct. pollex* снизилась: первого – немного (до 45.55%), а третьего – значительно, до 2.78%. В 60-х гг. доля первого вида снизилась до 6.96%, а второго и третьего – возросла до 67.95% и 20.33%. К 1964 г. там же наблюдается снижение доли *C. tesquorum* до 6.9% и *Ct. pollex* – до 2.7–4.5%. К 70-м гг. наблюдается снижение доли вида *N. setosa* и слабее – *Ct. pollex* за счёт роста доли *C. tesquorum*. Наконец, в 80-е гг. резко возросла доля трёх видов блох – *N. setosa*, *Ct. pollex* и *O. ilovaiskii* за счёт почти полного исчезновения других видов. В 80-х гг. в Волго-Уральских песках произошло резкое снижение видового богатства блох на малом суслике: если в 20–30х гг. наблюдалось 12 видов, а в 50–70-х – по 8–9, то в 80-х их осталось всего четыре. Резко снизилась и численность блох. Чем объяснить эти изменения в паразитофауне малого суслика?

В течение 80-х гг. XX в. в Волго-Уральских песках в связи со значительным потеплением и иссушением климата произошло резкое снижение, а затем и почти полное вымирание мало-

Таблица 323. Изменение процентного соотношения видов блох малого суслика в Волго-Уральских песках во времени. Обозначения видов см. табл. 301

Период	C. t.	N. s.	C. br.	C. p.	O. il.	F. s.	C. l.	X. c.	R. ced.	M. heb.	M. tus.	O. kas.	O. volg.	C. mok.	F fr.
1925–1935 гг.	6.503	55.268	0.61	32.87	2.00	2,52	0.011	0.021	0	0.011	0.011	0.15	0.021	0	0
1950-е гг.	28.41	45.55	0	2.78	0	2.86	2.45	17.06	0	0	0.73	0.16	0	0	0
1960-е гг.	6.96	67.95	0	20.33	1.65	0	0.55	1.1	1.28	0	0	0	0.18	0	0
1970-е гг.	34.6	37.9	0	23.2	3.9	0.2	0.1	0.015	0	0	0	0	0	0.01	0.015
1980-е гг.	0.77	72.31	0	12.69	13.85	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

го суслика на территории Волго-Уральских песков. Снижение численности наблюдалось по всему Северному Прикаспию, но в песчаной пустыне оно оказалось практически катастрофичным для вида. Об этом детально сообщается в выше приведённых разделах монографии, касающихся изменения ареала и популяционной экологии зверька. Численность малого суслика в песках упала от 15–20 экз./га в оптимальных участках на глинистых останках внутри песчаного массива в 30–70 х гг. до 1–5, а часто и более низкой численности в 80-х – 90-х гг. Этот суслик практически исчез из песчаной части Волго-Уральского междуречья. В первые годы снижения численности (70-е годы в центре и начало 80-х – на севере песков) произошло обеднение видового состава блох и выпадение редких видов, что привело сначала к росту доминирования самого многочисленного вида *N. setosa*, а позже на малом суслике и этот специфический вид исчез, уступив своё место блохе жёлтого суслика *O. ilovaiskii*.

По Зауралью наши данные скудны, касаются периода 2003–2007 гг. Известно, что на малых сусликах Зауралья тогда отмечалось 7–9 видов блох. Соотношение видов было устойчивым: господство *N. setosa* (около 63% в населении блох), *C. tesquorum* – вид второстепенный (около 17% в населении блох на малом суслике), а по примерно 8% составляли блохи *Ct. (E.) breviatus* и *Fr. semura*.

4.2.2.7.2. Динамика фауны блох малого суслика на основном и второстепенных хозяевах во времени

Встречаемость блох других видов зависит от частоты контактов видов хозяев, поэтому виды со сходными экологическими предпочтениями имеют более сходный видовой состав. Чтобы оценить, как часто контактирует с другими видами малый суслик, мы по данным табл. 285, 289, разделили 12 основных видов хозяев на три группы: 1) те, у которых блохи малого суслика редки, составляют в фауне блох хозяина до 15% видов; 2) блохи малого суслика на этом хозяине довольно обычны – 16–20%; 3) блохи малого суслика на данном хозяине часто встречаются – 21% и более. В результате получилось, что блохи малого суслика редки на песчанках, обыкновенной полёвке и малой лесной мыши, тогда как среди блох большого тушканчика и степной пеструшки доля видов малого суслика средняя, а максимальна она у жёлтого суслика и ряда тушканчиков – малого, мохноногого и тарбаганчика.

С почти полным исчезновением малого суслика из состава фауны грызунов Волго-Уральских песков состав блох – паразитов грызунов изменился. Численность и доля блох малого суслика в населении блох грызунов резко снизилась. Мы рассмотрели в этом плане изменение населения блох жёлтого суслика и песчанок. Так, в шерсти жёлтого суслика (табл. 324) в 50-х гг. XX в. в центре Волго-Уральских песков и в 60-х на их севере

Таблица 324. Блохи малого суслика на жёлтом суслике в Волго-Уральских песках

Место, год	Объект	Индекс доминирования вида в процентах				ИО всех блох
		<i>O. ilovaiskii</i>	<i>N. setosa</i>	<i>C. tesquorum</i>	<i>Ct. pollex</i>	
Н. Уштаган, 1950*	шерсть	18.8	0	12.5	0	0.06
Все пески, 1950–1963**	шерсть	58.5	39.9			0.43
	входы нор	62.8	4.2	6.2	25.1	0.43
	гнезда	26.1	17.5	13.6	42.1	7.77
Н. Казанка, 1960–1963 гг.***	шерсть	45	5	22.5	20	0.63
Айбас, 1981 г.	То же	82.74	4.71	0	5.64	5.12
То же 1982 г.	То же	95.44	0	0	4.15	4.82
То же 1983 г.	То же	72.58	1.61	0	25.81	1.19
То же 1984 г.	То же	80.77	0	0	11.54	1.53
То же 1985 г.	То же	99.21	0	0	0	0.79
Айбас, 1981 г.	входы нор	94.29	0	0	2.86	0.35
То же 1983 г.	То же	87.10	0	0	0	0.76
То же 1984 г.	То же	62.5	0	0	12.5	0.08
То же 1985 г.	То же	99.21	0	0	0	3.85

* данные В. П. Милуновой, архив УПЧС.

** по М. П. Демяшеву, 1964а.

*** по М. М. Демяшеву, архив УПЧС

C. tesquorum была обычной (ИД=12.5–22.5%), блоха *N. setosa* в 60-х гг. отмечалась в шерсти только на севере песков, когда численность малого суслика там ещё была высока (ИД=5%). В целом блохи малого суслика составляли до 39.9% блох шерсти жёлтого суслика, включая немногочисленную *Ct. pollex*, которая не была обнаружена в шерсти жёлтого суслика в 50-х гг. в центре песков. В 80-х гг. в Айбасе (центр песков) с резким падением численности малого суслика доля его блох (*C. tesquorum* и *N. setosa*) в шерсти жёлтого суслика упала от 12.5–27.8% в 50–60-х гг. до 4.7 в 1981 г., 1.6 – в 1983-м и 0 – в 1985 г. Доля блохи *Ct. pollex* оставалась довольно высокой – до 40% в 50–60-х гг. до 25.8% – в 80-х гг. Прочую часть населения блох в шерсти жёлтого суслика составляли блохи других позвоночных, гл. обр. песчанок.

У песчанок Волго-Уральских песков в 1950–1951 гг. в гнездах и шерсти блохи сусликов (*C. tesquorum*, *N. setosa*, *Ct. pollex*, *F. semura*) составляли 1.85% от всех блох, при этом у тамарисковой песчанки отмечено три вида, а у полуденной – четыре, в обоих случаях с резким преобладанием (91–93%) *N. setosa* (табл. 325).

В 1973–1989 гг. на песчанках блохи сусликов отсутствовали за исключением 1 экз. *Ct. pollex* на полуденной песчанке. Таким образом и на жёлтом суслике, экологически сходном с малым сусликом, и на песчанках, менее благоприятных для суслиных блох, тенденция исчезновения блох по мере исчезновения хозяина прослеживается чётко.

4.2.2.7.3. Изменение видового состава и соотношения видов блох на грызунах в связи с вселением большой песчанки

Таблица 325. Блохи малого суслика на песчанках в Волго-Уральских песках. 1950–1951 гг.

Место, годы	Хозяин	Просмотрено блох*	Из них в процентах от блох сусликов			
			<i>N. setosa</i>	<i>C. tesquorum</i>	<i>Ct. pollex</i>	<i>F. semura</i>
Гнезда						
Новый Уштаган	Полуденная песчанка	17 (35.29)	91.67	8.33	-	-
Сасыктау	То же	24	0	0		
Новая Казанка	То же	653 (0.61)	0	0	75	25
Новый Уштаган	Тамарисковая песчанка	14 (9)	100	0	0	0
Сасыктау	То же	6 (0)	0	0	0	0
Новая Казанка	То же	0	0	0	0	0
Итого	Полуденная песчанка	694 (1.44)	50	30	10	10
	Тамарисковая песчанка	20 (45)	100	0	0	0
Шерсть						
Новый Уштаган	Полуденная песчанка	124 (45.16)	98.21	0	1,79	0
Сасыктау	То же	548	0	0	0	0
Новый Уштаган	Тамарисковая песчанка	287 (1.42)	80	20	0	0
Сасыктау	То же	567	0	0	0	0
Новая Казанка	То же	789 (0.13)	100	0	0	0
Итого	Полуденная песчанка	672 (8.33)	98.21	0	1.79	0
	Тамарисковая песчанка	1643 (0.37)	80	20	0	0
По видам						
Всего	Полуденная песчанка	1366 (4.83)	90.91	1.52	6.06	1.52
	Тамарисковая песчанка	3009 (2.39)	90,28	2.78	5.56	1.39

*в скобках – процент блох сусликов

В.К. Поляков с соавт. (1968, архив УПЧС) показал, что большая песчанка, осваивая новый участок ареала в Западно-Казахстанской области, привносит и свой набор блох, прежде всего *X. skrjabini* и *E. oschanini*. Из данных авторов видно, что эта блоха появляется на больших песчанках области через год – два после вселения и встречается не на крайней северной границе, где идёт активное продвижение песчанки на север, а отступя около 20–25 км. Таким образом, вселение двух видов песчанок обогатило афаниптерофауну грызунов области двумя новыми видами, которые встречаются на обоих вселившихся

видах грызунов. Позднее *X. skrjabini* отмечена на обыкновенной полёвке (2003 г.), домашней мыши (2007), степном хоре (2006) и тамарисковых песчанках (2003 г., 2007 г.).

До вселения большой и краснохвостой песчанок (1950–1968 гг.) индекс сходства фауны блох полуденной песчанки между районом Волго-Уральских песков и Зауралья составлял 54.5%, а тамарисковой песчанки – 64.7%. После вселения новых видов песчанок, в 2003–2007 гг. индекс сходства фаун блох Приуралья и Зауралья для тамарисковой песчанки упал до 42.1% (по полуденной песчанке данных нет), т.е. фауны стали сильнее различаться (со стороны Волго-Уральских песков для этого сравнения были использованы данные за 1973–1985 гг.).

4.2.2.7.4. Изменение видового состава и соотношения видов блох на грызунах в связи с социальными переменами

В 20–30-х гг. XX в. блохи *P. irritans* доминировали в поселениях человека, и их численность была велика. Так, жители северо-востока Волго-Уральских песков в 1958–1959 гг. рассказывали Н.М. Окуловой, что, в 1945–48 гг., придя в нежилую землянку, через несколько минут можно было видеть, что на полу образовался слой живых блох толщиной около 5 см, вылезших из щелей глинобитного пола. Впоследствии, в 1949–1954 гг., с появлением мощных инсектицидов (гексахлоран, ДДТ) и плановых инсектицидных обработок блохи жилищ были быстро истреблены на всей территории области, и в 50–80х гг. практически отсутствовали.

Но в 90-х гг., с ослаблением внимания к проблеме, прекращением мониторинга и истребительных мероприятий (а, м.б., и с изменением климата), началось распространение этой блохи с севера и востока области (Бидашко с соавт., 2002). Неуклонный рост численности и распространение блохи отмечены с 1994 г., особенно много их стало в последние годы в Зауралье (Каратобинский и Срымский р-ны). Отмечено, что 65% блох нападает в жилых помещениях, 26% – во дворах, 7% – в надворных постройках и 2% – на улице (Гражданов с соавт., 2005). Во дворах блохи прячутся от солнца в тенистых зарослях трав, избегая, однако, полыни и помещений для скота.

4.2.2.7.5. Изменение населения блох песчанок в связи с другими причинами

В 1973–1985 гг. в Волго-Уральских песках, по сравнению с 1950–1965 гг., индексы обилия блох шерсти сохранились примерно на прежнем уровне и составили у полуденной песчанки 0.58–0.68, у тамарисковой – 1.9–1.85. В норах песчанок индекс обилия блох снизился: в устьях нор от 0.308 до 0.103, а в гнёздах – от 9.44 до 4.85. Везде уменьшилось видовое богатство блох: в шерсти полуденных песчанок от 29 до 11 видов, тамарисковых – от 26 до 13, в устьях нор – от 30 до 5, в гнёзда – от 18 до 8. Скорее всего, это связано в какой-то мере и с различиями в объёме сборов. Соотношение видов блох изменилось в сторону роста доли *N. laeviceps* везде, кроме устьев нор (там возросла доля *X. conformis*). Для выявления причин таких изменений необходимы дальнейшие исследования.

4.2.3. Заключение к разделу 4.2. – «Сообщество типа «паразит–хозяин»

Население блох на каком-либо виде млекопитающих зависит от ландшафтных условий, состояния популяции хозяев, а также от исторических причин, влиявших на тот или иной компонент сообщества.

Сравнительный анализ сходства фаун млекопитающих в различных частях Западного, Северного и частично Центрального Казахстана, а также прилегающей области России позволил выявить разделение всего комплекса афаниптерофаун рассматриваемой территории на две части: 1) более аридная часть, включающая обе части Западно-Казахстанской, Гурьевскую, Актюбинскую и Кызылординскую области и 2) более гумидная часть, включающая остальные пять областей. Таким образом, географические условия во многом опре-

деляют собой не только состав фаун млекопитающих, как было показано в 1 части, но и состав блох – паразитов этих млекопитающих.

Далее в работе рассмотрены факторы, определяющие состав фауны блох на хозяевах.

Показано, что видовой состав блох богаче у зверьков, живущих в центре ареала, имеющих высокую и устойчивую численность, ведущих колониальный образ жизни, со средними размерами тела и т.д.

Богатство видов блох на хозяине определяется также наличием вариантов, характерных именно для эктопаразитов экологических ниш: 1) варианты приуроченности к шерсти или гнезду, 2) варианты различной термо- и гигрофильности, 3) варианты специализации к хозяину, с большей или меньшей теснотой связи с определённым видом хозяев. На примере малого суслика это: блоха шерсти *C. tesquorum* и гнезда – *N. setosa*, термофильный вид *Ct. pollex* и более холодолюбивый близкий вид *Ct. breviatus*; наличие, кроме специализированных видов, массы видов блох с обитающих здесь же соседних видов зверьков. При этом ни один вид не является случайным, а отражает ту или иную степень связи хозяев и наличие какой-либо, пусть незначительной, но экологической ниши для этой блохи на данном хозяине. В паразитоценозах малого суслика в сухие и жаркие годы получает преимущество блоха *Ct. pollex*, а в прохладные и влажные – *Ct. breviatus*.

Виды млекопитающих, живущих ограниченными колониями (степной сурок, слепушонка) на краю своего ареала иногда имеют только специализированные виды блох. Чаще же всего на краю ареала хозяина видовой состав блох обедняется, доля специализированных видов блох сокращается, а потом специфические виды исчезают, как это было показано для западной части ареала малого суслика и при постепенном вымирании малого суслика в Волго-Уральских песках. При высокой численности на хозяине может наблюдаться несколько видов блох-специалистов, а в периоды и в местах с низкой численностью это число уменьшается до одного вида. При дальнейшем спаде численности хозяев специфические виды заменяются на блох близких видов млекопитающих, живущих здесь же или зверёк полностью лишается специализированных видов.

Далее были рассмотрены эколого-физиологические особенности и связи блох и их хозяев; выявлено неполное соответствие их ареалов, что естественно в силу разного времени происхождения и разных условий формирования ареалов паразита и хозяина. Различия в экологических требованиях в какой-то степени увеличивает надёжность существования паразитов в случае перемены климата или исчезновения хозяев. В этих случаях они могут использовать для питания другие виды. Показано, что ИО и ИД основных видов блох малого суслика на 40–50% определяется влиянием среднегодовых характеристик погодных условий: температуры воздуха (*N. setosa*, *C. tesquorum*) и годовой суммой осадков (*C. tesquorum*). Везде в районе работ *N. setosa* показала себя как более холодолюбивый, а *C. tesquorum* – как более тепло- и влаголюбивый вид.

Для Западного Казахстана также показано, что различия в экологических требованиях двух наиболее многочисленных видов малых песчанок (полуденной и тамарисковой) становятся одной из основных причин асинхронности в многолетних колебаниях численности двух видов этих блох, что, в свою очередь, усиливает стабильность существования ронды блох песчанок. В более прохладных влажных условиях здесь, как и в случае с блохами малого суслика, получает преимущество один, а в более сухих и жарких – другой вид блох. Бóльшее предпочтение блохами малого и жёлтого суслика *C. tesquorum* и *O. ilovaiskii* более высокой влажности, видимо, согласуется с адаптацией к более высокой влажности почвы в песках по сравнению с глинистыми грунтами. Предпочтения этих видов блох сусликов сходны с таковыми блохи песчанок *X. conformis*, но отличаются бóльшим предпочтением влажных условий, чем у блохи песчанок. Второстепенный вид блохи малого суслика – *Ct. breviatus* – более холодолюбив, чем занимающий ту же позицию в системе доминирования *Ct. pollex*, что соответствует географии доминирования их на малом суслике.

Изменения в абиотических условиях и составе прокормителей ведут к изменениям в населении блох; при незначительных изменениях условий меняется только соотношение

видов блох, далее может меняться доминирование (ранее второстепенный вид, например, *Ct. breviatus*, в гнёздах малого суслика может стать в некоторых участках ареала доминантом или даже происходит смена видового или подвидового состава паразитов.

При рассмотрении сходства фаун у видов хозяев с обширным ареалом в соседних регионах (масштаба административной области) Иёс фауны блох составляет 40–60%, например, у блох обыкновенной полёвки Заилийского и Джунгарского Алатау (58.8%), то же Западно-Казахстанская область и Северный Казахстан (48%). На больших расстояниях (например, у блох полуденной и краснохвостой песчанок между Западным Казахстаном и Туркменией) индекс сходства падает до 20% и более, иногда – вплоть до нуля (например, у мохноногого тушканчика при сравнении Западно-Казахстанской обл. и Монголии, или у серого хомячка при сравнении той же области с Туркменией). Полная смена населения блох наблюдается и при сравнении Западно-Казахстанской и Алмаатинской областей для таких хозяев как слепушонка, степная пеструшка. Степень сходства фаун, таким образом, больше в сходных условиях, на соседних территориях и уменьшается при сравнении отдалённых частей ареала хозяина, когда условия различаются сильнее.

Сравнение фаун блох у отдельных хозяев в разных частях ареала позволило выявить смену (викариат) специфических доминирующих подвидов и видов блох на протяжении ареала. Викариат связан, скорее всего, с изменениями условий внешней среды, контролирующими развитие преимаго блох. По мере движения с севера на юг более влаголюбивые виды блох сменяются на более сухо- и тепло-любивые виды, которым легче выживать в более аридных условиях на юге ареала. Это показано на примере краснохвостой песчанки, домовой мыши и других хозяев. Так, у краснохвостой песчанки от северной части ареала к южной сменяются блохи: *X. conformis*, *X. skrjabini*, *X. hirtipes*, *X. nuttalli*, у домовой мыши – *N. mokrzekyi*, *L. segnis*, *N. fidus*, *L. sexdentata*. У тамарисковой песчанки доминирование *N. laeviceps* на севере ареала сменяется содоминированием *N. laeviceps* и *X. conformis* в центре и на юге Волго-Уральских песков, а южнее, когда эта песчанка переходит к обитанию в поймах крупных рек, доминирование среди её блох переходит к *C. tersus*.

В то же время, есть примеры, когда специфические виды блох сохраняются на хозяине на всём протяжении ареала хозяина, распространяясь даже далее его, на близкие виды. Примеры – малый суслик и две его специфические блохи *N. setosa* и *C. tesquorum*, а также обыкновенная полёвка и её специфическая блоха *A. rossica*.

Дальнейшее изучение пространственных взаимоотношений паразитов и хозяев перспективно в плане развития представлений о коэволюции и взаимоадаптаций в системе «паразит – хозяин».

При изменении населения млекопитающих во времени видно, что также изменяется и видовой состав их блох. Так, по мере вымирания малого суслика в Волго-Уральских песках в последней трети XX в. специализированные блохи малого суслика постепенно исчезали; дольше других сохранился экологически пластичный вид *C. tesquorum*, затем исчезла и она, а на малочисленном уже малом суслике остались только блохи жёлтого суслика и соседствующих видов. На видах зверьков – соседях аналогичным образом перестают встречаться виды блох малого суслика.

При вселении большой песчанки на юго-восток Западно-Казахстанской области в 60-х гг. XX в. произошло, хотя, вероятно, и с небольшим опозданием, также и вселение блох большой песчанки на территорию области. При господстве специфического вида большой песчанки *X. skrjabini* вселился также сопутствующий, ещё более термофильный вид *X. oschanini*. Эти блохи стали встречаться, кроме основного хозяина, также на обитающих там же тамарисковой песчанке, обыкновенной полёвке, домовой мыши.

Изменения в условиях жизни человека также существенно влияют на население блох. Так, мониторинг населения блох и грандиозные инсектицидные мероприятия в жилищах людей, проводившиеся в 50-х – 80-х гг. XX в. в Западном Казахстане, поддерживали практически полное отсутствие блох *P. irritans* в жилищах человека. Прекращение этих работ в 1990-х – 2000-х гг. привело к активному размножению и расселению этих блох в области,

так что они стали представлять собой серьёзную паразитологическую и эпидемиологическую проблему для профилактической медицины.

Можно заключить, что для рассмотренных условий и видов хозяев характерна следующая структура населения блох: 1) многочисленные доминирующие виды млекопитающих имеют обычно бóльший набор видов и бóльшую численность блох; в центре ареала хозяина набор видов блох более богат и разнообразен, на периферии – беднее, на окраинах остаются только специфические виды или только виды других хозяев, там многочисленных. Основную долю в населении блох составляют обычно специфические виды, адаптированные к данному виду хозяев, но также велик и набор других видов при невысоком их обилии. К периферии ареала доля специфических видов изредка возрастает, но чаще снижается. Специализированные виды составляют около двух третей у хищных и около четверти видов у сусликов и песчанок, около половины – у мышевидных грызунов. 2) доля основных видов в населении блох может меняться, например, на юго-западе ареала малого суслика возрастает роль *C. tesquorum*, а на юго-востоке падает роль *N. setosa*. На окраинах и границах ареала хозяина иногда наблюдается выпадение основных видов блох и замещение их другими видами (например, на юго-западе ареала малого суслика типичные для него блохи замещаются обычно отсутствующим видом *Ct. orientalis*. 3) для населения блох хозяев, доминирующих в фауне млекопитающих (т.е. для структуры населения блох) часто характерно наличие двух основных видов блох – один доминирует в шерсти, другой – в гнезде. Часто при этом в составе населения блох имеются и виды–содоминанты, являющиеся как бы «экологическими дублёрами» основных видов, т.е. выдвигающиеся на первый план в случае более редких, но достаточно типичных климатических (погодных) или других перемен, например, в особо засушливые годы. Для блох гнезда малого суслика при доминанте *N. setosa* имеется обычно «экологический дублёр» *C. tesquorum*, для шерсти тамарисковой песчанки при доминанте *N. laeviceps* имеется «климатический» дублёр *X. conformis*, на случай жары и засухи. 4) Рассматривая население блох у разных хозяев, отметим, что соотношение видов меняется у хозяев с разной стабильностью численности. По этому показателю можно разделить хозяев на три группы: а) с относительно устойчивой численностью (суслики, песчанки, тушканчики), б) виды со средней стабильностью численности (хомячки, мыши) и в) виды с резкими колебаниями численности (степные полёвки). Оказалось, что у представителей 1-й группы более чётко выявляется доминирование отдельных специфических видов блох, чем у степных полёвок. Если у первых процент специфического вида-доминанта в населении блох составляет в оптимуме ареала 70–90%, то у степных полёвок в тех же условиях обычно меньше 50%, часто два или даже три вида блох имеют сходный индекс доминирования. Это объясняется тем, что животные со стабильной численностью создают надёжную кормовую базу для блох, вероятность встречи паразита с хозяином всегда достаточно велика, запас на площади постоянно поддерживается. Виды с неустойчивой численностью периодически исчезают из местности, это ненадёжная кормовая база, их паразиты вынуждены искать других хозяев. Поэтому, как и на краях ареалов у видов с устойчивой численностью доминирование специфических видов на степных полёвках снижено, доминанты могут меняться. Например, в годы пиков численности степной пеструшки в Западном Казахстане (50-е гг. XX в.) в населении блох этого зверька чётко доминировали *Ct. breviatus* в степи и *Ct. pollex* – в песках (Белкина, Корчевская, 1957), а позже, в период депрессии численности вида в течение длительного периода времени доминантами оказывались другие виды (паразиты песчанок и сусликов). У обыкновенной полёвки блоха *A. rossica*, основной вид этого хозяина, доминирует с невысоким ИД, как и у общественной полёвки с её специфическим видом *Ct. secundus* на юго-востоке района наших работ, когда ИД специфического вида низок, а доминируют блохи песчанок.

5) У млекопитающих с обширным ареалом иногда наблюдается географический викариат – замена одного вида на другой того же рода (т.е. обычно со сходной жизненной формой) или даже другого рода при значительном изменении ландшафтных условий.

К сожалению, материалы по динамике населения блох млекопитающих как во времени, так и в пространстве, представлены нами здесь в предварительном виде. Остаётся надеяться, что дальнейшие исследования, как и обработка уже накопленных материалов, дадут возможность получить более полные представления и сделать более широкие обобщения о соотношениях ареалов паразитов и их хозяев.

Полученные нами данные о значении различных факторов в динамике численности блох позволили создать уравнения множественной регрессии, пригодные для прогноза численности песчанок. Дальнейшая задача состоит в том, чтобы уточнить эти наблюдения, а также создать аналогичные уравнения для прогноза численности блох малого суслика. Проблема факторов и прогноза динамики численности блох требует активного изучения как с теоретической, так и с практической точек зрения, поскольку численностью блох во многом определяется эпизоотическая и эпидемическая активность природных очагов чумы.

4.3. СООБЩЕСТВА ТИПА «КОНСОРЦИЯ» КОНСОРЦИИ НОР И ПОСЕЛЕНИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Известно, что млекопитающие, особенно грызуны в аридных и полуаридных ландшафтах существенно преобразуют местность своей деятельностью, меняя микрорельеф, структуру и состав почвы, состав и мозаичность растительности (Лавренко, 1952; Формозов, Воронов, 1939; Воронов, 1964; Абатуров, 1984 и др.). Норы и поселения млекопитающих образуют сгущения жизни на территории полупустынь и пустынь. В пределах их складываются сложные и своеобразные сообщества микроорганизмов, растений и животных.

За последние полвека накоплен значительный материал о структуре и динамике консорций нор и поселений млекопитающих, особенно – малого суслика и песчанок, как малых – тамарисковой, полуденной, так и большой – (Нельзина, 1971; Нельзина с соавт., 1969; Миронов с соавт., 1963; Шевченко с соавт., 1964; Окулова, 1965; 2003; Ротшильд с соавт., 1977; Самуров, 1985 и др.).

К настоящему времени довольно полно установлены состав и соотношение видов, населяющих поселения и норы этих животных, особенно малого суслика в том разделе сообщества, который касается связей типа «паразит-хозяин», поскольку эти связи важны для циркуляции возбудителя чумы. Оценено количественное соотношение основных жизненных форм, показана ведущая роль беспозвоночных – эктопаразитов в подобных сообществах. Изучена динамика населения нор малого суслика в зависимости от времени заселения и назначения норы. Однако, несмотря на многочисленные данные о структуре и функции консорций нор грызунов многое остаётся неизученным, особенно это касается непаразитической части сообществ.

4.3.1. Общие представления; классификация взаимоотношений и связей

Консорция рассматривается как сообщество живых организмов, которые в своём существовании в той или иной мере связаны с одним видом-эдификатором. Для характеристики консорций поселений и нор млекопитающих, главным образом, малого суслика, мы использовали разработанное нами представление о типах связей и секторах (аспектах связей с видом-эдификатором), подсекторах (отдельные разделы этих аспектов), а также концентрах разного порядка (термин предложен В. В. Мазингом, 1966) по степени тесноты связи с эдификатором (1-й центр – наиболее тесные связи). Центрам придан ранг по степени близости животного к эдификатору сообщества; так, по пищевому принципу: I – паразиты и хищники, потребители тела живого хозяина; II – потребители его трупов и продуктов жизнедеятельности; III – хищники и паразиты сожителей суслика; IV – животные, использующие нору как кормовой биотоп

лишь случайно. В пределах каждого ранга и номера могут быть выделены «ронды» (Окулова, 2003) – группы животных систематически близких видов например, ронда блох, ронда гамазовых клещей и т.п. Принимается, что норы и поселения малого суслика – единое сообщество. В настоящее время схема структурирования консорциев разработана недостаточно, и в данной работе возможно охватить лишь некоторую часть проблемы.

Выделено несколько типов связей видов с эдификатором сообщества: 1) трофические и 2) топические связи; в дальнейшем, по-видимому, должна будет быть разработана также 3) группа временных связей.

1. Трофические связи

Сектор 1. Трофические потребности вида-эдификатора.

Питание вида-эдификатора. Оценка состава и характера связей суслика с его кормовыми растениями. Концентр 1 – основные корма, концентр 2 – второстепенные корма, концентр 3 – случайные корма. Включает целый ряд проблем, пока не введённых в схему взаимосвязей подсектора: влияние суслика через питание на состав, размещение и количественные характеристики растительности; конкурентные взаимоотношения с животными – фитофагами на той же территории; особенности территориальных взаимоотношений в системе «суслик – растительность» (кормовые миграции), состав и соотношение видов растений в запасах и строительном материале гнезда зверька, динамика отношений во времени (в течение сезона и на протяжении ряда лет)

Сектор 2. Отношения и связи типа «паразит-хозяин»

Подсектор 1. Связи с эктопаразитами вида-эдификатора. Например, ронда блох включает ряд концентров по степени связи с хозяином и его норой: концентр 1 – специфические блохи малого суслика *Neopsylla setosa* и *Citellophylus tesquorum*. Первый вид, наиболее многочисленный, приспособлен к самым часто встречающимся, стандартным условиям; привязан к гнезду суслика; это слепая, мало подвижная блоха, с более жёсткими экологическими требованиями, чем второй вид, который отличается большей экологической пластичностью; зрячая, подвижная, блоха, она чаще встречается в шерсти хозяина, быстрее реагирует на изменение условий. Это вид находит оптимальные условия в случае довольно часто встречающихся отклонений от стандартных условий. Такая структура связей позволяет во все годы, при разных условиях сохранять сообщество и систему доминирования. Концентр 2 – специфические, но второстепенные по численности блохи малого или близкого вида – жёлтого суслика *S. fulvus*: *Ctenophthalmus breviatus*, *Ct. pollex*, *Frontopsylla semura*, *Oropsylla ilovaiskyi*; виды, доминирующие лишь в необычных условиях, например, при вымирании вида хозяина на большой территории. Концентр 3 – виды хозяев – обычных соседей суслика, неспецифичные для него: блохи полёвок, тушканчиков, песчанок, мышей и хомячков, птиц. Концентр 4 – виды редких или случайных посетителей поселений сусликов (*Ctenocephalides canis*, *Ct. felis*, *Pulex irritans* и т.п.). Аналогичное распределение по концентрам было показано ранее для ронды гамазовых клещей (Окулова, 2003).

Подсектор 2. Связи с эндопаразитами вида-эдификатора. В данной работе не рассматриваются, поскольку представляют особый обширный раздел, выходящий за пределы данной книги.

Подсектор 3. Связи между другими членами сообщества типа «паразит-хозяин: (например, связи гельминтов группы аллантонематиды с их хозяевами – блохами).

Сектор 3. Отношения «возбудитель – переносчик – теплокровный носитель». Эпизоотологические связи вида-эдификатора с возбудителями инфекций; связи между другими членами консорции. В данной работе также не рассматриваются.

Сектор 4. Отношения «Хищник–жертва»

Подсектор 1. Связи хищников с видом-эдификатором. Концентр 1 – специализированные хищники, которые в сезон активности сусликов питаются в основном ими. Для этих хищников характерна значительная адаптация к жертвам по суточной и сезонной актив-

ности, территориальному и биотопическому распределению, температурно-влажностным предпочтениям. Активно поедают сусликов во все годы, во все периоды жизни суслика. В ронде хищных птиц это степной орёл, в ронде наземных хищников – степной хорь. Концентр 2 – хищники-полугенералисты, тесно связанные в своём питании с малым сусликом, но спектр их питания расширен. Особенно велика роль суслика в питании этих хищников в годы депрессий численности других жертв, в частности, мышевидных грызунов. В ронде хищных птиц – канюк-курганник, чёрный коршун. В ронде хищных зверей – лисица, корсак, горноста́й. Концентр 3 – хищники-генералисты с широким спектром питания. Нет специальной адаптации к малому суслику. Совпадают хотя бы частично места обитания и суточная активность, суслики попадают в рацион этих хищников нечасто, иногда случайно, часто в сезон выхода молодых, неопытных сусят из нор на поверхность. Большой подорлик, серая ворона, домашняя кошка, узорчатый полоз, песчаный удавчик. Концентр 4 – случайные хищники – волк, домашняя собака.

Подсектор 2. Отношения «хищник-жертва» между другими обитателями поселений и нор малого суслика. Среди позвоночных – это хищные птицы и звери, поедающие позвоночных (взрослых, яйца и птенцов птиц, гнездящихся на курганчиках, мышевидных, ящериц) и беспозвоночных: насекомых-фитофагов (саранчовые, жуки, гусеницы бабочек и др.), среди беспозвоночных – наездники, муравьи, жужжелицы и другие хищные жуки, пауки, скорпионы, хищные гамазовые клещи и др. Концентр 1 – наиболее многочисленны хищники поселений и нор малого суслика. Дальнейшие концентры – по убыванию роли хищников в сообществе.

2. Топические (территориальные) связи

Сектор 1. Живые организмы, использующие территорию консорции только как место пребывания.

Подсектор 1. Растения и микроорганизмы, связанные с сусликом территориально и участвующие в пищевых цепях и сетях, обитатели поверхности, почвы курганчика, норы и гнезда. а) Расположенные в гнезде малого суслика. Микроорганизмы, плесневые и другие грибы, водоросли; б) Расположенные в норе и устьях нор малого суслика; в) Расположенные в толще почвы курганчика; г) Расположенные на поверхности земли в пределах поселений суслика. Для всех секторов этой группы концентры одинаковые. Концентр 1 – наиболее многочисленные и облигатные виды. Концентр 2 – обычные и часто встречающиеся виды. Концентр 3 – редко встречающиеся виды. Концентр 4 – случайные виды.

Подсектор 2. Животные, находящиеся в норе и гнезде. Это мокрицы, чернотелки, жабы, пресмыкающиеся, полёвки и тушканчики. Некоторые из них используют нору временно, другие – как место размножения или зимовки.

Подсектор 2. Животные, обитающие на поверхности курганчика суслика постоянно (гнездящиеся птицы, обитающие в собственных убежищах на курганчике насекомые, мелкие млекопитающие, амфибии и рептилии) или временно (хищные птицы, высматривающие или поедающие добычу, ящерицы, откладывающие яйца в толщу почвы курганчика; насекомые, мелкие млекопитающие, рептилии или амфибии, находящиеся на курганчике в пределах своих индивидуальных участков или во время миграции, питающиеся насекомоядные или семеноядные птицы).

Сектор 2. Животные-фитофаги, схизо- и сапрофаги, связанные с растительным и животным материалом в поселениях суслика

Подсектор 1. Обитатели гнезда и нор малого суслика.

Подсектор 2. Обитатели толщи почвы курганчика.

Подсектор 3. Животные, обитающие на поверхности земли в пределах поселений суслика.

Сектор 3. Животные – копрофаги

Подсектор 1. Животные, питающиеся помётом малого суслика и других животных в пределах норы.

Подсектор 2. Животные, питающиеся помётом малого суслика и других животных на курганчиках.

Сектор 4. Животные – некрофаги

Подсектор 1. Животные, питающиеся трупами в пределах норы суслика.

Подсектор 2. Животные, питающиеся трупами в толще почвы на поселениях малого суслика.

Подсектор 3. Животные, питающиеся трупами на поверхности курганчиков малого суслика.

Сектор 5 и другие. Сложные связи между животными вне вида-эдификатора на территории, заселённой малым сусликом. Это циклы развития гельминтов и других паразитов, связи по циклам развития жуков, блох и других беспозвоночных, паразиты блох и других беспозвоночных и позвоночных животных.

4.3.2. Консорция нор и курганчиков малого суслика

Развитие отечественной биоценологии во многом идет на паразитологическом материале (Беклемишев, 1970), и в частности на материале гнезд животных, начиная с работ В.Б. Дубинина (1954). Это связано прежде всего с тем, что в гнездах и норах животных паразиты – наиболее многочисленная группа, образующая разнообразные связи в пределах норы и вне ее. Это создало базу для дальнейшей работы.

Задача состоит в том, чтобы рассмотреть нору малого суслика как консорцию – сообщество, центром (эдификатором) которой является хозяин норы – малый суслик *Spermophilus ruggmaeus* Pall.

В данном разделе сделана попытка упорядочить представление о структуре консорций нор и поселений млекопитающих, в основном на примере малого суслика; приводятся также данные о значении ландшафтных и погодных условий, состава фоновых видов грызунов для структуры и динамики консорций. Для этого использован архивный материал Уральской противочумной станции по составу сообществ нор и поселений малого суслика и малых песчанок в Западно-Казахстанской области за 1950–1980-е гг. XX в. в Волго-Уральских песках, материалы Н. М. Окуловой за 1958–1960 гг., литературные данные.

Норы малого суслика, имеющие обычно достаточную глубину и архитектурную сложность, представляют из себя своеобразный и благоприятный биотоп для ряда животных, главным образом беспозвоночных, которые составляют особую, достаточно самостоятельную консорцию, удобную для изучения этой морфологической части биоценоза. Особое сообщество представляет также население курганчиков сусликов, которое возникает по мере существования комплекса нор. Норы малого суслика как сообщество паразитов и нидиколов подробно изучала Е. Н. Нельзина с сотрудниками (1962, 1963, 1967, 1971). Ею были изучены различные норы в разных частях ареала хозяина, выявлен в основном видовой состав, обилие, сезонность обитателей нор, дана классификация по степени близости к норе (нидиколы истинные, факультативные и чуждые норе), а также по типам питания.

Для этого раздела был использован материал, собранный в апреле – октябре 1960 г. в Тайпакском (ныне – юг Чапаевского) р-не Западно-Казахстанской обл. Казахстана. Было раскопано 62 норы с вертикальным ходом, из них 54 – постоянные (с гнездом) и 149 временных нор. В капканы, поставленные возле нор сусликов перед раскопкой или в процессе раскопки, было отловлено и осмотрено на эктопаразитов 9 животных (6 самок и 3 самца); из гнезд изъято и осмотрено на эктопаразитов 26 сусят. Методика сбора материала, описание условий в норах, основной фактический материал по паразитическим группам были опубликованы ранее (Окулова, 1965). В норах малого суслика обнаружены 6954 паразитических и факультативно паразитических организмов (из них 16 видов клещей, 8 – блох 1 – вшей) и 4697 экз. непаразитических беспозвоночных (около 70 систематических групп), 10 экз. позвоночных животных, отнесённых к 4 видам, всего 11.661 экз. учтённых животных. Со взрослых сусликов из нор снято 105 эктопаразитов (43 иксодовых клеща,

49 блох и 13 вшей), с сусят снято 306 эктопаразитов (7 экз. иксодовых, 223 – гамазовых клеща, 6 блох и 70 вшей). В некоторых редких случаях очень высокого обилия гамазовых клещей (более 200 на гнездо) или муравьёв численность была определена приблизительно, и собирали лишь часть животных. К сожалению, определение видов беспозвоночных полностью провести не удалось, поэтому видовой состав мокриц, пауков, жуков-стафилин, жужжелиц и других, особенно личинок беспозвоночных, по-прежнему нуждается в уточнении.

В данном разделе мы не рассматриваем подробно сообщества животных, встреченных непосредственно на хозяйне норы – суслике. Эти сообщества, особенно паразитических животных, рассмотрены очень подробно в литературе ввиду их большой роли в циркуляции возбудителя чумы (например, Новокрещёнова, 1960 и др.).

Определение влажности почвы проводили в трёх повторностях для 9 проб с поверхности почвы и из 41 гнездовой камеры. Детали методики см. Окулова, 1965; 2003. Энтомологический материал фиксировали в поле; его определение проводили в лабораторных условиях. В определении гамазовых клещей большую помощь мне оказала А. А. Земская, беспозвоночных – К. В. Арнольди, частично – В. И. Чернышов. Сообщества животных на теле хозяина – малого суслика, в данной монографии рассматриваются минимально, для сравнения с таковыми норы. Они очень подробно рассмотрены в литературе и составляют предмет особого исследования.

Чтобы понять размещение и характер взаимоотношений между обитателями нор, рассмотрим сначала архитектуру, размеры и экологические условия в норах малого суслика.

4.3.2.1. Архитектура и размерные характеристики нор

Норы сусликов делятся, по С. И. Огнёву (1950) на следующие типы: 1) первично-временные, 2) постоянные, 3) вторично-временные. В постоянных норах зверёк проводит большую часть жизни. Они имеют вертикальный вход, гнездо, достаточную глубину и протяжённость. Первично-временные – это те норы, которые зверёк использует в период активности ненадолго для укрытия от врагов, в случае перегрева или для питания. Обычно эти норы наклонные, не имеют вертикального хода и гнезда, но там может быть небольшое расширение. Норы эти часто используются другими позвоночными животными – грызунами, насекомоядными, змеями, ящерицами и земноводными, для которых вертикальный ход является преградой. Вторично-временные норы – это бывшие постоянные, но в данный момент не заселённые сусликами. Они находятся в заброшенном состоянии, редко посещаются зверьками, используются ими как временные норы. Эти норы имеют все признаки постоянных нор, но гнездо в них обычно затхлое, слежавшееся, часто непригодное для обитания зверьков. В зависимости от назначения постоянные норы делили на зимовочные (в которых зверёк проводит конец лета, осень и зиму), выводковые (где самка рождает и выкармливает молодых) и гнёзда одиночных сусликов – взрослых самцов, а летом ещё и молодых зверьков. Норы одиночных сусликов и выводковые используются в течение 1–3 месяцев. По длительности обитания (на основе состояния гнездовой подстилки) гнёзда сусликов относили к свежим, длительно обитаемым и старым (не обитаемым, покинутым). После расселения детёнышей выводковые гнёзда или покидаются, или (чаще) в них остаётся один хозяин. Такие норы мы называем «бывшие выводковые».

Архитектоника нор, их параметры, условия температуры и влажности в них, рассмотрены рядом авторов (Ралль, Демяшев, 1934; Бируля, Литвинов, 1941; Беляев, 1955; Шевченко с соавт., 1964; Абатуров, 1984 и др.).

4.3.2.1.1. Размеры и устройство постоянных нор

Как правило, постоянные норы имеют вертикальный ход (шахту), который на определённой глубине переходит в наклонный и (или) горизонтальный, обычно заканчивающийся гнездом. Иногда в норе имеются разветвления хода (отнорки), используемые сусликом

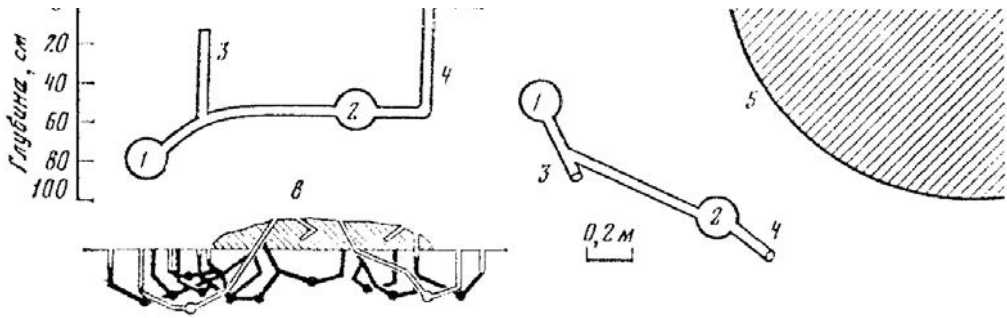


Рис. 252. Строение норы малого суслика. а–б – нора, вскрытая в период спячки суслика (9 сентября 1967 г в Джаныбеке Уральской обл.); 1 – новое зимовочное гнездо; 2 – старое (прошлогоднее) гнездо; 3 – вертикальное колено норы от нового гнезда; 4 – то же от старого гнезда; 5 – часть холмика (сусликовины) из земли, выброшенной сусликами при строительстве норы; а – вид сбоку; б – вид сверху; в – обобщённая схема системы действующих и исчезнувших ходов древней норы малого суслика с сусликовиной по Варшавскому, 1962 (из кн. Б. Д. Абатурова, 1984)

в качестве уборных или кладовых-столовых (рис. 252). Все эти части норы создают специфические условия для обитания животных – сожителей суслика.

Длина главного (наклонно-горизонтального) хода составляет в Ростовской области до 200 см, отнорков немного, ход делает 1–2 колена (Бируля, Литвинов, 1941). Общая длина ходов составляет до 285 см. Выводковые норы обычно длиннее (до 375 см), чаще имеют вторые выходы и отнорки, особенно при расселении молодняка. Диаметр вертикальных нор равен примерно 6, а горизонтальных – 5.25 см. Общая характеристика размеров нор малого суслика в Ростовской области приведена в табл. 326.

В Западном Казахстане норы более глубокие (табл. 327); скорее всего, это связано с тем, что в Ростовской области измерялись норы всех типов, а в Западном Казахстане Ю. М. Раллем и М. П. Демяшевым (1934) – только зимовочные.

Средняя кубатура зимовочной норы малого суслика, рассчитанная В. В. Кучеруком (1963) по данным Ю. М. Ралля и М. П. Демяшева (1934), составляет 9.2 куб. дм. Те же авторы указывают, что 35% зимовочных нор имеют по 2–6 отнорков. Они заметили, что в сухих степях зимовочные гнезда обычно располагаются в т.н. «мертвом» горизонте – слое почвы, не промачиваемом ни осадками сверху, ни грунтовыми водами снизу. Вертикальные норы обычно располагаются на микроповышениях (Абатуров, 1984). На западе Западно-Казахстанской области (стационар Джаныбек, Абатуров, 1984), у 16 раскопанных нор гнездовая камера располагалась на глубине 40–135 см, в среднем 88 ± 9.7 см, и лишь у четырех – глубже 1 м. Средняя длина вертикального хода составила 69 ± 4.5 см, что меньше, чем в Ростовской области (Бируля, Литвинов, 1934, табл. 326). В песчаной пустыне

Таблица 326. Средние показатели (в см) размеров постоянных нор малого суслика в Ростовской области (Бируля, Литвинов, 1941)

Показатель	Значение показателя
Глубина вертикального хода	81.08
Длина основного хода	204.1
Общая длина ходов	337.4
Глубина жилого гнезда	113.6
Число данных	197

Таблица 327. Средние размерные (в см) показатели для зимовочных нор малого суслика в Западном Казахстане, см (Ралль, Демяшев, 1934)

Показатель	1933	1934	За два года
Диаметр входа в шахту	3,9	5,6	4,7
Глубина шахты	101	122	111
Глубина зимовочного гнезда	147	172	159

Таблица 328. Размерные (в см) показатели нор малого суслика в Гурьевской области (Шевченко с соавт., 1964; n=37)

Грунт	Глубина		Общая протяженность ходов	Диаметр вертикального хода
	гнезда	шахты		
Суглинистый	158	106	296	4,6
песчаный	186	138	330, до 620	6,2

не Гурьевской области (Шевченко с соавт., 1964) зимовочные норы, как считают авторы, несколько глубже и длиннее, чем в плотном суглинке, табл. 328:

У нор, вырытых молодняком, гнёзда располагаются не столь глубоко, в среднем на глубине 75.3 см (40–60), протяженность ходов меньше – 192 (140–276) см. Как отклонение авторы отмечают нору с двумя вертикальными ходами, на расстоянии 25–30 см, потом соединяющимися в один ход. Предполагается, что первый ход осыпался и стал слишком широк (8 см). Во вторичной вертикальной шахте диаметр входа был 4.2 см.

Нами в 1960 г. было раскопано 62 постоянных нор. Их размерные характеристики приведены в табл. 329.

Измеренные нами норы близки по размерам к данным, приведенным в литературе, или же чуть короче. Максимальная протяженность ходов в норе составила 360 см (по Огневу, 1950 – до 285 см). В песках Гурьевской области этот показатель гораздо больше – до 620 см, а в среднем – 300–330 см. Глубина жилого гнезда близка к 1.5 м, как и в данных Д. Голова и А. К. Князевского (1930) для окрестностей поселка Калмыково, Западно-Казахстанской или для Гурьевской областей (Ралль, Демяшев, 1934; Шевченко с соавт., 1964). В Ростовской области (Бируля, Литвинов, 1941) гнездовая камера располагалась на меньшей глубине – 113.6см, а на стационаре Джаныбек – еще мельче – на глубине 88±9.7 см (Абатуров, 1984). Гнездовые камеры летних нор всех типов располагаются гораздо мельче, чем зимовочные: в среднем на глубине 95 см.

В целом размеры всех постоянных нор близки, но гнёзда в зимовочных норах располагаются глубже, а норы одиночных сусликов, как правило, в целом короче.

Длина вертикального хода (шахты), по нашим данным, составляет около 100 см для зимовочных и 75–85см – для летних нор. Эти показатели близки к данным Ю. М. Ралля и М. П. Демяшева (1934). В Гурьевской области шахты глубже, а в Ростовской и на стационаре Джаныбек – мельче.

В зимовочных норах чаще наблюдалось несколько колен горизонтального хода, но отворков не отмечено; последние чаще всего встречались в норах одиночных сусликов. Не было в них также камер-уборных или камер с запасами. Камеры-уборные были обнаружены в выводковых и вторично-временных норах, а столовые-кладовые – только в норах последнего типа. Земляные пробки в весенне-летний период отмечены только во вторично-временных норах и жилищах одиночных сусликов. Горизонтальные ходы обычно прокладываются в мягких горизонтах почвы. Диаметр гнездовой камеры обычно составлял 15–19.3 см, и больше всего был в зимовочных норах.

Таблица 329. Размерные характеристики постоянных нор малого суслика в Западном Казахстане (наши данные)

Показатель	Зимовочные	Выводковые	Вторично-временные	Одиночного суслика	среднее
Длина вертикального хода, см	95.25± 8.46	86.15± 4.77	91.42± 7.49	85.52± 5.15	87.88± 3.24
Длина всех ходов, см	225.1± 29.42	224.5± 17.47	225± 29.42	166.4± 9.32	195.61± 8.75
Глубина жилого гнезда, см	138.8± 16.36	91.42± 6.40	103.5± 9.79	99.5± 7.35	103.15± 4.69
Диаметр гнездовой камеры, см	18.5± 0.63	18.63± 0.76	15.2± 2.42	17.7± 0.67	17.49± 0.60
Число колен горизонтальных ходов, шт. на одну нору	3.3	1.8	0.9	1.4	1.9
Число отнорков, шт. на одну нору	-	0.91	0.58	1.26	0.92
Земляные пробки, шт. на одну нору	-	-	0.11	0.22	0.165
Старые гнёзда, шт. на одну нору	-	0.17	-	0.09	0.13
Камеры-уборные, шт. на одну нору	-	0.33	0.08	-	0.205
Столовые-кладовые, шт. на одну нору	-	-	-	0.08	0.08
Число нор	7	12	12	31	62

4.3.2.1.2. Размеры и устройство временных нор

Мы раскопали 52 временные норы в глинистой и 96 – в песчаной пустыне. Размерные показатели получены для 148 нор (табл. 330):

В целом по 148 изученным временным норам средняя длина хода составляет 70.58 ± 2.60 см (lim 20–213), глубина хода – 26.20 ± 1.42 см (lim 4–96), диаметр входа – 5.3 см (4.5–6.5), диаметр гнезда (по 10 находкам) составляет 13.4 ± 1.93 см, глубина гнездовой камеры – 26.2 ± 1.42 см диаметр расширения – 12 см (7–15); на 1 нору приходится в среднем 0.22 отнорка (1–3), 0.09 нор с пометом суслика, 0.07 нор с земляной пробкой, 0.05 нор с гнездом и 0.03 норы с остатками пищи. Второй выход обнаружен в 2 норах на 100, у 22% нор есть 1–2 отнорка. Колена нор встречаются редко: в 2–8% случаев. В двух расширениях нор обнаружены чешуйки лукович *Poa bulbosa*, колоски других злаков, свежие листья полыни (камера-столовая).

4.3.2.1.3. Изменение нор малого суслика другими животными

Среди изученных нами нор в песках в двух временных норах малого суслика были устроены гнезда полевки (скорее всего, *Microtus arvalis* s.l.). Так, нора суслика № 231 была переделана в нору полевки, отнорки от главного хода имеют диаметр 15–20 и 25 мм, там же находится гнездо полевки. Строение нор часто усложняется тем, что они расположены

Таблица 330. Размерные характеристики временных нор малого суслика. Западный Казахстан, наши данные

Показатель апрель		Месяц года					В среднем (всего)
		май	июнь	сентябрь	октябрь	ноябрь	
Глинистая полупустыня							
Длина хода, см		70.5	64	66.4	62.2	70.3	64.3
Глубина конечного тупика, см		50	24.4	22.8	22.6	26.7	24
Диаметр входа, см		5.5	5.1	-	-	-	5.2
На 1 нору	Отнорков	-	0.16	-	-	-	0.07
	Нор с помётом суслика	-	0.16	0.05	-	-	0.10
	С земляной проб- кой	-	0.02	-	-	0.33	0.09
	С гнездом	-	-	0.02	0.11	-	0.02
	С остатками пищи	-	-	0.02	-	-	0.01
	Со вторым выхо- дом	-	-	0.05	-	-	0.01
Число нор							52
Песчаная пустыня							
Длина хода, см		55	71.3	84.9	71.7	87.9	77.7
Глубина конечного тупика, см		24.5	28.5	25.3	25.9	25.5	26.2
Диаметр входа, см		6	-	-	-	-	6.0
Диаметр расширения (без гнезда)		-	12	-	-	-	12.0
На 1 нору	Отнорков	0.57	0.18	0.20	0.37	0.27	0.22
	Нор с помётом суслика	0.09	0.25	-	0.06	0.08	0.09
	С земляной проб- кой	-	0.14	0.37	0.20	0.12	0.17
	С гнездом	0.5	0.09	0.13	0.07	0.12	0.09
	С остатками пищи	-	0.09	-	-	-	0.04
	Со вторым выхо- дом	-	-	0.05	-	-	0.01
Число нор		2	45	37	9	3	96

на курганчиках с рыхлой почвой, и по пустотам в земле в нору могут проникать беспозвоночные. Так, над временной норой № 5 располагался муравейник, и муравьи проникали в ходы; то же наблюдалось и во временной норе № 82, где было 2 входа. В норе № 81 муравейник был устроен внутри норы. Над норой № 212 найдена зимовка клещей *Rhipicephalus schulzei*. Клещи найдены в пустой полости почвы 1.5–2 см диаметром в тесном комке (видимо, здесь располагалась кладка клеща, из которой и вывелись эти личинки). Личинки слабо активны, некоторые движутся по ходам около 3 мм диаметром и по трещинам в почве в разные стороны, проникая и в нору суслика. Архитектура нор усложняется другими животными. Так, в выводковой норе № 31 (глинистая пустыня) примерно в 20 см

от входа обнаружен вертикальный ход диаметром около 1.5 см, выходящий наружу (неясного происхождения). В норе одиночного суслика № 49 в 12 см от тупика обнаружен отнорок диаметром 2 см, затем сходящий на конус. В нем (и только там) найдено 2 мокрицы. Во временной норе № 1 от норы в 39 см от входа отходит 2 отнорка по 10 и 24 см длиной, в конце которых помещены шары скарабеев (и, видимо, эти отнорки сделаны навозниками). Во временной норе № 54 на расстоянии 45 см от входа и на глубине 10 см сделана камера диаметром 7 см, где обнаружен свежий навозный шар и сам скарабей. Видимо, он сам выкопал отнорок и камеру для шара. В песках старый шар скарабея обнаружен также во временной норе № 211. В зимовочной норе № 3 мокрицы сделали отнорок длиной 6, диаметром 2 см на глубине 17 см. В нем мокрицы и находились. Временную нору № 21 приспособила для своего постоянного обитания прыткая ящерица *Lacerta agilis*. У входа была обнаружена ее линная шкурка, и при преследовании она быстро скрылась в эту нору; ходы в конце сужены. Во временной норе № 215 отнорок длиной 3–4 см сделали сверчки. Чернотелки, особенно в песчаной части района работ делают во временных норах суслика отнорки диаметром 2.5–3 см, в конце которых находятся или зарываются в песок. Видимо, зарывшись в песок отнорков, они и зимуют, т.к. в апреле, расчищая норы, суслики часто выбрасывают из них мертвых чернотелок.

4.3.2.2. Микроклиматические условия в норах и гнёздах

4.3.2.2.1. Температура

Как правило, в норах и особенно в гнёздах температура более стабильна, чем на поверхности почвы (табл. 331):

А. М. Беляев (1955) измерял температуру в вертикальных норах малого суслика в окр. г. Уральска на глубине 0.8–1 м. Автор отметил, что в период пробуждения сусликов (10–13 апреля) температура перешла через 0 °С, и до конца июня плавно повышалась до +15°. В наклонной норе на глубине 0.4 м температура была выше и отличалась от температуры воздуха в мае на 3 градуса, а в июне – на 7. В наклонной норе отмечаются резкие колебания температуры в соответствии с колебаниями температуры воздуха. По Ю. М. Раллю (1932), в августе на глубине 100–140 см температура в гнезде равна 18–20 °С. и отличается от температуры окружающей почвы на 0.5–3° (песчаная пустыня, бугристые пески, Западно-Казахстанская область). По нашим наблюдениям, 1–4 апреля 1960 г. при температуре воздуха у поверхности почвы +6+9° температура в гнезде была +3+7°.

4.3.2.2.2. Влажность воздуха и почвы

Весной в сухостепных и полупустынных ландшафтах Ростовской области влажность почвы составляет у поверхности 14–22%, падает до 10–12% на глубине 50 см и далее вглубь остаётся примерно на том же уровне. На склоне бугра она может оставаться более

Таблица 331. Температура воздуха в норе малого суслика на глубине 80 см. Калмыкия, Чёрные Земли (Нельзина, Данилова, 1960)

месяц	Температура, °С	
	В норе	Воздуха на высоте 1 м
Апрель	5–10	20–29
Май	8–15	21–30
Июнь	11–21	23–24
август	17–20	28–35

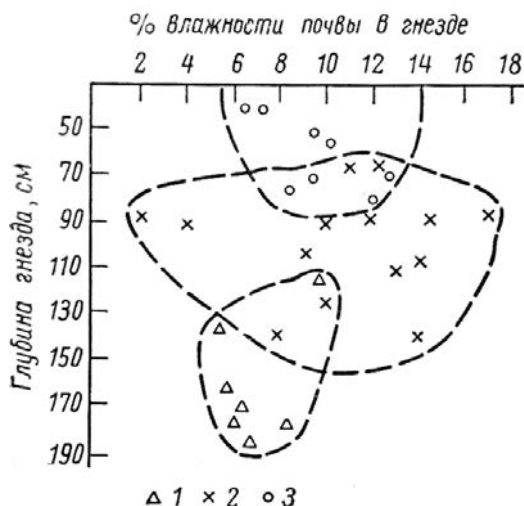


Рис. 253. Глубина расположения и влажность почвы в гнёздах малого суслика различного типа. 1 – зимовочные; 2 – выводковые; 3 – гнёзда молодняка

высокой до глубины 90 см (Коннова, 1941). В Ергенях, Калмыкия (Кадацкая, 1961) влажность почвы менялась от 13% в мае до 2% в июле, она выше в долинах и возле водоразделов.

В среднем влажность почвы под гнездом в Западном Казахстане, по нашим данным, составила: в зимовочных норах – 8.41 ± 0.91 (8 нор), в выводковых – 11.05 ± 0.86 (13 нор), в норах одиночных сусликов – 10.02 ± 0.74 (27 нор), а во временных (наклонных) норах – 9.7 (4 норы). Особенности гнёзд различного типа в отношении возникающих там условий показаны на рис. 253. Влажность гнезд меняется по сезонам, составляет до 11.5% в мае, 7–8% в апреле и июне для глинистой полупустыни. В песчаной пустыне влажность почвы под гнездом выше (11.9% по 9 норам), чем в глинистой полупустыне (8.7% по 31 норе).

4.3.2.3. Состав и материал гнезда

Условия обитания сусликов в норах в большой мере зависят от состава и материала их гнёзд. Вес зимовочных гнёзд, взвешенных нами, составил 1118 г ($n=5$), что гораздо больше, чем в песках Гурьевской области (Шевченко с соавт., 1964) – 120–431 г. У молодых размер гнезда меньше.

Основной материал гнезда в глинистой полупустыне и песчано – пустынной переходной области – мятлик луковичный¹, реже – муртук, острец, типчак, ежеголовник, встречаются кусочки луковиц мятлика и тюльпанов, корневища полыни (Кирьянова, Иванов, 1957; наши данные). В песчаной части Гурьевской области основной материал гнезда – костер кровельный (встречаемость 90.6%) и прикорневые части кияка (62.5%). Меньшую роль здесь играют муртук, еркек, бурачки, мятлик, полыни, гулявник и др. (Шевченко с соавт., 1964). Возле землянок в гнёздах сусликов находили обрывки газет, коробок от папирос и сигарет, птичьи перья, кусочки конского помета, овечью шерсть. С течением времени волокна гнезда, сначала зеленые и длинные, более 10 см длиной, становятся бурыми, искрашиваются до длины 10–25 мм. Позже, когда гнездо уже необитаемо, волокна гнезда становятся слежавшимися, почерневшими, приобретают запах плесени, а затем

¹ Латинские названия растений см. в Приложении к ч.1.

Таблица 332. Состояние материала гнезда в разных типах нор малого суслика, Западный Казахстан, наши данные

Тип норы	Гнездо				
	Свежее, сухое, лёгкое	Слегка истёртое	Сырое, слежалось. Пахнет плесенью	Совсем старое, много земли	всего
Зимовочная (к апрелю)	-	4	2	-	6
Выводковая (в период размножения и вскоре после него)	7	1	-	-	8
Одиночного суслика в июне	10	9	8	6	33
Вторично-временная	-	-	2	4	6
Всего	17	14	12	10	53

Таблица 333. Посторонние включения в гнездах малого суслика, Западный Казахстан, наши данные

Тип норы	n	бумага	Конский навоз	Шерсть овечья	Перья врановых птиц	солома	спички	Линная шкура гадюки
Зимовочная (к апрелю)	6	1	1	1	-	-	-	-
Выводковая	7	3	-	2	2	-	1	1
Одиночного суслика в июне	20	4	-	2	1	1	-	-
Вторично-временная	5	-	-	-	-	-	-	-
Всего	38	8	1	5	3	1	1	1

Примечание. В табл. 333 приведены данные по глинистой полупустыне. В песках просмотрены 1 зимовочная, 1 выводковая и 10 нор одиночного суслика с отрицательным результатом.

превращаются в труху и смешиваются с рыхлой почвой, осыпающейся со стенок гнезда. Беспозвоночные-сапрофаги и бактерии перерабатывают эти волокна в почву. Чем старше гнездо, тем более в нем песка и сухой земли на дне гнезда, иногда субстрат смешан с пометом сусликов. Зимовочные гнезда, как правило, максимальные по величине. Волокна в зимовочных, а особенно в выводковых гнездах тонкие, сухие, нежные, слабо грубеют к периферии гнезда. В гнездах одиночных сусликов, особенно на периферии гнезда, часто встречаются грубые куски стеблей, солома, палки. Материал гнезда бывает в различном состоянии (табл. 332).

Соответственно назначению, наибольшая доля свежих гнезд была обнаружена в выводковых гнездах. Зимовочные гнезда к весне обычно достаточно истерты. Гнезда одиночных сусликов наиболее разнообразны, часто в норе встречается по два гнезда – одно старое, другое – новое. Изредка новое гнездо построено прямо над старым, чаще ход в старое гнездо забит земляной пробкой, а для нового гнезда сделана новая камера. Иногда, видимо, одиночные суслики используют и старые гнезда. В гнездах часто встречаются необычные материалы, найденные сусликами на поверхности земли, обычно возле поселений человека (табл. 333):

Чаще всего встречаются обрывки газет или другой бумаги (нагрызены на мелкие кусочки), затем – волокна шерсти, чаще всего овечьей. Одно выводковое гнездо на 50% состояло из черной овечьей шерсти, в другом найдены пряденые синие шерстяные нитки. Перья врановых птиц суслики также разгрызают на куски. Чаще всего посторонние элементы встречаются в выводковых гнездах, т.к. их суслики строят с наибольшей тщательностью.

4.3.3. Соотношение групп животных в ходах и гнёздах нор малого суслика

4.3.3.1. Список беспозвоночных животных, обнаруженных в норах малого суслика

Тип Arthropoda	
Класс Miriapoda	р
Сем. Geophilidae	
Класс Isopoda	
Отряд Oniscoidea fam., g. sp.	
<i>Hemilepistes</i> sp.	спф
Класс Arachnoidea	
Отряд Scorpionida	
<i>Butus euraeus</i>	х
Araneina	
Отряд Opiliones	
<i>Opilio parietinus</i>	х
<i>Pholeus phalangoides</i>	х
Отряд Aranei, имаго	х
Отряд Acariformes	
Подотряд Sarcoptiformes	спф
Thyroglyphoidea fam., g. sp.	
Подотряд Oribatei	спф
Подотряд Trombidiformes	
Сем. Cheiletidae g. sp.	х
Сем. Trombiculidae g. sp., личинки	гф
Отряд Parasitiformes	
Сем. Parasitidae g. sp.	х
<i>Poecilochirus necrophori</i>	нф
Сем. Macrochelidae	спф-х
<i>Macrocheles matrius</i>	
Сем. Laelaptidae	
<i>Cosmolaelaps gurabensis</i>	х
<i>Hypoaspis murinus</i>	
<i>Haemolaelaps semideserus</i>	фгф – спф
<i>Eulaelaps kolpakovae</i>	фгф – спф
Сем. Haemogamasidae	
<i>Haemogamasus citelli</i>	фгф – спф
Сем. Hirstionyssidae	
<i>Hirstionyssus criceti</i>	гф
Сем. Anystidae g. sp.	х
Сем. Phytoseyidae g. sp.	х
Сем. Ixodidae	
<i>Rhipicephalus schulzei</i>	гф
Класс Insecta	
Отряд Dermaptera	

<i>Anechura asiatica</i>	р
Отряд Homoptera	
Подотряд Cicadinea g. sp.	фф
Отряд Orthoptera	
Сем. Grillidae g. sp.	спф – фф
Отряд Hemiptera	
<i>Pyrhocoris apterus</i>	фф
Отряд Siphonaptera	
Сем. Ceratophyllidae	
<i>Nosopsyllus mokrzecky</i>	гф
<i>Citellophillus tesquorum</i>	гф
<i>Oropsylla ilovaiskii</i>	гф
<i>Frontopsylla semura</i>	гф
<i>Ophthalmopsylla volgensis</i>	гф
Сем. Stenophthalmidae	
<i>Stenophthalmus breviatus</i>	гф
<i>Ct. pollex</i>	гф
<i>Neopsylla setosa</i>	гф
Отряд Coleoptera	
Сем. Carabidae g. sp.	
<i>Harpalus pachyplus</i>	х
<i>Sphodrus gigas</i>	х
<i>Carabus bessarabicus</i>	х
<i>Amara (Amatytes) sp.</i>	х
<i>Scarites bucida</i>	х
<i>Calosoma auropunctatum</i>	х
Сем. Staphilinidae g. sp.	х
Сем. Sylphidae g. sp.	нф
Сем. Histeridae	
<i>Pentodon dubius</i>	х
<i>Saprinus concinnus</i>	нф
<i>Gnathoncus sp.</i>	х
Сем. Elateridae g. sp.,	личинки фф
Сем. Cucujidae g. sp.	х
Сем. Tenebrionidae	
<i>Blaps letifera</i>	фф
<i>Blaps sp.</i>	фф – спф
<i>Anatolica impressa</i>	фф
<i>Pedinus volgensis</i>	фф
<i>Acinopus striolatus</i>	фф – спф
Сем. Tenebrionidae. g. sp. Личинки	фф – спф
Сем. Cerambicidae	
<i>Dorcadion sp.</i>	фф
Сем. Curculionidae g. sp.	фф
Сем. Scarabaeidae	
<i>Scarabaeus sacer</i>	кф
<i>Onthophagus sp.</i>	нф
<i>Aphodius sp.</i>	кф
<i>Melolontha hippocastani</i>	фф
Coleoptera fam., gen. sp., личинки	спф – фф
Отряд Lepidoptera	
Сем. Noctuidae g. sp. гусеницы	фф
Сем. Tineaidae g. sp.	спф

Отряд Hymenoptera	
<i>Messor denticulatus</i>	x
Сем. Formicidae g. sp.	x
<i>Solenopsis fugas</i>	x
Сем. Ichneumonidae g. sp.	x
Сем. Bethilidae g. sp.	x
Сем. Chalcididae g. sp.	x
Отряд Neuroptera	
Сем. Chrysopidae	
<i>Chrysopa carnea</i>	x
Отряд Diptera	
Сем. Diptera	
Nematocera g. sp., личинки, куколки	кф – нф
Сем. Simuliidae	
<i>Simulium</i> sp.	гф
Brachycera g. sp., личинки, куколки	кф – нф
Сем. Calliphoridae	
<i>Lucilia</i>	нф
<i>Calliphora vicina</i>	нф
Отряд Anoplura	
<i>Neohaematopinus laevisculus</i>	гф
Отряд Thysanoptera fam., gen. sp.	фф
Сем. Aeolothripidae g. sp.	фф

Примечание: здесь и в табл. 332, и 333: аф – афаги; гф – гематофаги; спф – сапрофаги; нф – некрофаги; фгф – факультативные гематофаги; фф – фитофаги; х – хищники; кф – копрофаги; р – разнообразное питание.

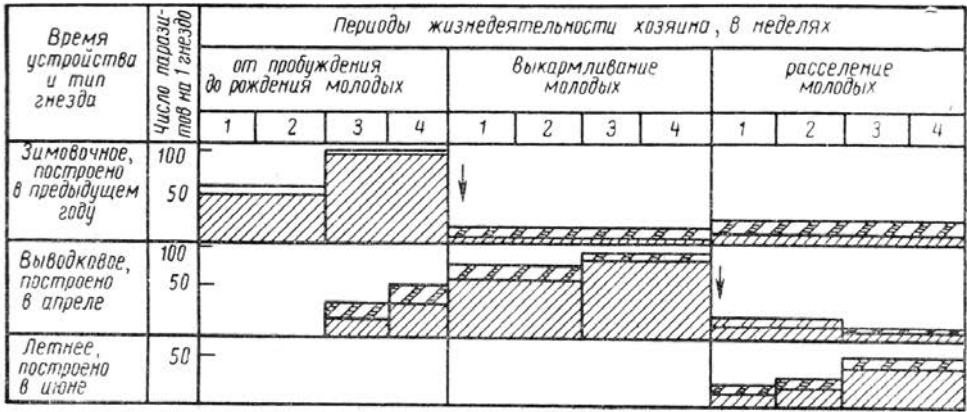
4.3.3.2. Население различных групп животных в норах разного типа

Схема строения паразитоценозов гнёзд малого суслика в Западном Казахстане представлена на рис. 254.

Обилие и соотношение групп животных в норах разного типа представлены в табл. 334 и 335. Тип питания беспозвоночных даётся в основном по Е. Н. Нельзиной (1971).

Ещё В. Б. Дубинин (1954) показал, что эктопаразиты преобладают в фауне ходов и гнёзд жилых нор млекопитающих, а в покинутых норах доля паразитов резко падает. Это отмечается и на нашем материале (табл. 336). Во временных норах при невысокой численности преобладают хищники и сапрофаги, копрофаги составляют меньшую долю, а паразиты – минимальную. Мокрицы заметно преобладают во временных норах, остальные беспозвоночные чаще встречаются в постоянных норах. То, что мокрицы чаще всего встречаются во временных норах, объясняется, видимо, тем, что такие достаточно крупные беспозвоночные, мало зависящие от непосредственной близости хозяина и даже, вероятно, мешающие ему в гнезде, находят достаточно пищи и укрытие во временных норах и отнорках постоянных нор. В зимовочных норах уже резко преобладают гематофаги, причём доля их в населении максимальна в ходах (86.3%), а в выводковом гнезде, где наблюдается наивысшая их численность, преобладания гематофагов нет, их доля в выводковых гнездах мене 40%, так как здесь довольно большую часть населения составляют сапро-, копро-, некрофаги и хищники, потребители материала гнезда различных органических остатков, трупов и беспозвоночных, находящихся в гнезде (56.56%). В гнёздах недавно покинутых нор доля гематофагов велика из-за вылупившихся имаго из ранее отложенных яиц. В старых покинутых гнёздах гематофаги уступают первое место сапрофагам (соответственно 31.57 и 61%). Более подробно численность основных групп животных показана в табл. 335. Из неё видно,

А



Б

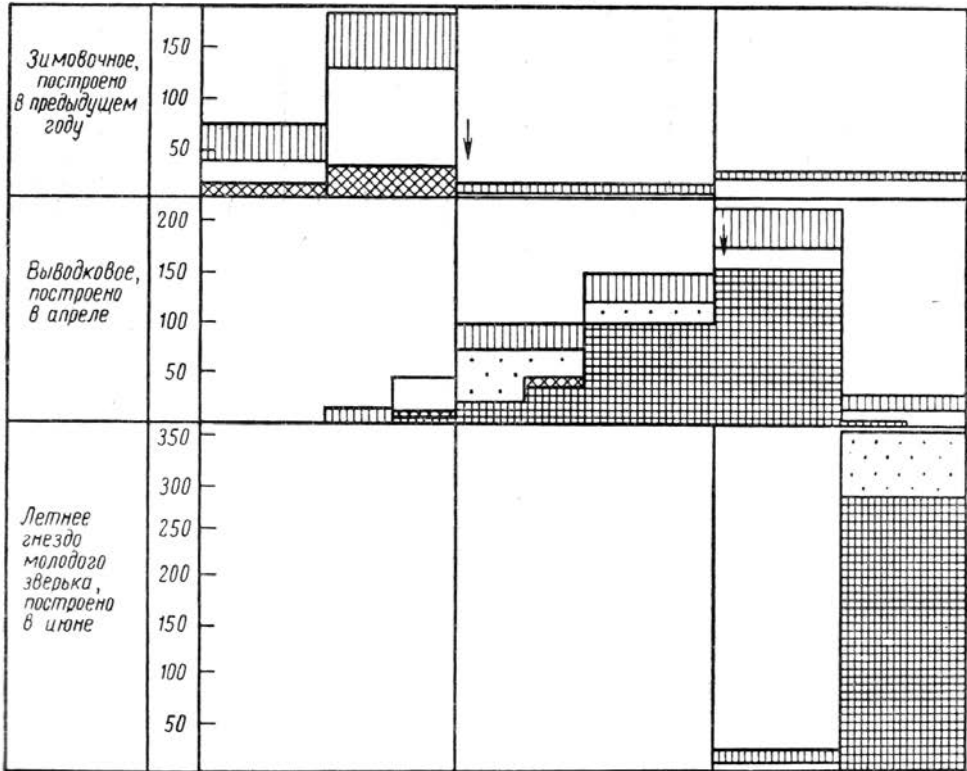


Рис. 254. Схема строения паразитоценозов гнёзд малого суслика (Окулова, 1965) в зависимости от времени обитания и назначения гнезда. А – блохи; Б – гамазовые клещи; 1 – нора покинута и используется как временная; 2 – *Neopsylla setosa*; 3 – *Citellophilus tesquorum*; 4 – *Hirstionyssus criceti*; 5 – *Haemogamasus citelli*; 6 – *Haemolaelaps semideserti*; 7 – *Eulaelaps kolpakovae*; 8 – прочие виды

Таблица 334. Обилие (ИО на один ход убежища или гнездо) и соотношение групп беспозвоночных с различным типом питания в ходах и гнёздах нор малого суслика разного типа (расшифровку сокращений по типу питания см. выше)

Тип питания	Временные норы, ходы и камеры	Ходы постоянных нор всех типов	гнёзда				
			Зимовочные	Выводковые	Бывшие выводковые	Одинокных зверьков	Старые покинутые
Гф	0.187	17.57	119.55	186.8	242.27	103.77	14.83
Х	>7	1.02	33.41	12.28	65.75	12.28	2.82
Спф+нф	3.79	1.54	8.37	268.7	71.58	8.28	28.66
Кф	0.06	0.05	0.13	1.21	1.3	-	0.5
Фф	0.028	-	0.1	5.4	-	0.06	-
Р	0.014	0.18	-	0.67	0.29	-	-
Аф	0.027	-	-	-	14.43	-	0.17
Всего	>11.11	20.36	161.56	475.06	395.62	124.39	46.98
Соотношение групп, % к числу осмотренных							
Гф	<1.7	86.3	74.0	39.32	61.30	83.42	31.57
Х	Около 63	5.01	20.68	2.58	16.62	9.87	6.0
Спф+нф	<34	7.56	5.18	56.56	18.09	0.80	61.0
Кф	<0.5	0.25	0.08	0.25	0.25	=	1.06
Фф	<0.3	-	0.06	0.14		0.05	-
Р	<0.13	0.88	-	0.05	0.07	-	-
Аф	<0.2	-	-	-	3.64	-	0.36
Число проб	149	33	8	9	7	18	12

что общая численность беспозвоночных, главным образом, гематофагов, выше всего в ходах нор одиночных сусликов, а также в ходах покинутых нор (табл. 336).

Численность непаразитических групп беспозвоночных выше всего в ходах выводковых нор (это главным образом сапро-, копро-, некрофаги); в ходах покинутых нор много хищников. По-видимому, в норы одиночных сусликов наиболее интенсивно переселяются эктопаразиты из бывших выводковых гнёзд, причём это происходит в сезон максимальной численности эктопаразитов (июнь). Соотношение видов среди блох в ходах нор (включая камеры-уборные): из 48 определённых экземпляров блох 36 (75%) составила *Neopsylla setosa*, 10 (20.8%) – *Frontopsylla semura* и по 1 экз. (по 2.1%) – *Ctenophthalmus breviatus* и *Nosopsyllus mokrzecky*. Среди 7 экз. определённых гамазовых клещей было 5 *Haemogamasus citelli*, по 1 *Eulaelaps kolpakovae* и *Macrocheles matrius*. Найдена в ходах 1 нимфа иксодового клеща *Rhipicephalus schulzei*. В трёх камерах-уборных, обнаруженных в одной бывшей зимовочной и двух выводковых норах, найдены две блохи *Ct. breviatus* и 1 – *N. setosa*, 1 уховёртка, 3 жука-калоеда, 1 плоскотелка, 1 личинка жука, 1 мошка.

В зимовочных гнёздах, кроме гематофагов, зимуют жуки-плоскотелки; другие беспозвоночные, по нашим данным, немногочисленны. В выводковых гнёздах резко возрастает доля сапрофагов и некрофагов (почти четверть всех обитателей), главным образом за счёт личинок блох и жуков. Сапрофаги в выводковых гнёздах многочисленнее, чем в любых

Таблица 335. Численность беспозвоночных в ходах постоянных нор малого суслика (ИО на ходы одного убежища)

Группа беспозвоночных		Тип гнезда в убежищах				
По типу питания	По систематическому положению	Зимовочное	Выводковое	Бывшее выводковое	Одиночного суслика	Покинутое
Гф	Блохи	0	0.5	0	11.48	12.3
	Гамазовые клещи	0	0	0.33	21.06	1
	Иксодовые клещи	0	0.17	0	0	0
	Мошки, имаго	0	0.17	0	0.41	2.83
Сф, нф	Мокрицы	0	0.5	0.33	0	0.17
	Чернотелки рода <i>Asinopus</i>	0	1.17	2	0.71	0
	Прочие чернотелки	1	0	0	0.82	0.17
	Личинки жуков	0	0.33	0.33	0.12	0.17
р	Уховёртки	0	0.67	0	0.77	0.17
к	Калоеды	0	2.67	0.33	0.18	0
х	Плоскотелки	0	0.17	0	0	0
	Стафилины	0	0.17	0.17	0.65	0
	Жужжелицы	0	0	0	0.12	0.17
	Пауки	0	0.17	0	0.12	0
	Скорпионы	0	0	0	0	1.82
Общий ИО		1	6.71	3.49	36.44	18.8
Число нор		1	6	3	17	6

других типах гнёзд, также как и уховёртки. Среди хищников тут, как и в зимовочных гнёздах, преобладают плоскотелки. В бывших выводковых гнёздах плоскотелок меньше, но, тем не менее, возрастает (по сравнению с выводковыми) удельный вес хищников за счёт пауков и стафилинид, в меньшей мере – муравьёв. Доля сапрофагов здесь (по сравнению с выводковыми гнёздами) несколько уменьшается за счёт некоторого снижения численности личинок блох, но численность имаго жуков-чернотелок, а также мокриц и личинок жуков возрастает. В гнёздах одиночных сусликов, кроме гематофагов, заметную роль играют только хищники. Это стафилиниды, муравьи, реже пауки, плоскотелки и жужжелицы. В старых покинутых гнёздах преобладание сапрофагов выражается в основном в повышенной численности личинок жуков и блох, хотя здесь их и меньше, чем в выводковых и бывших выводковых. Довольно много здесь и чернотелок, а из хищников – стафилинид. Скорпионы не встречены нами в обитаемых гнёздах, хотя встречались во временных норах, ходах и покинутых гнёздах постоянных нор.

В трёх норах в апреле – начале мая найдены гнёзда и старые (бывшие зимовочные) и новые – в одном случае одиночного суслика и в двух – выводковые. Общая численность беспозвоночных составила в новом гнезде 104, а в старом – 13.67 на 1 гнездо. В новом гнезде 30.1% составили блохи и 64% – гамазовые клещи, в старом – соответственно 48.8 и 21.9%. Непаразитические беспозвоночные составили 5.9% (при индексе обилия ИО=6.3) в свежем гнезде и 29.2% (ИО=6.3) – в старом, т.е. численность непаразитических форм была в обоих типах гнёзд одна и та же. Среди блох в свежем гнезде 71.1% составила *N. setosa*, 16.5 – *F. semura*, 10.6 – *C. tesquorum* и 1.85% – *Oropsylla ilovaiskii*. В старом

Таблица 336. Численность гематофагов в ходах и гнёздах нор различного типа (ИО на ходы одного убежища или гнездо)

Группа, вид	Первично-временные норы	Ходы постоянных нор	Гнёзда постоянных нор				
			Зимовочное	Выводковое	Бывшее выводковое	Одиночного суслика	Покинутое
Siphonaptera							
Все виды блох	0.14	6.03	55.0	79.7	18.85	32.72	3.83
<i>N. setosa</i>	0.03	4.44	54.31	69.37	16.52	24.11	1.61
<i>F. semura</i>	-	1.22	0.27	4.11	0.73	1.56	0.98
<i>C. tesquorum</i>	0.01	-	0.27	4.36	0.97	0.94	0.46
<i>Ct. breviatus</i>	0.09	0.24	-	1.61	0.48	0.06	0.84
<i>O. ilovaiskii</i>	-	-	0.13	0.25	0.12	0.06	-
<i>N. mokrzecky</i>	-	0.12	-	-	-	-	-
<i>Oph. volgensis</i>	0.01	-	-	-	-	-	-
Ixodidae							
<i>Rh. schulzei</i>	1.02	0.54	-	1.7	6.85	0.61	0.25
Gamasoidea							
Всего	0.04	11.0	64.3	98.7	216.4	70.22	10.75
<i>Hi criceti</i>	0.01	-	0.74	40.15	156.5	39.7	2.37
<i>Hg citelli</i>	0.01	9.17	39.55	20.83	35.63	15.19	6.07
<i>Hl semidesertus</i>	-	-	9.88	32.54	15.96	13.06	0.45
<i>E. kolpakovae</i>	0.02	1.83	14.13	5.98	7.86	2.5	1.85
Anoplura							
<i>N. laevisculus</i>	0.007	-	0.25	6.7	0.17	0.22	-
Всего	0.187	17.57	119.55	186.8	242.27	103.77	14.83
Число проб	149	33	8	9	7	18	12

гнезде *N. setosa* составила всего 25%, а доля *F. semura* возросла до 75%. Среди гамазовых клещей в свежем гнезде преобладал *Haemolaelaps semidesertus* (90.5% от 138 определённых экземпляров); 5.9% составил *Hg citelli*, 2.4 – *Hi. criceti* – и 1.2% пришлось на *Eulaelaps kolpakovae*, тогда как в старых гнёздах на 6 определённых гамазовых клещей было 3 *Eu. kolpakovae*, 2 *Hg citelli* и 1 *Cosmolaelaps gurabensis*.

Согласно табл. 335, хищники составляют от числа непаразитических беспозвоночных в ходах покинутых нор 74.5%, а в ходах других нор – 0–25.5%. В гнёздах хищники соответственно составляют 8.7% против 37.2–79.5%. Это говорит, видимо, об активной миграции хищников из покинутых нор.

В целом численность беспозвоночных на 1 постоянную нору (ходы и гнёзда) составила: для зимовочных – 161.56, выводковых – 39.00, для бывших выводковых – 124.39, для нор одиночных сусликов – 124.39, для старых, покинутых нор – 46.98.

Во временных норах среди паразитов повышена роль блох: они составили 74.87% от найденных во временных норах паразитов по сравнению с постоянными норами, где в ходах блохи составили 34.3, а в гнёздах – 30.6%. Это следует отнести за счёт большей подвиж-

ности блох, а также их большей сухоустойчивости, чем, например, гамазовые клещи. Не исключено также, что блохи как более крупные паразиты больше беспокоят хозяина и чаще оказываются счищенными ими во время пребывания зверька во временной норе.

Исходя из сказанного, можно сделать вывод, что в таком специфическом сообществе, каким является нора малого суслика, «экологическая пирамида», построенная по типу питания, будет иметь (если её построить по биомассе) наиболее часто встречающуюся форму: максимальная доля у сапрофагов (так как это большей частью довольно крупные беспозвоночные), затем идут фитофаги, хищники и затем – паразиты. По численности преобладают гематофаги.

Среди гнёзд богаче всего по обилию беспозвоночных выводковые и бывшие выводковые. Тут численность беспозвоночных обитателей вдвое и более выше, чем в других типах гнёзд. Если исключить гематофагов, то численность беспозвоночных в бывших выводковых гнёздах также окажется максимальной: 153.35 против 20.62–68.26 в гнёздах других типов (табл. 334, 335). Это преобладание идёт за счёт того, что наряду с гематофагами в выводковых гнёздах резко увеличивается количество сапрофагов (в 3–15 раз по сравнению с зимовочными и гнёздами одиночных сусликов). В старых гнёздах обилие сапрофагов велико, даже больше, чем гематофагов: доминирование сапрофагов здесь максимально – 61%, однако индекс обилия (ИО) сапрофагов остаётся максимальным в выводковых и бывших выводковых гнёздах. Там же наблюдается максимальное количество копрофагов.

Полученные данные были использованы для разработки схемы строения консорции на основе типов питания и экологической пластичности обитателей норы.

4.3.3.3. Структура консорции жилища малого суслика

Создавая схему консорции норы малого суслика, мы руководствовались взглядами В. В. Мазинга (1966), Т. А. Работнова (1983) и др., подробно разобранными в учебнике Л. И. Номоканова (1989). При этом мы воспользовались термином «концентр» (Мазинг, 1966), обозначающем круг организмов, концентрирующихся вокруг какого-либо вида-центра (ядра, эдификатора) консорции. Вслед за В. В. Мазингом мы считаем, что разные концентры характеризуют степень близости организма (в нашем случае – животного) к хозяину – центру консорции (в нашем случае – малому суслику). Для того, чтобы различать части концентра, относящиеся к разным крупным систематическим категориям, но принципиально сходным по близости к хозяину, введём понятие «ронда» (от французского *la ronde* – круг): ронда блох, ронда гамазовых клещей и др. Понятие «ронда» близко к понятию «таксоцен» в биоценологии (Нестеренко, 1999).

Схема консорции норы малого суслика, по нашим представлениям, показана на рис. 255. При анализе структуры консорции мы выделяем ранг и номер концентра. При этом ранг обозначает тип питания по степени близости к хозяину, независимо от систематического положения животного-сожителя, а номер – степень зависимости от вида пищи, имеющейся в норе. Так, концентр 1-го ранга – это потребители тела хозяина. Сюда входят хищники, питающиеся сусликами, эктопаразиты, находимые на его теле и эктопаразиты, нападающие на него в норе. Среди эктопаразитов можно выделить ронды вшей, блох, гамазовых и иксодовых клещей, личинок краснотелковых клещей. Каждый номер концентра включает разные ронды, объединённые примерно близкой степенью зависимости от хозяина (теснотой связи с хозяином) по питанию. При этом закономерно, что вследствие разных систем адаптации к питанию в разных систематических группах общий принцип включения в тот или иной концентр – по тесноте связи с хозяином – осуществляется за счёт разных особенностей животных. Для блох, например, это степень активности по отношению к хозяину (блохи «шерсти» или «гнезда») и ряду экологических особенностей, а у гамазовых клещей – степень гематофагии. Так, в 1-й концентр наряду с облигатным гематофагом гамазовым клещом *Hi criceti* входят наиболее тесно связанные с жилым гнездом *N. setosa* и *Ct. brevatus* и постоянные паразиты суслика – вши, личинки краснотелковых клещей.

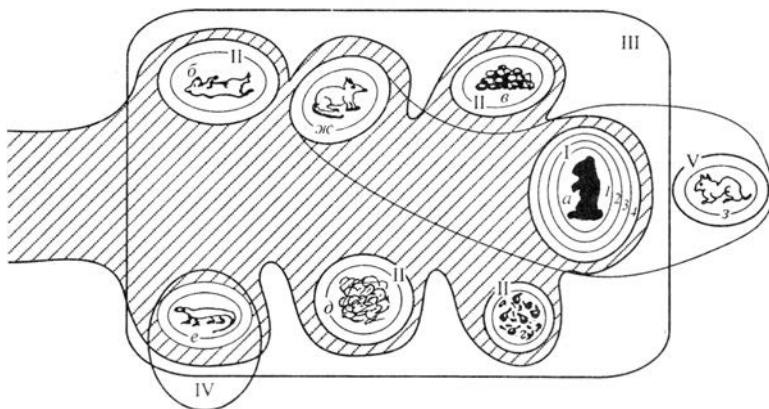


Рис. 255. Схема консорции норы малого суслика (Окулова, 2003). Объяснения в тексте

В ронде гамазовых клещей 1-й (по номеру) концентр представляет облигатный гематофаг *Ni criceti*, 2-й – факультативный гематофаг с преобладанием гематофагии *Hl semidesertus*. 3-й – факультативный гематофаг, более склонный к сапрофагии *Hg citelli* и 4-й – наиболее экологически пластичный и наиболее способный к непаразитическому образу жизни *Eu. kolpakovae*. Позвоночные – хищники, пробирающиеся в гнездо суслика и поедающие его потомство или его самого, составляют особую ронду. Так, например, степной хорь, облигатный хищник, потребитель сусликов на поверхности земли и в его норах, должен быть отнесён к этой ронде и 5-му концентру I ранга, а узорчатый полоз *Elaphe diene*, в желудках которого мы находили гнездовых сусят – к 6-му концентру I ранга, т.к. суслята, хотя и не редкая, но всё же не основная пища этой змеи (Окулова, 1985).

Концентр II ранга – потребители трупов, помёта, материалов гнезда, запасов суслика, концентр III ранга – это хищники и паразиты сожителей суслика. В концентр IV ранга входят животные, не питающиеся в норе и использующие её только в качестве убежища.

Для целостной характеристики консорции необходимо, по-видимому, охарактеризовать население нор и с точки зрения пригодности и использования этого микробиотопа как места размножения животных-сожителей, но мы пока на этом специально не останавливаемся.

4.3.3.3.1. Концентр I ранга

Данные о численности гематофагов в жилище суслика представлены в табл. 235-236. Предлагаемая схема не включает рассмотрение беспозвоночных на самом зверьке, а только обитателей гнезда. Состав эктопаразитов и других животных на теле зверька – отдельная проблема, которая в данном разделе не рассматривается. Не исключено, что в концентр I ранга при более общем взгляде на консорцию норы малого суслика в дальнейшем надо будет включить также эндопаразитов суслика, а в концентр III ранга – животных, в которых циркулируют промежуточные стадии гельминтов, но пока мы не располагаем такими данными и ведём счёт концентров, начиная с эктопаразитов. При этом, как уже отмечалось, в ронде гамазовых клещей расположение видов по номерам I концентра идёт по принципу снижения облигатности кровососания от 1-го до 4-го и далее, а в ронде блох, где все виды – облигатные кровососы, расположение по номерам концентра идёт скорее по характеру питания (приуроченность к гнезду и отсюда – соответствующий ритм и объёмы кровососания) и далее – специфичности паразита: 1-й концентр – виды, не способные долго находиться вне обитаемой норы и активно двигаться вне норы в поисках хозяина. Ко 2-му, 3-му и 4-му концентрам отнесены блохи, в возрастающей степени не зависимые

от обитаемой норы суслика, но специфичные для него, а затем и менее специфичные по отношению к хозяину (это блохи других позвоночных), т.е. по характеру питания также менее связанные с хозяином норы.

В ронде блох, как было показано множеством авторов и нами ранее, везде, кроме временных нор преобладает блоха «гнезда» *N. setosa*. Блоха «шерсти» *C. tesquorum* занимает второе место в выводковых и бывших выводковых, но обитаемых гнёздах, тогда как блоха «гнезда» *F. semura* занимает второе место в покинутых и гнёздах одиночных сусликов. В выводковых и бывших выводковых норах *F. semura* занимает третье место. В гнёздах одиночных сусликов на третьем месте оказывается *C. tesquorum*, тогда как в покинутых норах на третьем месте оказывается блоха *Ct. breviatus*. Н. С. Новокрещёнова (1960) показала, что 60–80% совокупности видов сосредоточено в гнезде, 8–10 – на взрослых сусликах и 12–26% – в ходах нор. При этом наибольшей миграционной способностью из 4 самых многочисленных видов блох обладает *C. tesquorum*: в 1-м колоне нор держится около 20% всех блох этого вида, тогда как соответствующая цифра для *O. ilovaiskii* составляет около 16%, для *F. semura* – 14%, а для *N. setosa* – всего около 11%. Среди второстепенных видов блох *Ct. breviatus* чаще всего встречается в покинутых гнёздах, *F. semura* и *O. ilovaiskii* – в выводковых. Среди 49 блох, снятых со взрослых сусликов, 75.51% составили *F. semura*, 16.33% – *N. setosa*, а остальное – *C. tesquorum*. Среди 6 блох, снятых с сусят, 5 были *N. setosa*, а 1 – *F. semura*. В гнездовой подстилке соотношение этих трёх основных видов блох было: *N. setosa* – 90.3%, *F. semura* составила 5.4% и 4.3% – *C. tesquorum*. В ходах постоянных нор соответствующее соотношение составило 72.6, 19.6 и 7.7%. Блоха домовая мыши *N. mokrzecky* – случайный в норе суслика вид, встреченный только в наклонном ходе норы.

Во временных норах и на поверхности курганчиков численность блох резко снижена. Так, во временных норах ИО блох составил 0.14 на 1 нору; найдены блохи 4 видов: *Ct. breviatus* – 15 экз., *Ophthalmopsylla volgensis* – 3, *C. tesquorum* – 2 и *N. setosa* – 4 экз. Здесь наиболее многочислен второстепенный в постоянных норах вид *Ct. breviatus*, а фоновые виды блох постоянных нор и блоха тушканчика встречаются реже.

Таким образом, в норах в наших условиях встречаются блохи двух экологических типов: 1) пассивно ожидающие, приуроченные главным образом к обитаемым гнёздам, питающиеся на зверьке в период его пребывания в гнезде, менее подвижные стенобионтные представители сем. Stenophthalmidae – *N. setosa*, *Ct. breviatus* и 2) активно нападающие, питающиеся и вне, и в пределах гнезда, более экологически пластичные, а потому чаще встречающиеся и на поверхности курганчика, и в ходах нор, и в покинутых гнёздах более подвижные представители сем. Ceratophyllidae (*C. tesquorum*, *F. semura*).

Наиболее тесно связанная с гнездом *N. setosa* составляет 1-й концентр, а более малочисленные норовые *Ct. breviatus* и «блохи шерсти» *C. tesquorum*, *F. semura* образуют 2-й концентр. Виды, нередко попадающие на курганчик и в нору суслика с обитающих рядом грызунов (*O. ilovaiskii*, *N. mokrzecky*, *O. volgensis*), составляют 3-й концентр, а виды, которые можно обнаружить лишь случайно, например, блоху человека *Pulex irritans* – 4-й концентр.

При этом в ронде блох закономерным оказывается то, что в 1-й концентр входит, как указывал и В. В. Мазинг, массовый вид, достигающий максимальной численности на большей части ареала (*N. setosa*); 2-й концентр объединяет виды-субдоминанты, постоянно присутствующие в заметном количестве, но обычно не доминирующие; 3-й концентр – редкие для данной консорции, свойственные живущим по соседству грызунам виды, и 4-й – случайные или единично встречающиеся.

Надёжность структуры сообщества укрепляется наличием «дублёров» – видов сходного экологического облика. Так, у пассивно ожидающих *N. setosa* дублёрами оказываются виды рода *Stenophthalmus*, более устойчивые к условиям повышенного увлажнения, а потому сменяющие её во влажные годы и в песчаных ландшафтах (Кузенков, 1941; Гершкович, 1955). Среди активно нападающих более многочисленная *C. tesquorum* имеет «дублёра» *F. semura*, повидимому, более холодостойкий вид. Соответственно, *N. setosa* и *C. tesquorum*

более многочисленны в жилых гнёздах, а их дублёры – *Ct. breviatus* и *F. semura* – в покинутых гнёздах, ходах и временных норах (табл. 336). В течение сезонов года происходит смена пиков численности видов. Сходные по срокам сезонные пики характерны для пар видов разных экологических типов: ранней весной отмечаются пики у «пассивной» *N. setosa* и «активной» *C. tesquorum*. Повидимому, многолетние колебания численности также опираются на эти особенности представителей разных экологических типов и вариантов внутри них. В год депрессии численности может смениться доминант. Так, Кузенков (1941) наблюдал в Ростовской области депрессию численности блох (главным образом *N. setosa*) в исключительно влажные годы.

Видимо, структура 1-го и 2-го концентров в ронде блох отражает адаптацию паразитов (что характерно для любых массовых видов живых организмов) к наиболее часто встречающимся вариантам условий. Для аридных и полуаридных районов, где обитает малый суслик, это прежде всего смена засушливых и влажных лет. Массовый вид блох (*N. setosa*) лучше всего адаптирован к засушливым, наиболее часто встречающимся условиям, в годы высокого увлажнения его численность падает, и на первое место выступает *C. tesquorum* в глинистых и виды рода *Stenophthalmus* – в песчаных ландшафтах (*Ct. pollex* – в более южных и западных, а *Ct. breviatus* – в более восточных частях ареала).

В ронде северных клещей к 1-му концентру I-го ранга можно отнести облигатного гематофага *Hi criceti*, ко 2-му – гематофага с факультативной сапрофагией *Hl semidesertus*, к 3-му – факультативного гематофага *Hg citelli*. В отличие от двух первых видов последний может долго обходиться без хозяина; 4-й концентр – это *Eu. kolpakovae*, у которого факультативное кровососание играет меньшую роль, чем у предыдущего вида. Он оби-

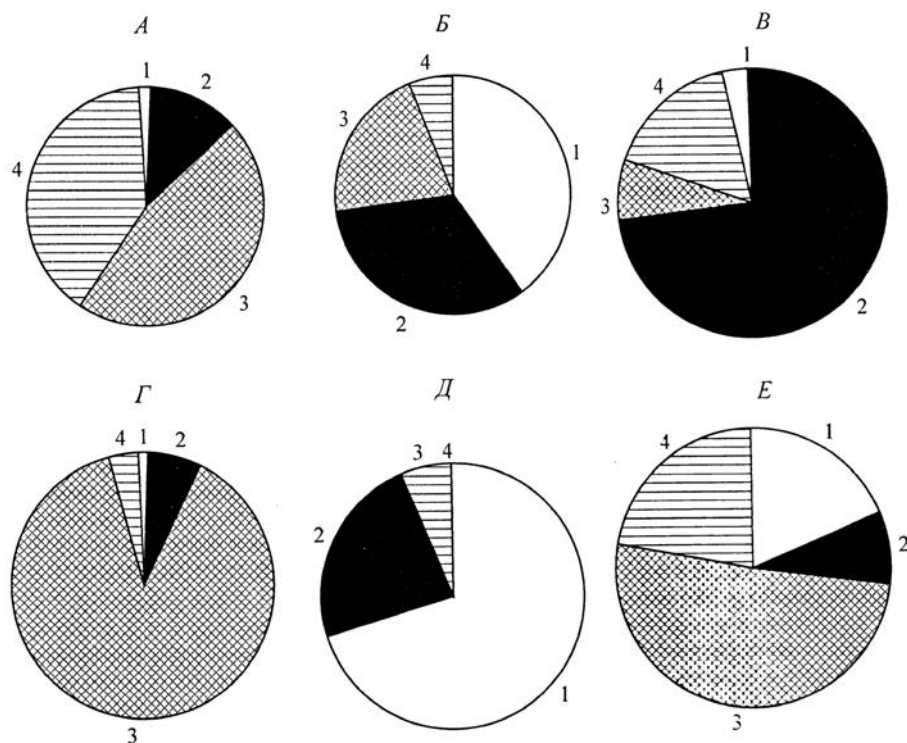


Рис. 256. Соотношение видов в ронде гамазовых клещей для гнёзд разного типа (концентр I ранга): 1 – *Hi criceti*; 2 – *Hl semidesertus*; 3 – *Hg citelli*; 4 – *Eu kolpakovae*; А – зимовочные норы; Б – выводковые в мае; В – то же в июне; Г – гнёзда одиночных сусликов в мае; Д – то же в июне; Е – старые гнёзда

тает и в жилых, и в покинутых гнёздах, встречается на поверхности курганчика. Среди гамазовых клещей, обнаруженных на сусликах, соотношение видов гамазовых клещей было таково: *Hl semidesertus* – 46.7%, *Hi criceti* – 41.7%, *Hg citelli* – 12.7%. В материале из выводковых гнёзд это соотношение было соответственно 32.7, 40.4 и 20.4%. 6% составил *Eu. kolpakovae*. Таким образом, на сусликах отмечено повышенное количество гамазовых клещей, видовой состав которых, как и блох, близок к таковому, обнаруженному в подстилке выводкового гнезда.

Повидимому, к 2–3 концентрам относится и иксодовый клещ *Rh. schulzei*, облигатный гематофаг с более широким, чем у *Hi criceti*, спектром питания, с большей подвижностью и выносливостью к колебаниям внешних условий. Как правило, к первым двум концентрам относятся более узко специализированные виды, тонко приспособленные к конкретному хозяину; чем слабее связь вида-консорта с центром (ядром) консорции, тем более он экологически пластичен, более вынослив к колебаниям физико-химических условий, спектра хозяев, биологического окружения. Поэтому клещи-паразиты – виды концентра I ранга – заметно многочисленнее в постоянных норах (97.3% от всех гамазовых клещей), чем во временных (33%), а среди гнёзд постоянных нор – в выводковых и бывших выводковых, но обитаемых, где наличествует (или была) максимальная биомасса хозяев-прокормителей (98.3%). Чуть меньшую долю составляют паразиты в зимовочных (91.55%) и гнёздах одиночных сусликов (90.1%). В биоценозах покинутых, старых гнёзд роль паразитов снижается (среди клещей до 57.7%), как отмечалось выше.

Среди гамазовых клещей представитель 1-го концентра *Hi criceti* наибольшую долю составляет в свежих гнёздах одиночных сусликов в июне (76.9%) и в выводковых гнёздах (49.1); в прошлогодних, длительно не обитаемых (чаще всего зимовочных) гнёздах его доля снижается (19.6%), и особенно низкой оказывается в зимовочных гнёздах (рис. 256). *Hl. semidesertus*, образующий 2-й концентр, составляет значительную долю в населении клещей – обитателей свежих выводковых гнёзд (около одной трети), в июне его доля резко возрастает, а в гнёздах одиночных сусликов (от 5.8 в мае до 23% – в июне) невелика и снижается в покинутых гнёздах. В зимовочных гнёздах его доля довольно велика (15.4%). *Hg citelli* составляет 3-й концентр в ронде клещей, этот вид преобладает среди клещей – паразитов гнёзд одиночных сусликов в мае, а также в зимовочных и покинутых гнёздах. Представитель 4-го концентра *Eu kolpakovae* не преобладал ни в одном из типов гнёзд, но наибольший удельный вес имел среди клещей – паразитов в старых покинутых и зимовочных гнёздах, а наименьший – в гнёздах одиночных сусликов и в выводковых гнёздах в июне.

Из представленного материала можно видеть, что в зимовочных и старых гнёздах преобладают виды 3–4 концентров, в выводковых – сначала 1-го и 2-го, а потом – только 1-го концентров, в гнёздах одиночных зверьков – сначала 3-го, а потом – 1-го концентров. Эти особенности отражают экологические условия гнёзд разного типа – сходство зимовочных, где мало благоприятные физические и кормовые условия для кровососов, со старыми покинутыми гнёздами, где физические условия средние, но корма нет. В обоих случаях сохраняются более экологически пластичные виды 3 и 4 концентров. Если идти далее и обратиться к временным норам, то там обнаружены виды 1-го, 3-го и 4-го концентров, из них преобладает *Eu. kolpakovae* (4-й концентр), составивший 50%, а остальные – по 25%. Численность их здесь крайне низка (0.01–0.02 на 1 нору). На площадках по 0.25 кв. м с курганчиков суслика отловлено 35 экз. паразитических клещей, из них преобладали представители 4-го концентра *Eu. kolpakovae* (48.6%) и 3-го концентра – *Hg citelli* (45.7%), а *Hl semidesertus* составил 5.7%, т.е. тут ещё больше роль видов, менее связанных с хозяином и его жилищем.

4.3.3.3.2. Концентр II ранга

К концентру II ранга относятся животные, связанные с продуктами жизнедеятельности и трупами хозяев – сапрофаги, фитофаги, копрофаги некрофаги. В жилище суслика

это многочисленные тироглифоидные клещи, мокрицы, чернотелки и их личинки, долгоносики, усачи, личинки щелкунов и других жуков, единичные сверчки, гусеницы совок, личинки мух сем. Calliphoridae, блох; Частично сапро- и некрофагами являются муравьи. Сюда относятся немногочисленные панцирные клещи Oribatea, а также гамазовые – *Poecilochirus necrophori*, факультативные гематофаги сем. Laelaptidae и Haemogamasidae (сапро- и некрофаги). Известно, что в годы чумных эпизоотий около 20% сусликов гибнет в норах (Никаноров, Гайский, 1928). Мухи сем. Calliphoridae залетают в норы сусликов на глубину до 1.25 м, чтобы отложить яйца на трупы (Траут, 1929). Массу муравьёв и личинок мясных мух находили в норах сусликов в районе наших работ в период чумных эпизоотий Д. Голов и А. К. Князевский (1930). К копрофагам относятся найденные нами в норах сусликов жуки-скарабеи *Scarabaeus*, калоеды *Onthophagus*, навозничек *Aphodius*, личинки мух сем. Muscidae. Среди них чётко различаются ронды клещей, жуков и экологически своеобразные группы личинок жуков, мух и блох. Распределение основных групп сапрофагов и некрофагов в норах показано в табл. 337.

К 1-му концентру II ранга относятся, безусловно, личинки блох, которые встречаются исключительно в норах. Личинок мало в апреле, остается мало и в мае в норах одиночных сусликов; наиболее резко возрастает численность личинок блох в выводковых гнёздах, где питание, а отсюда и размножение блох-имаго проходит наиболее успешно. В трухе и почве под крупным гнездом создаются благоприятные условия для развития личинок блох. Такое положение сохраняется в мае, июне и позже, после расселения молодых, если старое выводковое гнездо продолжает использоваться хотя бы одним зверьком. В покинутых гнёздах численность личинок блох (так же, как и имаго) быстро сокращается. В покинутых норах довольно много блох имаго оказывается во входах нор: блохи активно мигрируют, выходя, из нор в поисках хозяина, тогда как личинки остаются до конца развития в гнезде.

С. И. Медведев (1947) обнаружил стенобионтного сверчка *Grillimorpha miramae*, живущего только в норах суслика, а также венгерскую бронзовку *Potosia hungarica*, тесно связанную с малым сусликом через личинок, которые питаются гнездовой подстилкой, Чаще для сапро-, копро- и некро- фагов оказывается характерна эврибионтность. Этот вопрос ещё требует разработки.

Довольно тесно связаны с жилищем суслика чернотелки, выкапывающие специальные отнорки, однако в выводковых норах их меньше, чем в обитаемых бывших выводковых. Мокрицы предпочитают временные норы и также выкапывают себе специальные сходящие на конус, отнорки. И чернотелки, и мокрицы, по-видимому, зимуют во временных норах суслика, т.к. мы находили их там в неактивном состоянии во 2-й половине октября, а весной, расчищая старые норы, суслики часто выгребают из них трупы погибших зимой чернотелок. Чернотелки встречаются и в жилых гнёздах, особенно в свежих, с зелёной травой. Личинки жуков, как блох и двукрылых, чётко приурочены к выводковым и прежним выводковым гнездам. Реже они встречаются в гнёздах одиночных сусликов и ещё реже – в зимовочных. Калоед, по-видимому, достаточно привязан к норам суслика, обитает в ходах, камерах-уборных и в гнездовых камерах. Видимо, в норах суслика он достигает максимальной численности. Скарабея мы не находили в норах с вертикальным ходом. Обычно он выбирает мало посещаемые временные норы с наклонным ходом, где роет широкую камеру и закатывает туда шар, в котором развиваются личинки.

Калоеда можно отнести ко 2-му концентру, а чернотелок – к 3-му, также как мокриц и сверчков; последние встречаются во всех типах нор, но нечасто. Скарабея логичнее всего отнести к 4-му концентру. Тироглифоидные клещи встречены только в слежавшихся, затхлых, давно используемых, чаще зимовочных гнёздах. Из таблиц видно, что наивысшая численность представителей концентра II ранга наблюдается в выводковых гнёздах, особенно много там личинок блох, жуков, мух.

Структура консорции осложняется множеством переходных форм в типах питания, когда виды переходят из концентров одного ранга в другой при изменении условий.

Таблица 337. Численность беспозвоночных по типам питания в ходах и гнёздах нор разного типа (ИО на ходы одного убежища или на 1 гнездо)

Группа беспозвоночных		Времен- ные норы	Ходы по- стоянных нор	гнёзда				
По типу питания	По системати- ческому поло- жению			Зимо- вые	Выход ковые	Бывшие вы- ходковые	Одиночных сусликов	Покинутые
Сапрофаги и некрофаги	Тироглифоид- ные клещи	-	-	3.87	0.89	0.86	0.06	-
	Мокрицы	2.12	0.15	0.25	0.1	0.28	1.56	0.41
	Сверчки	0.05	-	-	0.20	-	-	-
	Чернотелки	1.21	1.21	-	1.3	2.7	0.67	1.4
	Личинки жуков	0.41	0.18	1.1	34.0	39.3	3.05	14.25
	Личинки блох	-	-	3.25	33.1	29.3	3.0	12.6
	Моли	-	-	-	-	-	-	-
	Личинки мух	-	-	-	-	14.4	-	0.08
Фитофаги	Долгоносики	0.014	-	-	-	-	-	-
	Цикады	0.014	-	-	-	-	-	-
	Трипсы	-	-	-	-	-	0.06	-
	Гусеницы че- шуккрылых	0.007	-	-	-	-	-	-
	Майский хрущ	0.007	-	-	-	-	-	-
Копрофаги и хищники	Жуки	0.06	0.047	0.13	1.2	1.3	-	0.5
	Пауки	0.41	0.09	0.13	-	42.14	0.35	0.14
	Жуки плоско- телки	0.014	0.03	33.2	36.4	5.3	1.6	0.28
	Стафилины	1.42	0.39	0.13	4.6	12.6	6.5	1.4
	Муравьи	>5	0.03	-	0.3	5.71	3.6	-
	Жужелицы	0.10	0.15	-	-	-	0.23	0.17
	Скорпионы	0.02	0.33	-	-	-	-	0.83
	Клопы	0.014	-	-	-	-	-	-
	Сетчатокрылые	0.018	-	-	-	-	-	-
	Сенокосцы	0.007	-	-	-	-	-	-
	Уховёртки	0.014	0.18	-	0.67	0.29	-	-
Афаги	Кладки яиц пауков	0.02	-	-	-	-	-	-
	Куколки насе- комых	0.007	-	-	-	14.43	0.17	-
Число проб		149	33	8	9	7	18	12

4.3.3.3. Концентр III ранга

Концентр III ранга объединяет хищников и паразитов беспозвоночных, питающихся представителями концентров I и II рангов. Сюда входят многочисленные пауки, жуки – плоскотелки, жужжелицы, стафилины, муравьи, более редкие скорпионы, сенокосцы, клопы, сетчатокрылые, а также хищные клещи сем. *Parasitidae*, *Macrocheles matrius*, *Hypoaspis murinus*, *Cosmolaelaps gurabensis*. Распределение хищников по разным типам и участкам нор также см. в табл. 334 и 335.

Из табл. 336 видно, что во временных норах, соответственно общей численности беспозвоночных, численность хищников заметно ниже, чем в постоянных норах. Во временных норах 83.5% хищников составляют стафилины и муравьи: в постоянных норах среди хищников преобладают плоскотелки (46.1%), далее по обилию идут пауки (25,9%) и стафилины (21,6%). При этом в гнёздах зимовочных нор численность хищников низка, обнаружены только зимовочные скопления жуков – плоскотелок (до 256 экз. в одной норе). В гнёздах одиночных сусликов преобладают стафилины и муравьи, как и во временных норах; численность этих насекомых резко возрастает от мая к июню, как и в других типах нор. В выводковых, и особенно в бывших выводковых, гнёздах хищников больше всего, из них примерно в равных количествах встречаются жуки-плоскотелки и пауки, реже – стафилины и ещё реже – муравьи. В старых гнёздах численность хищников крайне низка; немного чаще других встречаются жуки стафилины, также как в ходах постоянных нор.

Свободноживущих хищных клещей сем. *Parasitidae* было обнаружено 24 экз. Чаще всего они встречались в апреле в старых сильно истёртых больших зимовочных гнёздах (3.4 на 1 гнездо). Встречались они и в старых гнёздах других типов (0.45) и в выводковых (0.22). Клещей – хищников *M matrius*, *Hu murinus*, *C gurabensis* обнаружено 51 экз. Они также предпочитают длительно обитаемые норы. Преобладает среди них *M. matrius* (25 экз.). Этот вид и *Hu murinus* отмечены также в свежих и заброшенных, необитаемых хозяином постоянных и во временных норах, *C. gurabensis* – только в обитаемых гнёздах. Установлено, что гамазовые клещи – факультативные кровососы *Hg citelli*, *Eu kolpakovae*, а также хищники *M matrius*, *Hu murinus* способны поедать яйца и личинок блох (Рейтблат с соавт., 1974). Наездники сем. *Bethylidae* откладывают яйца в личинок чернотелок, представители других семейств наездников – в личинок и куколок других групп беспозвоночных в норах. Связи хищников в консорции норы малого суслика изучены пока недостаточно.

Пространственно- временные и пищевые связи беспозвоночных животных в норе суслика осложняются форезией клещей. К сожалению, на жуках и других членистоногих явление форезии нами рассматривалось очень неполно. Гамазовые клещи пользуются форезией на обитающих в норе членистоногих. Так, с чернотелок из нор суслика снято 10 клещей, из них 3 оказались *Hl semidesertus*, а 7 – непаразитические *M. matrius*. На беспозвоночных нор также обнаружено 42 экз. гипопусов тироглифоидных клещей. Среди их хозяев отмечены блохи *N. setosa* (8 экз.) *F. semura* (1 экз.), и из смешанной партии блох – 9 гипопусов. С блох снято 45% от всех собранных гипопусов. Остальные сняты с клещей. Один гипопус был снят с личинки иксодового клеща *Rh. schulzei*, 11 – с *Hi criceti*, 5 – с *Hl semidesertus*, 4 – с *Eu kolpakovae* и 1 с *Hg citelli*. Чаще всего гипопусы обнаруживаются в старых, бывших зимовочных и выводковых норах, где гнездо слежавшееся и сырое, с запахом плесени, что предпочитают и тироглифоидные клещи остальных фаз развития. ИО гипопусов на блохах составил 0.009, а на гамазовых клещах – 0.007 на 1 хозяина. В литературе отмечено неоднократное использование блох для форезии. Так, в лесной зоне гипопусов находили на блохах грызунов *Ctenophthalmus agyrtes*, *Ct. uncinatus* и др. (Гринбергс, 1962; Назарова, 1969).

4.3.3.4. Концентр IV ранга

Концентр IV ранга объединяет животных, использующих нору только как убежище, но не питающихся в ней. Сюда можно отнести позвоночных – зелёную жабу *Bufo viridis*,

ящерицу прыткую *Lacerta agilis* L., ящурку разноцветную *Eremias arguta* Pall., степную гадюку *Vipera ursini* (Bonaparte). Позвоночные заходят в норы для пережидания неблагоприятных условий (например, пресмыкающиеся – спасаясь от перегрева или при внезапном похолодании) или спасаясь от врагов. Известно, что норы сусликов могут с теми же целями, а также для устройства гнёзд использовать живущие поблизости грызуны. Мы находили в 2-х случаях старые гнёзда полёвок во временных норах суслика. Наиболее тесно связана с консорцией норы (1-й центр IV ранга) разноцветная ящурка, которая в глинистой пустыне Западного Казахстана приурочена к поселениям суслика, часто охотится на курганчиках, предпочитает откладывать яйца в рыхлую землю курганчиков. Наименее связана с норой суслика, по-видимому, зелёная жаба (4-й центр IV ранга).

Возможно также выделение центра V ранга – совокупности животных из числа живущих или посещающих курганчик суслика, не посещающие нору, но связанные с ней через общих паразитов или других животных.

4.3.3.3.5. Распределение консортов по градиенту экологических условий норы

Распределение экологических ниш в гнезде суслика у беспозвоночных происходит также по градиенту экологических условий, среди которых наиболее важны длина нор, глубина и влажность почвы в гнезде. Совокупность данных по экологическим условиям норы и численности обитателей можно рассматривать как пассивный эксперимент, когда наблюдается определённая численность в разных условиях глубины и влажности. К сожалению, имеющийся у нас материал не позволяет рассмотреть влияние глубины и влажности отдельно в каждом сезоне и ландшафте; это предстоит сделать в дальнейшем.

4.3.3.3.5.1. Распределение животных в зависимости от размера норы и глубины расположения гнезда

4.3.3.3.5.1.1. Временные норы

В населении временных нор среди беспозвоночных животных чаще всего встречаются мокрицы, обычные жуки-стафилины, чернотелки, а также муравьи. Во временных норах видовой состав и численность беспозвоночных сильно зависят от протяжённости норы (табл. 338):

Население временных нор можно разделить на следующие группы: 1) многочисленные – встречаются во всех грациях длины нор, их обилие 0.95 и более (мокрицы, стафилины, чернотелки, муравьи); 2) обычные – встречаются во всех грациях длины нор, их обилие колеблется от 0.08 до 0.81 на 1 нору; это блохи, жужелицы, личинки жуков; 3) более редкие, были встречены нами только в длинных норах (более 71 см длиной), обилие их колеблется от 0.01 до 0.64 – иксодовые и гамазовые клещи. 4) наиболее редкие, были встречены нами только в коротких норах длиной до 70 см, их обилие близко к 0.01 – многоножки, навозники, личинки мух.

Соотношение групп по питанию в процентах в разных по длине норах представлено на рис. 257. Если рассчитать обилие беспозвоночных по типам питания 1) сапро-фито- и копро-фаги; 2) хищники и 3) паразиты, то окажется, что обилие животных 1-й группы составляет 4.79, 2-й – 2.96, 3-й – 2.91. При этом обилие животных 1-й группы нарастает от самых коротких к самым длинным норах, увеличиваясь почти в 4 раза. Сходным образом распределены и хищники: они многочисленнее в более длинных норах, где их обилие почти вдвое больше, чем в коротких. Но при этом в населении двух граций более длинных нор их доля составляет 28.41%, а в населении двух граций более длинных нор – 13.23%, т.е. почти вдвое меньше. Это происходит потому, что гематофаги в основном группируются в наиболее длинных норах, там оказывается 83.7% всех выявленных во временных норах гематофагов. Было рассмотрено значение глубины временной норы для населения животных нор (табл. 339).

Таблица 338. Численность (ИО на 1 нору) беспозвоночных животных во временных норах

Группа животных	Длина норы, см				В среднем на 1 нору
	До 50	51–70	71–100	101 и более	
Мокрицы	1.46	2.86	3.74	2.74	2.75
Многоножки	0.03	-	-	-	0.007
Скорпионы	0.13	-	0.05	0.52	0.12
Пауки	0.43	0.3	0.96	0.26	0.49
Гамазовые клещи	-	-	0.2	13.1	1.99
Иксодовые клещи	-	-	0.04	-	0.01
Сверчки	0.03	0.16	0.05	-	0.08
Блохи	0.3	0.5	0.1	3.6	0.81
Чернотелки	0.25	1.1	1.36	2.12	1.12
Стафилины	0.06	1.01	2.61	1.87	1.33
Жужелицы	0.12	0.02	0.08	0.17	0.08
Навозники	-	0.02	-	0.04	0.01
Личинки жуков	0.06	0.29	1.02	0.22	0.41
Муравьи	0.43	0.86	1.23	1.47	0.95
Майские жуки, клопы, цикады	0.06	0.02	0.08	-	0.04
Личинки мух	-	0.01	0.04	-	0.01
Уховёртки	0.03	-	-	-	0.01
Мошки	0.09	-	-	0.39	0.08
Всего беспозвоночных	3.4 2	7.16	11.38	17.0	8.34
Всего нор	35	58	39	23	155

Мокрицы, а также чернотелки и прочие жуки в обоих типах ландшафтов, а также гусеницы чешуекрылых в песках предпочитают максимальную глубину временных нор. Скарабеи в песках, как и скорпионы в глинистой полупустыне, чаще всего встречаются в неглубоких норах глубиной до 10 см; кладки пауков и куколки двукрылых наблюдались в норах глубиной 11–30 см. Личинки жуков размещаются в норах различной глубины в глинистой полупустыне и в максимально глубоких норах – в песках. Зимующие скорпионы обнаруживались во временных норах только максимальной глубины.

Целый ряд беспозвоночных животных в песках предпочитает меньшую глубину временных нор, чем в глинистой полупустыне. Скорее всего, это связано с большей влажностью почвы на одних и тех же горизонтах при сравнении с глинистой полупустыней. Так, пауки и стафилины в песках предпочитают норы глубиной 11–20 см, а в глинистой полупустыне – 41 и более см; мошки в песках чаще встречаются в норах глубиной 11–20 см, а в глинистой полупустыне – 21 см и глубже, муравьи, блохи и гамазовые клещи – соответственно 21–40 см (муравьи чаще 21–30 см), а в полупустыне – 41 см и более; сверчки – соответственно 11–40 и 41 и более см.

Однако личинки жуков, напротив, в песках обычнее на глубине 41 см и глубже, а в глинистой полупустыне предпочитают норы менее глубокие – глубиной 21–40 см. Также

Таблица 339. Население беспозвоночных животных во временных норах разной глубины. ИО на 1 нору

Глубина норы, см	N ¹	Глубина норы средняя	Мк	Чн	П	Ск	Св	Мр	Мш	Гч	Ст	Ц	Б	Г	К	Н	Кп	Пр ²
Пески																		
До 10	3	7.3	0.67	2.0	0.33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.03	-	0.33лж
11-20	18	15.3	0.5	0.67	0.89	-	0.06	0.11	0.5	-	0.06	-	-	-	-	0.06	-	0.44 лж
21-40	18	27.5	2.89	1.78	0.22	-	-	1.83	0.17	-	-	0.06	0.28	0.39	0.06	-	-	0.39 лж; 0.39 ж
41 и более	9	52.4	3.0	5.56	0.22	-	-	0.33	-	-	-	-	0.11	-	-	-	-	2.78 лж; 0.44 ж;
Всего	48	26.4	1.88	2.08	0.48	-	0.02	0.79	0.25	-	0.02	0.02	0.13	0.15	0.02	0.04	-	0.85 лж; 0.23 ж
Глинистая полупустыня																		
До 10	9	9.2	2.2	0.66	0.33	0.11	-	1.22	-	0.11	-	-	-	-	-	-	-	0.22 лж; 0.27 ж; 0.22 Кс
11-20	35	15.6	4.0	0.34	0.23	-	0.03	1.29	-	0.06	0.01	0.03	0.03	-	-	-	-	0.09 лж; 0.34 ж;
21-40	39	30.1	2.6	0.69	0.46	0.05	0.08	0.85	0.10	-	1.97	0.10	-0.10	-	0.03	-	0.05	0.06 Кп; 0.28 лж; 0.46 ж
41 и более	11	49.1	4.45	1.91	0.64	0.09	0.09	3.0	0.09	0.18	10.82	-	0.64	0.09	-	-	-	0.18 лж; 2.36 ж
Всего	94	25.0	3.41	0.70	0.40	0.04	0.05	1.30	0.05	0.05	2.13	0.01	0.1	0.01	0.01	-	0.01	0.29 лж; 0.62 ж; 0.01У; 0.02 Кс

¹ - N – число нор; L – средняя длина норы; Мк – мокрицы; Чн – чернотелки; П – пауки; Св – сверчки; Мр – муравьи; Мш – мошки; Гч – гусеницы чешуекрылых; Ст – стафилины; Ц – цикады; Б – блохи; Г – гамазовые клещи; Ж – жуки; К – куколки двукрылых; Н – навозник (скарabei); Кп – кладка паука; Ск – скорпионы.

² – прочие: лж – личинки жуков; У – уховёртки; Кс – клоп солдатик

и цикады, хотя всегда единичные, встречаются в песках в несколько более глубоких норах (21–40 см), чем в глинистой полупустыне (11–20 см).

Среди позвоночных животных в песках встречена только разноцветная ящурка в норах глубиной 11–20 см глубиной. В глинистой полупустыне этот вид, как и серая жаба, также встречается чаще всего в неглубоких норах (до 20 см, по 0.045 на нору). Прыткая ящерица отмечена единично (0.03 на нору) только в норах глубиной 11–20 см. Один экземпляр степной гадюки встретился в короткой норе (до 10 см), обилие 0.11 на 1 нору.

На размещение животных во временных норах влияет также характер ландшафта (табл. 340 и 341).

В песках в населении временных нор преобладают чернотелки и мокрицы. Мокриц меньше, чем в глинистой полупустыне, а чернотелок больше. Муравьёв, пауков, стафилинид и прочих жуков также несколько больше в песках, чем в глинистой полупустыне. Мокриц в песках больше в более длинных норах., также как чернотелок, блох, муравьёв. Пауки и сверчки обычнее в коротких, а личинки жуков и шары скарабеев чаще встречаются в средних по длине норах. Позвоночные песков реже используют временные норы сусликов, чем в глинистой пустыне: в песках там найдены только разноцветные ящурки при обилии 0.04 на 1 нору, а в глинистой полупустыне их обилие выше (0.1 на 1 нору), как и разнообразие (4 вида).

В глинистой полупустыне самые обычные обитатели временных нор малого суслика – это мокрицы. Чаще всего они живут в норах средней длины (51–100 см), но встречаются во всех норах. Они обитают также в рыхлом поверхностном слое курганчика над норой. В трёх временных норах средней величины были найдены размножавшиеся мокрицы. Иногда они находятся в небольшой полости, в сходящем на конус отворке, ответвлённом от основного хода, иногда – в гнездовой камере суслика (если речь идёт о постоянной норе), или по ходу норы. 4 мокрицы были найдены в отворке диаметром 2 см и длиной 6.5 см на глубине 15 см во временной норе.

Обилие гематофагов, а также муравьёв, чернотелок, жужжелиц, скорпионов, навозников возрастает в более длинных норах, как и общий ИО. Мокрицы, пауки, личинки жуков, стафилины и различные фитофаги (суммарно цикады, жуки-долгоносики, майский хрущ) чаще встречаются в норах длиной 71–100 см, сверчки – в норах длиной 51–70 см, а многоножки – в самых коротких (до 50 см).

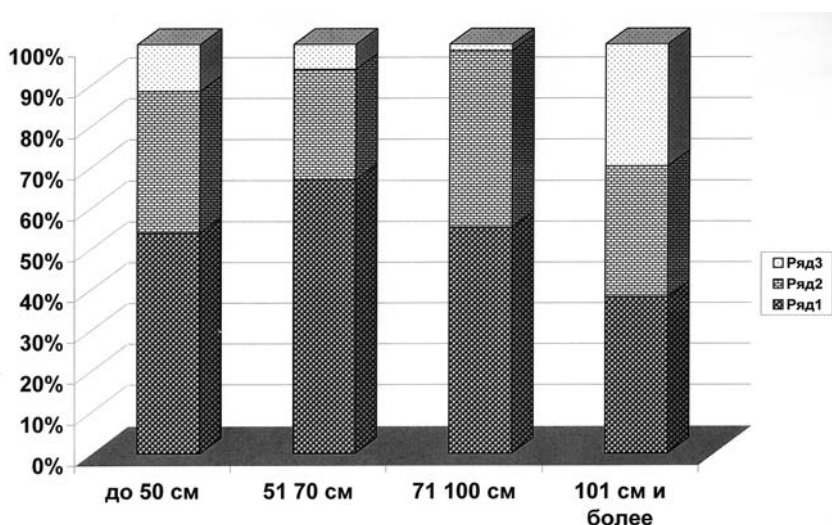


Рис. 257. Соотношение числа обитателей, различных по типам питания, в различных по длине временных норах малого суслика. Ряд 1 – сапро- и копрофаги; ряд 2 – хищники; ряд 3 – гематофаги

Таблица 340. Население беспозвоночных животных во временных норах в разных ландшафтах. ИО на 1 нору

Длина норы L, см	N ¹	L норы средняя	Mк	Чн	П	Ск	Св	Мр	Мш	Гч	Ст	Ц	Б	Г	К	Н	Кп	Пр ²	
																			Пески
До 50	12	42.3	0.33	0.25	1.08	-	0.08	0.16	0.25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.08 Ч
51-100	28	68.6	1.57	2.0	0.21	-	0.04	0.1	0.04	0.1	0.04	0.04	0.1	0.25	0.04	0.08	0.04	1.21 лж	
101 и более	9	116.9	4.11	4.33	0.67	-	-	3.67	4.0	-	-	-	0.33	0.11	-	-	-	0.44 лж	
Всего	49	70.8	1.73	2.0	0.51	-	0.04	0.78	0.02	0.24	0.78	0.02	0.12	0.16	0.08	0.02	0.04	0.02 Ч; 0.78 лж	
Глинистая полупустыня																			
До 50	23	40.1	1.96	0.27	0.22	0.04	-	0.52	-	0.04	-	0.04	-	1.40	-	-	0.08	0.09 лж; 0.04 У.	
51-100	64	66.6	3.75	0.80	0.46	0.03	-	0.90	0.06	2.9	0.015	0.06	-	0.59	-	-	0.03	0.23 лж	
101 и более	9	120	5.55	1.6	0.58	0.11	-	0.23	0.44	3.7	-	0.78	0.11	2.3	-	-	-	0.33 лж	
Всего	96	65.4	3.49.	0.74	0.38	0.01	-	0.99	0.08	2.33	0.01	0.12	0.01	0.95	-	-	0.07	0.21 лж	

1 – N – число нор; L – средняя длина норы; Mк – мокрицы; Чн – чернотелки; П – пауки; Св – сверчки; Мр – муравьи; Мш – мошки; Гч – гусеницы чешукрылых; Ст – стафилины; Ц – цикады; Б – блохи; г – газомовые клещи; Ж – жуки; К – куколки двукрылых; Н – навозник; Кп – кладка паука; Ч – черви.

2 – прочие: лж – личинки жуков; У – уховёртки; С – скорпионы; Кс – клоп солдатик;

Таблица 341. Население позвоночных животных во временных норах в разных ландшафтах. ИО на 1 нору

Длина норы L, см	Серая жаба	Разноцветная ящурка	Пряткая ящерица	Степная гадюка
Пески				
До 50	-	0.08	-	-
51–100	-	0.04	-	-
101 и более	-	-	-	-
Всего	-	0.04	-	-
Глинистая полупустыня				
До 50	-	0.08	-	0.04
51–100	0.18	0.04	-	-
101 и более	0.67	-	0.11	-
Всего	0.16	0.04	0.01	0.01

Различия в населении беспозвоночных животных временных нор получены и при рассмотрении по сезонам года (табл. 342).

В течение сезона (с марта по октябрь) мы наблюдали два подъёма численности беспозвоночных во временных норах малого суслика: в 1-й декаде мая (около 8 экз./нору) и во второй половине июня (около 20 экз./нору). Первый подъём происходил в основном за счёт мокриц, а второй – жуков-стафилинов.

В населении временных нор весной (март-апрель) преобладают мокрицы, встречаются мошки и жуки. В начале мая преобладание мокриц сохраняется, их численность несколько возрастает до 2.72 на нору от 1 в конце апреля; жуков примерно столько же (апрель – 1, начало мая – 1.37). Появляются довольно многочисленные муравьи (2.45 на нору). Чернотелок немного, около 1 на нору. Во 2–3-й декадах мая численность мокриц падает от 1.67 до 0.67, хотя их доля в населении беспозвоночных продолжает оставаться значительной (более половины); из других животных встречаются чернотелки и прочие жуки (по 0.4 на нору). Из 421 экз. жуков – обитателей временных нор – определено немного: 39 экз. Среди них копрофаги (потребители помёта сусликов) родов *Saprinus* и *Onthophagus* составили две трети, остальное – почти целиком хищные жужелицы. Стафилины единичны.

В июне резко возрастает численность мокриц (до 6.0 в первой и 2.9 – во второй половине), как и стафилин (до 0.1 в первой до 0.6 во второй). Заметное место в июне занимают муравьи и пауки (около 1.5 и 0.3 на нору). С 6 мая во временных норах встречаются молодые мокрицы и кладки пауков. Из 18 определённых жуков в июне 44.4% составляют жуки *Saprinus* и *Onthophagus*, столько же – жужелицы; единично встречены долгоносик и плоскотелка. В конце сентября численность мокриц остаётся довольно высокой (4.1), чернотелок уже не видно, у нор и внутри них довольно многочисленны клопы-солдатики (1.5 на нору); встречаются жужелицы, стафилины и личинки жуков – примерно по 0.5 на нору. В октябре отмечено снижение численности мокриц до 1.0, столько же встречается личинок жуков, 0.67 пауков, единичны жуки, блохи, муравьи. Единично в течение сезона встречаются другие формы беспозвоночных: скорпионы, уховёртки, мошки, гусеницы бабочек, сверчки, цикады, куколки двукрылых.

Среди позвоночных животных степная гадюка, серая жаба, пряткая ящерица и разноцветная ящурка обнаружены во временных норах малого суслика главным образом в мае-июне. Так, в песках найдено только 2 экз. разноцветной ящурки в мае и сентябре по 1 экз. (около 0.1 на 1 нору). В глинистой полупустыне пойманы все 4 вида: жаба в мае-и-

Таблица 342. Сезонные особенности населения временных нор малого суслика

Месяц	N ¹	Мк	Ж	Чн	П	С	Св	Мр	Мш	Гч	Ст	Ц	Б	Г	К	Пр ²
Пески																
IV	2		0.5													0.5лж
V	10	1.8		3.8	0.1			3.1	0.2				0.2			0.3 Ас; 0.2 лж; 0.1 СК
VI	5	3.0		0.4	0.4			0.4								0.4 Ас; 0.4 ЖЖ
IX	15	3.13		2.47	1.13		0.14	2.93	0.07			0.07	0.21	0.47		0.7 ЖЖ; 2.27 лж; 0.07 Мн; 0.14 Д
X	16	1.5		1.44	0.38			0.25	0.13				0.13	0.06	0.06	0.69 ЖЖ; 0.06Д; 0.31 лж;
Всего	48	2.17	0.02	2.0	0.54		0.04	1.67	0.29			0.02	0.15	0.16	0.02	0.88лж; 0.10 ЖЖ; 0.1 Ас; 0.02 СК 0.02Д; 0.02 Мн;
Глинистая полупустыня																
III-IV	3	1.0	0.33		0.33				0.33							
V	46	1.98	0.89	0.67	0.28	0.04	0.02	1.26	0.02	0.11	0.04	0.02	0.17	0.02		0.17 лж; 0.02 У;
VI	39	4.95	0.21	1.15	0.41	0.08	0.02	1.62	0.08		5.44		0.05	0.02		0.13 Кп; 0.15 лж;
IX	8	4.38			0.5		0.38	0.13	0.38		0.5		0.13		0.13	0.5 лж; 1.5 Кс;
X	3	1.0	0.33		0.67			0.33					0.33			1.0 лж;
Всего	99	3.30	0.53	0.77	0.36	0.08	0.05	1.23	0.08	0.05	2.20	0.01	0.12	0.01	0.01	0.21 лж; 0.05 Кп; 0.03 У; 0.12Кс;
Итого	147	2.92	0.37	1.2		0.03	0.05	1.39	0.09	0.03	1.48	0.007	0.13	0.06	0.014	0.47 лж; 0.01 У; 0.03 Кп; 0.08 Кс; 0.03 Ас; 0.07СК; 0.02 ЖЖ

^{1, 2} - см. предыдущие таблицы. Дополнение: СК – скарабей; Ас – аскариды; ЖЖ – жуужелица; Мн – многоножка; Кп – кладка паука;

Таблица 343. Численность беспозвоночных в постоянных норах в зависимости от глубины расположения гнезда (ИО на одно гнездо)

Вид, группа	Глубина гнезда, см					
	До 50	51–80	81–110	111–140	141–170	171 и более
Мокрицы	0.5	1.4	0.87		0.125	1.25
Пауки	-	0.33	0.125	37.5	0.25	-
Клещи						
тироглифоидные	-	10.5	-	11	-	15.5
гамазовые (суммарный ИО)	78.5	111.18	109.4	83.9	14.2	46.6
<i>Hi criceti</i>	41.5	64.62	46.28	33.64	-	-
<i>Hg citelli</i>	13.5	26.38	25.05	19.30	(7.1)	(46.6)
<i>Hl semidesertus</i>	22	14.87	34.5	34.82	-	-
<i>Macrocheles matrius</i>	1	0.76	0.55	0.62	(3.6)	-
<i>Hypoaspis murinus</i>	0.5	-	-	-	-	-
<i>Eulaelaps kolpakovae</i>	-	3.02	2.76	-	(3.6)	-
<i>Cosmolaelaps gurabensis</i>	-	1.51	-	-	-	-
<i>Eugamasus</i>	-	-	-	1.34	-	-
Parasitidae	-	0.38	0.16	-	-	-
Phytosejidae	-	-	-	0.62	-	-
<i>Rhipicephalus schulzei</i>	0.5	2	4.57	1.36	0.2	-
Насекомые						
Уховёртки	-	0.08	0.3	0.125	-	-
Сверчки	-	-	0.06	0.125	-	-
Блохи, личинки	1.5	3.41	20.35	30.7	24.75	58.0
Блохи, имаго:						
<i>N. setosa</i>	30.5	28	35.53	36.43	72.5	19
<i>C. tesquorum</i>	4.5	1.4	1.4	0.75	0.25	0.67
<i>F. semura</i>	5	2.3	3.4	0.57	-	0.25
<i>Ct. breviatus</i>	-	1.2	0.79	0.13	0.25	-
Жесткокрылые:						
<i>Acinopus</i>	-	1	1	1.6	0.5	1
Прочие чернотелки	0.5	0.75	0.125	37.5	0.25	-
Стафилины	51.5	2.4	4.3	9	1.75	2.3
Плоскотелки	-	2.7	19	7.7	0.75	85.7
Калоед	-	0.17	1.4	0.125	0.5	-
Личинки жуков	6	1.88	3.58	7	0.75	-
Муравьи	>12.5	2.5	0.87	0.85	-	-
Мухи, личинки	-	-	4.6	4.4	0.25	-
Мошки	0.5	2.5	2.5	2.75	0.75	-
Всего гнёзд	2	16	12	10	6	5

июне 3 экз. (0.04 на 1 нору); прыткая ящерица – 1 экз. в мае (0.02); разноцветная ящурка – мае-июне 3 экз. (0.04 на 1 нору) и гадюка – 1 экз. в июне (0.02 на 1 нору).

4.3.3.5.1.2. Постоянные норы

4.3.3.5.1.2.1. Распределение беспозвоночных животных в зависимости от глубины расположения гнезда

Данные по численности основных групп беспозвоночных в гнёздах в зависимости от глубины гнезда приведены в табл. 343. Из неё видно, что *N. setosa* и личинки блох приурочены к более глубоким гнёздам, расположенным на глубине 81–170 см, *C. tesquorum* и *F. semura* – напротив, к гнёздам более мелким (до 110 см). Среди клещей *Hi criceti*, *Hg citelli* и *Eu kolpakovae* многочисленны в мелких и средней глубины гнёздах (до 110 см), *Hl semidesertus*, *Rh. schulzei* предпочитают гнёзда от мелких до средней глубины (51–140 см). *M. matrius* встречается везде до глубины 170 см. Глубже 170 см проникают блохи, тироглифоидные клещи, гамазовые клещи *Hg citelli* и *Eu kolpakovae*, а также чернотелка рода *Acinopus* и хищные жуки – плоскотелки и стафилины, причём многочисленны только тироглифоидные клещи, *N. setosa*, личинки блох и плоскотелки. Обеднена фауна и в мелко расположенных гнёздах (до 50 см). Из гамазовых клещей здесь отмечено всего 5 видов (преобладает *Hi criceti*), из блох – 3 вида, преобладает также самый массовый вид *N. setosa*, из непаразитических беспозвоночных – представители 6 групп, многочисленны только стафилины и муравьи. Большинство насекомых приурочено к средним глубинам, где чаще всего располагаются выводковые гнёзда.

4.3.3.5.1.2.2. Распределение беспозвоночных в зависимости от влажности почвы в гнезде

Поскольку основную массу беспозвоночных в норах составляют блохи и клещи, рассмотрим сначала их распределение по градиенту влажности почвы в гнезде (табл. 344),

Из этих данных видно, что доля блох выше (30–40%) в сообществах сухих гнёзд с влажностью до 8%. В наиболее влажных гнёздах с влажностью 12.1% и выше доля блох в сообществе не превышает 15%. Гамазовые клещи встречаются в различных условиях, но максимальная доля животных этой группы в сообществе выше в гнёздах с максимальной влажностью (более 12%).

По градиенту влажности блохи заметно не разделяют ресурсов; *N. setosa*, *C. tesquorum*, *O. ilovaiskyi* и *St. breviatus* предпочитают влажность 10,1–12%, *F. semura* более ксерофильна (до 6%). Личинки блох, как и большинство имаго, также предпочитают влажность в 10–12%, а личинки мух ещё более влаголюбивы (10–14%); гамазовые клещи в целом наиболее многочисленны в гнёздах с влажностью 12.1% и более, причем это особенно характерно для *Hi criceti* и *Hl semidesertus*, а более экологически пластичный *Hg citelli* предпочитает влажность 8–10%. *Eu kolpakovae* и *M. matrius* предпочитают наиболее влажные гнёзда (14.4% и более), также как мокрицы, чернотелки и муравьи. Плоскотелки выбирают гнёзда со средней влажностью 8.1–10%, а иксодовые клещи – с высокой – 12.1–14%. Тироглифоидные клещи приурочены к гнёздам с влажностью почвы 10–12%, как и калоеды.

4.3.3.3.6. Заключение к разделу 4.3.3.3

Итак, консорция нор малого суслика содержит более 200 видов организмов только свободно живущих беспозвоночных животных; кроме того, консорция включает растения, микроорганизмы, гельминтов и других эндопаразитов обитателей нор, а также позвоночных животных. Стабильная в своей основе, структура этой консорции постоянно меняется в зависимости от изменения условий.

Таблица 344. Численность беспозвоночных (ИО на 1 гнездо) в зависимости от влажности почвы в гнезде

Вид, группа	Влажность почвы, %					
	2.5–6	6.1–8	8.1–10	10.1–12	12.1–14	14.1 и более
Мокрицы	0.4	0.14	0.7	1.1	1.4	2.2
Пауки	0.2	0.3	-	-	0.11	0.25
Клещи						
тироглифоидные	-	3.87	-	>28.7	-	-
Гамазовые (суммарный ИО)	93.2	55.7	73.2	83.5	121.6	115.7
<i>Hi criceti</i>	н. д.	19.84	0.25	10.12	134.63	51.48
<i>Hg citelli</i>	н. д.	9.44	79.88	11.52	16.52	1.12
<i>Hl semidesertus</i>	н. д.	10.48	1.48	55.87	11.63	62.53
<i>Macrocheles matrius</i>	н. д.	0.48	-	0.72	0.65	0.23
<i>Hypoaspis murinus</i>	н. д.	0.16	-	-	-	-
<i>Eulaelaps kolpakovae</i>	н. д.	0.64	0.5	2.88	-	0.11
<i>Cosmolaelaps gurabensis</i>	н. д.	-	0.75	0.72	-	-
<i>Eugamasus</i>	н. д.	-	0.5	-	-	-
Parasitidae	н. д.	0.64	0.25	0.36	-	-
Phytosejidae	н. д.	-	-	-	-	0.11
<i>Rhipicephalus schulzei</i>	-	0.5	1.33	1.28	8.42	2
Насекомые						
Уховёртки	-	0.14	0.1	0.4	0.5	0.25
Сверчки	-	0.14	-	0.14	-	-
Блохи, личинки	11.4	3.8	10.2	46.7	8.2	8
Блохи, имаго:	61.17	42	15.11	84.14	24.85	43.25
<i>N. setosa</i>	55.6	36.54	11.27	73.03	21.12	37.19
<i>C. tesquorum</i>	1.16	2.39	2.48	2.68	1.49	3.41
<i>F. semura</i>	4.16	3.02	1.12	3.44	2.68	2.41
<i>Ct. breviatus</i>	0.16	-	0.14	1.46	0.67	0.24
В т. ч. жесткокрылые:						
<i>Acinopus</i>	1.4	1.2	1	1.7	0.4	0.5
Прочие чернотелки	-	0.42	0.6	0.3	0.11	2
Стафилины	5.8	17.7	2.8	3.2	2.2	2
Плоскотелки	0.6	1.7	55.3	3	1	1
Калоед	0.4	-	-	1.5	0.67	0.5
Личинки жуков	5.6	2.7	0.6	1.7	2.9	2.5
Муравьи	0.8	3.5	0.4	4.1	3.9	0.5
Мухи, личинки	-	-	-	1.1	1	-
Мошки	1.8	2	1.2	2	2.1	5.2
Всего гнёзд	6	8	9	7	7	4

Максимальное видовое разнообразие гематофагов и численность всех беспозвоночных животных наблюдаются в гнёздах постоянных нор. Так, если в гнёздах число систематических групп обитателей в районе наших работ составляет 28 (из них гематофагов 11), а индекс обилия (ИО, число животных на 1 пробу) – 171.5, то в ходах тех же нор ниже и видовое богатство (18 в. при 7 видах гематофагах), и численность – 13.28. Во временных норах видовое богатство велико (30) за счёт главным образом непаразитических форм (гематофагов 9 видов), тогда как обилие низкое – 8.0. Процент паразитических форм максимален в ходах нор (75.3%), высок он и в гнёздах (69.3), минимален – во временных норах (2.1).

Динамика структуры консорции обусловлена, прежде всего, постоянным изменением численности вида-эдификатора, происходящего под влиянием изменений среды. Норы используются не более двух лет. Находясь вне хозяина на различных стадиях разрушения, они создают изменяющиеся условия для видов-консортов. Исторически более древние поселения малых сусликов насчитывают тысячелетия. Более древние поселения также имеют не только разную протяжённость, структуру нор, химический и структурный состав почвы, но и другие условия по сравнению с молодыми, недавно возникшими поселениями. Состав консорции меняется в зависимости от ландшафта, древности поселения, расположения его в центре или на периферии ареала вида-эдификатора, а также от разовых или постепенных климатических изменений, происходящих в данной местности, воздействия человека и других факторов. Состав консорции зависит также от характера популяции вида-эдификатора. Так, в вымирающей популяции малого суслика по мере уменьшения его роли в биоценозе и роста доминирования других видов изменился состав эктопаразитов, возросла доля чуждых видов за счёт специфических.

4.3.3.4. Факторы, воздействующие на структуру консорций нор малого суслика

Могут быть выделены следующие группы факторов, влияющих на структуру консорции: 1) географические факторы: географическое положение, ландшафт, положение относительно центра ареала вида-эдификатора и изучаемых видов-консортов; 2) эколого-физиологические (абиотические) факторы: длина и глубина нор, создающие своеобразные условия для их обитателей; состав грунта; условия температуры, влажности, прочие физические факторы, характерные для нор; 3) экологические (биотические) факторы: обитаемость норы, состав сообщества, условия конкуренции, обилие и состав хищников, возраст поселений малого суслика, состояние его популяции.

Для оценки особенностей состава фауны всех групп беспозвоночных в постоянных норах с различной глубиной расположения гнезда были проведены расчёты индексов обилия ИО (число представителей группы на 1 гнездо) и информационных показателей перекрытия экологических ниш (Шенброт, 1986) по 6 градациям глубины. В соответствии с результатами оказалось возможным разделить всех животных на три группы: 1) приуроченные к мелким гнёздам (до 50 см): жуки стафилины, муравьи, в меньшей мере блохи *Frontopsylla semura* и *C. tesquorum*. Обилие этих животных уменьшается с увеличением глубины гнезда; 2) приуроченные к гнёздам средней глубины (51–140 см): большинство видов блох, двукрылые, уховёртки, мошки, сверчки, пауки и гмазовые клещи *Haemolaelaps semidesertus*, *Haemogamasus citelli*, *Hirstionyssus criceti* и 3) обитатели, предпочитающие глубоко расположенные гнёзда (140–170 и более см): блоха *N. setosa*, зимующие жуки-плоскотелки, мокрицы. Эти последние животные наиболее многочисленны в самых глубоких гнёздах. Наиболее удалены друг от друга по показателям глубины гнезда (имеют индекс перекрытия ниш менее 0.2) следующие группы: тироглифоидных клещей (вернее, мест с их высоким обилием) избегают пауки, сверчки, преимаго блох, двукрылых, клещ *Hi. criceti*. Аналогичным образом, мест, где часто встречаются стафилины, избегают пауки, клещи *Hg citelli*, блоха *Ct. breviatus*, сверчки. Эти избегания можно объяснить как различием экологических требований, так и взаимоотношениями видов. Расчёт перекрытия экологических ниш по глубине (табл. 347) показал, что максимальное перекрытие

экологических ниш (ПЭН) имеет место у личинок блох и двукрылых, также для сверчков и личинок как блох, так и двукрылых; для блох *F. semura* и *C. tesquorum*. Значительное перекрытие (0.75–0.8) отмечено также для пар гамазового клеща *Hg citelli* с таковым *Hl semidesertus*, а также с блохой *Ct. breviatus* и мокрицами, гамазового клеща *Hi. criceti* с ховёртками, имаго и личинок двукрылых, муравьёв и стафилин.

Для состава населения важна также роль влажности почвы в гнезде, что было показано ранее. В апреле-мае в песках влажность почвы под гнездом составляет $13.6 \pm 0.68\%$ ($n=4$), на глинистых грунтах – $10.07 \pm 0.53\%$ ($n=20$); различия статистически достоверны при $t=2.94$. Блохи наибольшую долю в населении составляют в гнёздах с влажностью 6.1–8%, а численность блох в целом максимальна при влажности 10–12%; основной вид гнезда *N. setosa* предпочитает влажность в 14–17%, а *C. tesquorum* более сухолюбива – 6–8%. Гамазовых клещей много при всех градациях влажности, но больше во влажных условиях, при 12–14%; при этом ту же влажность избирает *Hl. semidesertus*, тогда как *Hi. criceti* и *Eulaelaps kolpakovae* более влаголюбивы (14–17%), а *Hg citelli*, напротив, предпочитает более сухие гнёзда (6–8%). Личинки блох и двукрылых предпочитают гнёзда с влажностью 10–12%. Максимальные показатели обилия групп населения и видов мы разместили в клетках таблицы, где столбцы обозначают градации влажности, а строки – градации глубины гнезда (табл. 344). Большей частью происходит чёткое разделение экологических ниш по этим признакам: оптимальные условия все группы находят для себя в разных клетках таблицы, за небольшими исключениями: вместе встречаются представители пары «хищник-жертва» (стафилины и блоха *C. tesquorum*) и гамазовый клещ *Hypoaspis murinus*; пара, где один из партнёров – афаг – пупарии двукрылых, а другой – калоед *Onthophagus*; пара гамазовых клещей, где один вид – обитательный гематофаг *Hi. criceti*, а другой – необитательный гематофаг *E. kolpakovae*, или же такие далёкие в экологическом плане формы как личинки блох и чернотелка *Acinopus*.

Чаще всего максимумы численности наиболее многочисленных групп приходятся на разные клетки таблицы (т.е. на разные сочетания условий). Так, два вида блох *F. semura* и *C. tesquorum* предпочитают сходные глубины гнезда до 50 см, но разделены по влажности почвы: первый вид предпочитает более сухие гнёзда (до 6%), а второй – более влажные (10–12%). Блохи *N. setosa*, *Ct. breviatus*, *C. tesquorum* предпочитают одну и ту же влажность, но разделяются по глубине: максимум численности *N. setosa* приходится на гораздо большую глубину (141–170 см); *Ct. breviatus* предпочитает среднюю глубину (51–80 см), а *C. tesquorum* чаще встречается в наиболее мелко расположенных гнездах. Многочисленные виды гамазовых клещей *Hi. criceti* и *Hg citelli* предпочитают глубину гнезда 51–80 см, но по влажности максимумы видов разделены: *Hi. criceti* наиболее влаголюбив (12.1–14%), *Hg citelli* более сухолюбив (8–10%), а *Hl. semidesertus* предпочитает наиболее глубокие и увлажнённые гнёзда.

Для состава населения гнёзд существенны погодные условия года и сезона, а также состояние популяции вида-эдификатора. Отмечено, что в Волго-Уральских песках (1950–1983 гг.) в гнёздах малого суслика наблюдается максимальная доля *N. setosa* и минимальная – *C. tesquorum*, если погода в апреле-июле максимально влажная. При прохладной и средней по влажности погоде возрастает доля второстепенных видов блох *C. tesquorum*, *Stenophthalmus pollex* и *Oropsylla ilovaiskyi*. В жарких сухих условиях увеличивается доля блохи *F. semura* и блох песчанок.

4.3.4. Заключение к разделу 4.3. о консорции нор малого суслика

Сообщество животных в норе малого суслика – сложная организованная система, где экологически и статистически закономерно обусловлены количество, экологический облик видов, определённое их соотношение. Размещение каждой особи и численности групп не случайны, но определяются экологическими требованиями, с одной стороны, и взаимоотношениями с другими членами ценоза, ролью особи или группы в сообществе – с другой. Однако адаптации не жёстки, в сообществах сохраняются конкурентные

Таблица 345. Перекрывание экологических ниш (ПЭН) беспозвоночных по глубине гнезда (выделены показатели перекрывания ниш более 0.7)

<i>Hi criceti</i>	-	<i>Hicriceti</i>	<i>Hl semide-sertus</i>	<i>Hg citelli</i>	Блохи	Личинки блох	Тирогл. клещи	Уховёртки	Мокрицы	Пауки	Стафил. ины	Чернотелки	Мошки	Муравьи	Сверчки	Личинки двухкрылых
	0.39	-	0.39	0.39	0.16–0.55	0.54	0.02	0.77	0.36	0.21	0.43	0.27	0.74	0.31	0.53	0.75
<i>Hl semide-sertus</i>	-		-	0.77	0.53–0.67	0.56	0.35	0.55	0.69	0.26	0.43	0.27	0.80	0.44	0.46	0.25
<i>Hg citelli</i>	-			-	0.78–0.425	0.54	0.02	0.77	0.36	0.21	0.43	0.27	0.53	0.57	0.53	0.75
Блохи					-	0.40–0.82	0.22–0.52	0.40–0.55	0.49–0.74	0.17–0.74	0.06–0.19	0.45–0.63	0.25–0.38	0.22–0.73	0.40–0.58	0.28–0.51
Личинки блох						-	0.14	0.66	0.34	0.52	0.28	0.15	0.68	0.17	0.66	0.82
Тирогл. клещи							-	0.17	0.36	0.01	0.27	0.33	0.35	0.47	0.15	0.04
Уховёртки								-	0.40	0.26	0.21	0.21	0.68	0.23	0.57	0.73
Мокрицы									-	0.05	0.27	0.40	0.66	0.40	0.25	0.37
Пауки										-	0.19	0.26	0.39	0.26	0.68	0.49
Стафилины											-	0.21	0.30	0.21	0.19	0.21
Чернотелки												-	0.47	0.21	0.06	0.08
Мошки													-	0.31	0.58	0.61
Муравьи														-	0.13	0.56
Сверчки															-	0.80
Личинки двухкрылых																-

Таблица 346. Распределение максимальных показателей обилия основных групп членистоногих в зависимости от глубины и влажности почвы в гнезде суслика

Глубина гнезда в см	Влажность почвы в процентах					
	До 6	6.1–8	8.1–10	10.1–12	12.1–14	14.1–16
До 50 см		<i>Hy murinus</i> <i>C. tesquorum</i> Staphilinidae	<i>F. semura</i>	<i>M. matris</i>	Formicidae	
51–80			<i>Cosm. gurabensis</i>	<i>Ct. breviatus</i>		Oniscoidea
81–110	<i>Rh. schulzei</i>	<i>Hg citellus</i>	плоскотелки	<i>Onthophagus</i> Пупарии мух	<i>Hi semidesertus</i>	<i>El. kolpakovae</i> <i>Hi criceti</i>
111–140			Parasitidae	<i>Acinopus</i> Личинки блох	Dermaptera	Simuliidae
141–170						Tenebrionidae
171–200		<i>N. setosa</i>				

отношения, позволяющие быстро занимать экологические ниши, если они пустеют по тем или иным причинам. Представленная схема структуры консорции нуждается в дальнейшем дополнении и совершенствовании, в частности, в разработке схемы связей беспозвоночных с хозяином на самом суслике, а также схемы связей на курганчике, в системе нор. Дальнейших детальных исследований требует и вопрос о факторах, воздействующих на структуру консорции.

4.4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ 4 – «ЗАВИСИМЫЕ СООБЩЕСТВА»

Зависимые сообщества, как правило, основаны на пищевых связях, что влечёт за собой сходство территориальных, биотопических, временных и эколого-фаунистических предпочтений. В итоге численность и соотношение видов, составляющих зависимые сообщества, их территориальное размещение и распределение, динамика во времени тесно взаимосвязаны. Виды – потребители могут быть крупнее, чем виды – источники питания, как в сообществе «хищник – жертва», или могут быть мельче, чем виды – источники пищи, как в сообществах «паразит – хозяин» или «возбудитель инфекции – теплокровный носитель» в системе «возбудитель инфекции – теплокровное животное», но во всех случаях виды – потребители сильнее зависят в своей численности и видовом составе от источника питания, чем источник питания – от видов-потребителей. Реакции на изменение численности и видового разнообразия компонентов взаимосвязанных ценозов могут быть разделены во времени (отсроченная реакция, например, численности четвероногих хищников от численности жертв). Во всех случаях число потребителей и источников питания может быть разнообразным по числу видов, но каждый вид из числа и потребителей и источников питания имеет свой круг в различной степени предпочитаемых партнёров. При изучении взаимосвязей ареалов источников питания и их потребителей выявлено два типа взаимодействий при множестве промежуточных форм: 1) монодоминантный тип потребителя – когда один или пара видов потребителей сохраняют свою специфичность и доминирование на протяжении всего ареала вида – источника питания. Примером может служить малый суслик с его потребителями – хищниками-специалистами – степным орлом

и степным хорём и блохами – паразитами *N. setosa* и *C. tesquorum*. 2) полидоминантный тип потребителя, когда ареалы потребителей сменяются на протяжении обширного ареала источника пищи. Примером могут служить большая песчанка или краснохвостая песчанка, на протяжении ареалов которых несколько видов и подвидов блох сменяют друг друга в качестве доминантов в сообществе блох – паразитов зверька.

Подобно генералистам и специалистам у хищников, среди блох имеются виды – специфические паразиты какого-либо хозяина, встречающиеся почти без других видов паразитов (моно- и олиго-ксены), или виды широко адаптированные к большому кругу хозяев, как и виды-генералисты среди хищников. Обычно такие паразиты, как и хищники-генералисты, имеют широкий набор видов, составляющих для них источник пищи (среди блох это плейо- и поли-ксенные виды).

Как и в пространстве, так и во времени также отмечена тесная зависимость колебаний численности потребителей от видов – источников питания, а резкое снижение численности последних в каком-либо районе может привести к снижению или даже полному исчезновению вида-потребителя. Примером может служить почти полное исчезновение степного орла на большей части ареала, что связано со значительным снижением, а местами даже исчезновением малого суслика, что произошло в результате глобального потепления, имевшего место в 50–80-х гг. XX столетия. Специфические виды блох малого суслика также практически исчезли из Волго-Уральских песков после того, как оттуда исчез сам малый суслик. Аналогичным образом установлено тесное сходство экологических предпочтений для абиотических условий у видов – потребителей и видов – источников питания.

Взаимные адаптации видов-партнёров и разнообразие предпочтений создают гибкую систему, хорошо приспособленную к колебаниям в окружающих условиях. Благодаря гибкости связей, перключению одних партнёров на другие зависимые системы устойчиво существуют и максимально используют пищевые ресурсы в самых мелких их градациях, что особенно заметно при рассмотрении консорций, даже таких, казалось бы, небольших, как биоценоз нор малого суслика. В сообществах невозможно найти ни одной свободной экологической ниши, они заполнены полностью во всей системе пространства и времени. Подобно сети в море, взаимосвязи кольшутся под влиянием волн, ветров и течений, но в основном сохраняют свою структуру и функцию.

ГЛАВА 5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ О СТРУКТУРЕ И ДИНАМИКЕ СООБЩЕСТВ

5.1. ОТНОСИТЕЛЬНО НЕЗАВИСИМЫЕ СООБЩЕСТВА

5.1.1. Многовидовые относительно независимые сообщества

Из содержания предыдущих глав можно видеть, что состав фауны не случаен, а жёстко экологически обусловлен наличием и биомассой существующих ресурсов. Как уже отмечалось, в многовидовых относительно независимых сообществах всегда можно выделить ранги по обилию видов – наличие фоновых (массовых), многочисленных, обычных, редких и очень редких видов, а также группу широко распространённых видов. Рассмотрим особенности этих рангов.

Фоновые (массовые) виды используют наиболее многочисленные и наиболее вероятные ресурсы сообщества. Так, они питаются наиболее многочисленными и наиболее продуктивными видами растений или животных, на территории обитают обычно в наибольшем числе местообитаний, для них оптимальны наиболее протяжённые биотопы, наиболее типичные, часто встречающиеся типы погодных и всех абиотических условий. Фоновые виды наилучшим образом адаптированы к данному ландшафту или группе ландшафтов, численность этих видов высока, воспроизводство популяций надёжно обеспечивает устойчивое их существование в течение периода существования данного ландшафта или природной зоны, независимо от жизненной формы или экологической стратегии вида. Фоновые виды – виды эдификаторы многовидовых территориальных сообществ. Набор массовых (фоновых) видов не меняется в течение десятков, а, скорее всего, и сотен, и тысяч лет, пока коренным образом не изменится характер ландшафта.

Как правило, годы с высокой численностью фоновых видов располагаются в центре климатического поля местности, т.е. подъёмы численности этих видов происходят в типичных для местности условиях.

Обычно фоновые виды принадлежат к разным систематическим группам и разным жизненным формам, вследствие чего не конкурируют друг с другом, за исключением редких случаев крайнего дефицита ресурсов (например, уничтожение растительности вследствие массового размножения степных пеструшек в 50-х годах XX столетия, когда травянистая растительность на юге области была уничтожена на больших площадях, что создало пищевую конкуренцию между видами-зеленоядами, или антропогенные воздействия в виде повышенной пастбищной нагрузки из-за выпаса скота). Конкурентные условия для близких в систематическом отношении фоновых видов могут сложиться также по границам природных зон (например, сухая степь – полупустыня), где сталкиваются эти два вида. Примером могут служить два вида: малый суслик, фоновый вид полупустыни и рыжеватый – фоновый вид сухой степи Северного Казахстана. В некоторых участках совместного проживания эти виды могут конкурировать за территорию.

Фоновые виды имеют максимальную константность. Существовая на одной и той же территории в пределах определённой природной зоны, в одних и тех же биотопах, они близки по климатическим предпочтениям, но обычно различаются по характеру питания, образу жизни. Так, малый суслик, домовая мышь, сайгак – потребители растительности полупустыни, но различаются по стратегии поиска пищи, преобладанию различных частей растений в питании и в некоторой степени – по видовому составу потребляемых растений (см. предыдущие разделы). Так, суслики относительно мало подвижны, выедают зелёную массу и семена растений в пределах своих индивидуальных участков. Из-за наличия зимней спячки суслики потребляют растительность только в весенне-летний сезон. Суслики обладают относительно большой продолжительностью жизни и сниженной динамикой численности. Домовая мышь, ввиду мелких размеров может довольствоваться небольшим количеством пищи, питаться очень мелкими семенами, которые не привлекают (или не спасают) других животных, существовать в условиях малого количества ресурсов как

пищи, так и со стороны температуры и влажности, когда другие формы выживают с трудом, поэтому она переживает бескормные периоды зим и засух легче многих других видов. Однако питается домовая мышь высококалорийными кормами – главным образом семенами, которые обильны лишь в отдельные сезоны года, поэтому для неё важны активный поиск пищи и миграции в более кормные биотопы и станции переживания (более влажные участки, жилища человека, скирды и т.п.). Хорошее обоняние, подвижность, способность лазить по стеблям растений, мелкие размеры, круглосуточный, преимущественно ночной образ жизни, популяционная r-стратегия позволяют домовой мыши находить достаточно редкий необходимый ей корм, избегать усиленного выедания хищниками, поддерживать существование популяции в нестабильных суровых условиях глинистой полупустыни и стабильно оставаться там фоновым видом мелких грызунов.

Наконец, сайгак – одна из самых крупных современных форм диких млекопитающих полупустыни. Сайгак нуждается в обильном клетчатковом зеленом корме. Рациональное использование этим видом пастбищ состоит в постоянных дальних перемещениях (смена пастбищ) даже в течение одного сезона. Зеленоядный тип питания сопряжён, как и у сусликов, с дневным типом активности. Вид отличается среди трёх фоновых видов зверей полупустыни максимальным долгожительством и наиболее устойчивой численностью. Для него характерна K-стратегия выживания.

Фоновые виды имеют преобладание длиннопериодных (порядка 9 лет и более) циклов в динамике численности. Это было выявлено нами и на домовой мыши, и на малом суслике. Фоновыми видами обычно бывают в центре ареала вида (в его оптимальной части), где занимают центры климатических полей тех мест, где обитают. Там они, как правило, достаточно эвритопны. Как правило, фоновые виды занимают своё господствующее положение в сообществе всегда, не уступая его другим видам в течение десятков и более лет, возможно, тысячелетий, как то следует из анализа ископаемых остатков. Так, по данным А. И. Дмитриева (2001), в глинистых ландшафтах Узенского палеоценоза доля костей малого суслика остаётся относительно стабильной от позднего плейстоцена (68%) к ранне-среднему голоцену (58.9%) и далее – к позднему голоцену, несколько возрастая (88.5%). Аналогичные характеристики отмечены для преимущественно полупустынного Черноземельского палеоценоза. Относительно песчано-пустынных палеоценозов юга области картина иная. Здесь доля обоих видов песчанок увеличивается от начала периода наблюдений (средний и поздний плейстоцен) к раннему, затем позднему голоцену и далее – к современности, что соответствует большим изменениям песчаных ландшафтов прежде всего под влиянием колебаний уровня Каспийского моря (трансгрессии-регрессии). В последние несколько десятилетий XX века (30-годы и позже) стабильность фоновых видов была гораздо более определённой.

Для фоновых видов характерна независимость динамики численности, а взаимная синхронность процессов многолетних изменений численности в отдельные отрезки времени объясняется колебаниями обилия какого-либо дефицитного лимитирующего ресурса, например, увлажнения в периоды засух.

Многочисленные виды имеют достаточно высокую (а в отдельные периоды и очень высокую) численность. Они более специализированны, чем фоновые виды. Могут сильнее конкурировать за территорию, биотопы, пищевые ресурсы. В одной и той же местности они часто различаются по предпочтению тех или иных климатических условий, так что оптимумы абиотических условий для них находятся в разных частях климатического поля области, в отличие от фоновых видов. Так, из грызунов в глинистой полупустыне два наиболее многочисленных вида тушканчиков – большой и малый – разделяют экологические ниши по питанию (большой тушканчик более всеяден), а также по климатическим предпочтениям: большой тушканчик имеет более северный, степной экологический облик, а малый – более южная форма, он более семенояден, более приспособлен к аридным условиям. Важным для структуры сообщества является то, что здесь (глинистая полупустыня) в группу многочисленных видов включается хищник – потребитель массовых и прочих видов млекопитающих – степной хорь. В песчаной пустыне к многочисленным относится

полуденная песчанка – семенная вид, приуроченный к массивам разбитых песков, во влажных ландшафтах – водяная полёвка. Многочисленные виды также успешно разделяют экологические ниши прежде всего по питанию и, как правило, не конкурируют друг с другом ни за какие ресурсы. Расположение лет с высокой численностью в климатическом поле региона может совпадать для многочисленных и массовых видов. К одной и той же (или близкой) жизненной форме среди многочисленных видов может принадлежать несколько видов (например, полёвки, мыши).

Константность этих видов ниже, чем фоновых. Многочисленные виды используют также типичные и достаточно стабильные для местности, но более редко встречающиеся ресурсы. В силу этого для них существенное значение приобретают климатические аспекты местности, когда для определённого набора климатических характеристик года оказываются характерными особые, специфические аспекты фауны. Обычно в прохладные, влажные годы преобладают виды более северного экологического облика, а в жаркие и сухие – виды, экологически адаптированные к более южным ландшафтам.

Динамика численности многочисленных видов обычно достаточно устойчива, в соответствии с типом популяционной стратегии данной жизненной формы. В многолетней ритмике численности чаще встречаются более короткопериодные, чем у фоновых видов, циклы. Из-за сходства некоторых близких жизненных форм выше, чем у фоновых, уровень синхронности в динамике численности (например, степные полёвки, малые песчанки и др.). Среди многочисленных видов могут встречаться жизненные формы – представители соседних, не очень резко отличающихся по условиям, ландшафтов или природных зон. Например, группа обыкновенных полёвок, представителей степной зоны, многочисленна и в полупустыне.

Обычные виды отличаются большей специализированностью, приспособленностью к неким, отклоняющимся от стандартных и довольно редко встречающимся погодным условиям или к каким-либо не массовым, но и не редким видам кормов. Эти виды потребляют стабильно имеющие место и довольно часто встречающиеся условия и ресурсы: в глинистой полупустыне это могут быть роющие виды, поедающие в основном подземные части растений, более глубоко, чем это доступно наземным грызунам, расположенные в толще земли (слепушонка) или вид-зеленояд степная пеструшка с «пульсирующей» численностью, появляющийся в заметном количестве лишь в отдельные, отличающиеся особыми условиями влажности, периоды. В годы высокой численности этот вид составляет заметную конкуренцию по питанию для массовых видов глинистой полупустыни – суслика, копытных. По северной окраине Волго-Уральских песков это грызуны – псаммофилы. Во влажных ландшафтах к обычным принадлежит семенная малая лесная мышь, имеющая несходные с домовый мышью экологические предпочтения, в целом более северный экологический облик, отличный от домовый мыши ход жинамики численности и отличные от домовый мыши основные факторы, влияющие на динамику численности. В некоторых условиях виды могут конкурировать за территорию и пищевые ресурсы, что было отмечено при заселении лесной мышью искусственных лесонасаждений на Джаныбекском стационаре.

Редкие и очень редкие виды – потребители в той или иной мере малых ресурсов. С одной стороны, это виды, использующие незначительные по площади, но характерные для местности ресурсы: биотопы, корма, абиотические условия. Это пегий пугорак и соответствующая энтомофауна в разбитых песках песчаной части области, мышь – малютка, полёвка – экономка, бурозубки в тростниках и прибрежной растительности вдоль рек и озёр и др. Иногда это исторические реликты (гигантский слепыш).

Редкие и очень редкие виды используют в пищу редкие виды пищевых ресурсов (дисперсные ассектаторы в пространстве) или же появляются в заметном количестве лишь в отдельные годы, тогда как в большую часть лет их присутствие практически незаметно (дисперсные ассектаторы во времени). Эти виды обычно заселяют узкие, специализированные экологические ниши: выхухоль – обитатель определённого типа берегов водоёмов, питающаяся водными беспозвоночными; мышь-малютка, нуждающаяся в гигрофильных

условиях и высокотравье; косуля и рыжая полёвка связаны с лесными ландшафтами и т.п. Динамика численности этих видов, как правило, довольно стабильна и поддерживается на низком уровне из-за недостатка ресурсов. Часто эти виды вырабатывают L-стратегию выживания, позволяющую поддерживать выживание популяции на низком уровне численности.

С другой стороны, это виды, населяющие вновь появившиеся, пока мало распространённые или исчезающие в силу каких-либо, естественных или антропогенных изменений ландшафтов экологические ниши. Примером может служить краснохвостая песчанка, проникшая в область с юга. Её распространение ограничивается, по-видимому, климатическими условиями существования, т.к. она продвигается на север не столь быстро, как большая песчанка. Лишь в последнее десятилетие XX века, в конце сухого и тёплого климатического цикла условия области стали для этого вида приемлемыми. То же можно сказать и о видах хищников (шакал, степной кот). В то же время, исчезновение должных условий, характерных для, например, степного сурка, привело, наряду с антропогенными факторами, к его вымиранию на территории области.

Среди *широко распространённых* видов большей частью преобладают виды с широким спектром питания, склонные к синантропии (домовая мышь, серая крыса), приспособленные к широко распространённому виду пищи независимо от ландшафта (например, веточный корм – заяц-русак), а также хищники, потребители позвоночных животных, высокое обилие которых не может быть достигнуто из-за недостатка пищевых ресурсов. Это подвижные псовые (лиса, корсак, енотовидная собака, волк, шакал) или единично встречающиеся представители некоторых куньих (перевязка) и кошачьих (степная кошка).

Между рангами животных, играющих разную роль в структуре биоценоза, возможны переходы, когда вид постепенно переходит из фоновый (массовый) вида в ранг многочисленных, затем обычных и редких видов из-за изменения условий. Такое произошло с малым сусликом на территории Волго-Уральских песков. Большая песчанка, некогда (в среднем и позднем плейстоцене) в глинистых ландшафтах Узенского палеоценоза (Дмитриев, 2001) была обычным видом, в последующие эпохи снизила свой статус до редкого, но стабильно встречающегося, вида, а в современности (в последние века) исчезла с территории области; затем, уже во второй половине XX века она вновь сюда проникла и достигла статуса обычного для юго-восточной части области вида. Серая крыса, также в силу увлажнения климата в полупустыне и сокращения объёмов дератизации перешла из группы редких в группу обычных видов. Виды, использующие малоресурсные ниши, обычно узко специализированы, узко распространены в пространстве, имеют более низкую константность и мало конкурируют друг с другом.

В процессе естественных циклических и ациклических природных и антропогенных воздействий происходят колебания благоприятности условий для разных видов, вследствие чего виды перемещаются из ранга в ранг, что обычно не касается фоновых видов, которые сохраняются стабильно. Даже трансгрессии и последующие регрессии уровня Каспийского моря и сменявшие друг друга процессы восстановления биоценозов не привели к изменениям состава фоновых видов на изучаемой территории в течение голоцена, кроме постепенного вымирания жёлтой пеструшки, произошедшего, по-видимому, вследствие климатических изменений (постепенное потепление). Состав группы многочисленных видов также довольно стабилен, хотя может меняться в более короткие промежутки времени, особенно при массовых размножениях видов – г-стратегов (например, полёвок). Низшие ранги – обычных, редких и очень редких видов – более подвижны и уязвимы, состав их меняется постоянно, на протяжении сотен и десятков лет, а иногда и в более короткие периоды. Для периодов в несколько десятков лет и менее характерны колебания в количественных соотношениях многочисленных видов.

Благодаря описанной структуре сообщества мелких млекопитающих постоянно и закономерно колеблются по составу и численности входящих в них видов в соответствии с изменениями условий, что обеспечивает стабильность сообщества в целом.

Итак, для сообщества обычно характерна такая структура группы массовых видов, когда к одной жизненной форме относится один вид. То же сохраняется и в других рангах – мно-

гочисленных и обычных видов; в группе редких видов различия жизненных форм могут быть менее значительны, но также существуют. Для каждого ранга, особенно массовых и многочисленных видов, характерна такая структура, когда в составе ранга имеется набор наиболее важных и наиболее резко различающихся жизненных форм, причём различия для массовых видов наиболее радикальны. В каждой из рассмотренных нами природных зон в пределах области в ранг массовых видов входит один зеленоядный, один семеноядный вид грызуна и один вид хищника-энтомофага. Как правило, это виды с широким экологическим диапазоном. Среди многочисленных видов уже могут встречаться виды, экологически сходные (например, тушканчики в глинистой полупустыне) или довольно специализированные (водяная полёвка в пойменных интразональных ландшафтах). Среди многочисленных видов появляется и хищник – потребитель позвоночных животных (хорь), численность которого должна быть ниже, чем его жертв. Среди обычных встречаются виды, занимающие на изучаемой территории узкую экологическую нишу в пространстве (водяная полёвка) или во времени (степная пеструшка). Среди обычных видов встречаются специализированные формы – например, псаммофилы жёлтый суслик, пегий поторак и мохноногий тушканчик в песчаной пустыне. Среди редких и особенно очень редких видов всё чаще встречаются специализированные формы (гигантский слепыш, степная мышовка, ондатра, мыш-малютка) или виды на краю географического или экологического ареала (байбак, толстохвостый тушканчик, большая и краснохвостая песчанки, полёвка-экономка, бурузубки, полевая мышь, общественная полёвка).

В сухо-степных географических районах отмечено 47.8% зимоспящих видов, в глинистой полупустыне – 62.5%, в песчаной пустыне – 45.5%, в интразональных влажных местообитаниях – всего 11.1%. Эта особенность отражает совокупную обеспеченность ресурсами видов в различных ландшафтах. Повышенную долю зимоспящих видов для степи и глинистой полупустыни по сравнению с другими ландшафтами как адаптацию к выживанию при сезонном дефиците кормов отмечал ещё А. Н. Формозов (1987).

Для каждого типа ландшафта характерна структура из 2–3 видов близкого экологического облика – один массовый или многочисленный, другой – обычный, третий – редкий или очень редкий. Это можно проследить на семействе беличьих: массовый вид – малый суслик, обычный – жёлтый в песках, обычный и редкий – большой суслик, очень редкий – сурок-байбак. То же можно проследить и на представителях других семейств. Некоторое нарушение этой закономерности можно видеть среди тушканчиков, где два вида относятся к многочисленным в одной ландшафтной зоне (глинистая полупустыня). Анализ разделения экологических ниш между близкими видами по питанию, а также в географическом, ландшафтном, временном (многолетнем) аспектах проведён на группе тушканчиков в разделе о гильдиях. Анализ показал, что в этой группе, также как и среди песчанок, полёвок происходит успешное разделение ресурсов по этим экологическим аспектам. В разных группах грызунов разделение ресурсов всегда имеет свои особенности, с преобладанием ведущей роли в разделении ресурсов разных экологических факторов. Нередко в группе экологически близких видов прослеживается, что более крупные виды встречаются реже, чем более мелкие (см. гильдии беличьих, гигрофильных полёвок, хищных).

Структура многовидового сообщества предопределяет, таким образом, набор видов и их численность. Основные особенности структуры сообщества в изучаемых условиях: ядро сообщества в масштабе административной области составляют массовые виды на плакорных ландшафтах – из грызунов это обычно два вида с разной жизненной стратегией: 1) мелкий, короткоживущий, с резко меняющейся численностью семеноядный и синантропный вид домовая мышь и 2) более крупный и долговечный, с более устойчивой численностью, со смешанным растительным питанием малый суслик. Такая структура устойчива и сохраняется из года в год независимо от колебаний внешних условий. Смена доминантов на плакорных ландшафтах происходит только на уровне многочисленных видов: в некоторые, не часто встречающиеся годы с особыми условиями увлажнения и развития растительности среди многочисленных видов появляются полёвки – степные пеструшки, восточно-европейские полёвки, а на западе и крайнем юго-востоке области –

общественная полёвка. В интразональных увлажнённых ландшафтах, в силу небольшой их площади, массовые виды – ядро сообщества – оба мелкие и короткоживущие, с резкими колебаниями численности домовая мышь и обыкновенная полёвка, при этом один вид (домовая мышь) преобладает в годы засушливые и со средним режимом увлажнения, а другой вид (обыкновенная полёвка) увеличивает численность в годы и после лет в повышенном увлажнении (см. разделы о гильдиях и видах). Здесь виды-доминанты сменяют друг друга.

5.1.2. Маловидовые относительно независимые сообщества (гильдии)

Гильдии мы понимаем как систематически и экологически близкую группу видов, обитающую совместно и использующую сходные ресурсы. В состав гильдии обычно входит 1–5 видов. Эти виды близки между собой во всех отношениях, поэтому разделение экологических ниш между ними носит сложный характер. Мы рассмотрели разделение экологических ниш в гильдиях наземных беличьих, малых песчанок, тушканчиков, полёвок, хомяков, мышей и мелких насекомоядных (см. соответствующий раздел о гильдиях).

Совокупность видов в гильдии охватывает, как правило, весь диапазон необходимых для группы условий из числа предоставляемых данной местностью. При этом чаще всего в гильдии выявляется лидер – вид, наилучшим образом адаптированный к наиболее часто встречающимся вариантам комплекса необходимых условий и дублёры, которые адаптированы к более малочисленным, реже встречающимся, но также характерным для местности ресурсам. На примере двух видов малых песчанок было показано, что низкая вероятность конкуренции (совместного использования, перекрывания экологических ниш) достигается только совокупностью вероятностей использования разных ниш. Небольшие различия вероятности перекрывания ниш, имеющие место в большом наборе ниш, ведут в совокупности к почти полному разделению ресурсов между видами.

В разных гильдиях разделение ниш достигается разными способами. Так, для гильдии наземных беличьих наибольшее значение имеет разделение территории обитания, для полёвок – колебания климатических условий и отсюда – разделение ниш во времени (по годам), у тушканчиков – пищевые, территориальные, биотопические, климатические предпочтения, у хомяков – связанные с природными зонами и климатические предпочтения. Имеют также значение различные варианты стратегий размножения и выживания. В том случае, когда условия среды наиболее стандартны, типичны, процветает вид-лидер; если условия отклоняются от нормы, но в пределах часто встречающихся отклонений, это благоприятно для тех или иных дублёров, в если это редчайшее отклонение среды от нормы (например, сильная засуха или необычное похолодание), то это отклонение способствует процветанию и, может быть, вспышке численности более редкого вида-дублёра.

Таким образом, во всех категориях условий гильдия оказывается представленной в сообществе. Это осуществляется в разных географических вариантах местности и в условиях годовых колебаний ресурсов, связанных, прежде всего, с климатическими условиями, часто с условиями, исторически сложившимися из-за последовательного сочетания тех или иных условий (например, вспышки численности полёвок после большого количества осадков в течение двух лет в определённые сезоны года). Эти изменения в гильдиях становятся основой формирования климатических аспектов фауны в многовидовых сообществах млекопитающих.

Благодаря описанному механизму достигается: 1) наиболее полное использование ресурсов сообщества; 2) периодические колебания численности видов обеспечивают динамику и обновление генофондов популяций, что позволяет повысить адаптированность видов и приводить виды в соответствие с меняющимися условиями среды, поддерживать существование сообществ на протяжении десятков тысяч лет.

Кроме гильдий могут быть выделены относительно независимые сообщества в отдельных местообитаниях и в отдельные годы. Здесь видовое богатство и численность сочле-

нов сообщества зависит от конкретного богатства ресурсов: бедные ресурсами условия обитания (биотоп, год) в степях или полупустыне характеризуются присутствием 1–2 представителей каждой гильдии и низкой их численностью; иногда из состава сообщества выпадают целые гильдии. Так, на плакорах в глинистой полупустыне изучаемого региона обитает по два представителя наземных беличьих: на западе сурок байбак и малый суслик, на юге – жёлтый и малый суслики, на востоке – малый и рыжеватый суслики, 1 вид мышей, 1 вид полёвок, и лишь в редкие годы это число возрастает до трёх видов и т.д. Сообщества пойм рек богаче ресурсами, и видовое богатство гильдий, численность видов здесь выше.

Открытые, бедные ресурсами территориальные выделы обычно имеют большую площадь и являются местом расселения, где обитают размножившиеся виды в периоды массового размножения, в благоприятные для них периоды. В остальные периоды численность и видовое богатство этих выделов минимально. Стациями переживания для животных открытых пространств обычно служат понижения рельефа с лучшими увлажнением и растительностью, а также берега водоёмов. В силу своего вытянутого характера, большей продуктивности растений и защитной ценности береговые биотопы имеют более богатое собственное население (по числу видов и обилию особей), а также часто служат местами, куда животные открытых пространств вселяются в неблагоприятные периоды. Численность здесь выше и стабильнее. В последние годы, с ростом плотности населения на изучаемой территории всё большее значение приобретают антропогенные местообитания (жилища и поселения человека, его поля, посевы, посадки деревьев и сады, ирригационные сооружения и др.), которые также являются стациями переживания, роста численности и путями расселения для ряда видов. Все типы местообитаний имеют своё место в системе использования животными ресурсов природы, они тесно связаны друг с другом, и в своей совокупности необходимы для существования животных.

5.1.3. Одновидовые относительно независимые сообщества

На значительной территории одновидовые сообщества представлены системой популяций видов. В каждом конкретном месте эти сообщества представлены популяциями видов. К популяции мы приравниваем экологически и генетически единое поселение вида на площади, близкой к территории стационара в 100–300 кв. км, преимущественно в пределах одной природной зоны. Динамика одновидовых сообществ складывается из динамики популяций и динамики взаимоотношений между популяциями. Так, для малого суслика на изучаемой территории выделены популяции в области видового оптимума (стационары Джамбейта, Фурманово), субоптимума (стационары Чапаево, Кисык-Камыш и др.), субпессимума (стац. Тайпак) и пессимума (стационары Южного песчаного района, Кызыл-Капкан, Новая Казанка). Вследствие колебания условий популяции из области, например, субоптимума могут переходить в область субпессимума, пессимума и вообще исчезнуть (малый суслик в Волго-Уральских песках) или, напротив, перейти из области субоптимума в область оптимума (малый суслик на севере области или на стац. Чапаево в отдельные периоды лет). В процессе истории вида одни популяции отмирают, другие, в благоприятном периоде и месте начинают процветать, расширяя ареал. За счёт этого происходят пульсации, изменения границ и кружева ареала. Изменение кружева ареала происходит постоянно в процессе жизни популяции. С годами, если возникают направленные тенденции в колебаниях численности и изменениях кружева ареала, происходит смещение границ ареала вида, что наблюдалось за 70 лет мониторинга территории области для многих видов (см. разделы о географии видов).

Динамика и основные факторы динамики одновидовых сообществ млекопитающих во времени рассмотрены нами на примере малого суслика, песчанок, полёвок, мышей.

Одновидовые сообщества приспособлены к потреблению флуктуирующих ресурсов через выживание, прирост, динамику численности, сезонную и суточную, а также мигра-

ционную активность, поло-возрастной состав популяции, колебания в питании и в том или ином преферентуме и устойчивости к внешним физическим воздействиям. Гармоники многолетней динамики численности видов обычно близки к гармоникам многолетней динамики важных для вида ресурсов среды. Пики численности происходят в условиях оптимального сочетания важных для вида ресурсов.

Выявлены особенности популяций из различных частей ареалов, установлена связь с их географическим положением (например, широта местности, близость к Каспийскому морю и т.п.), когда условия температуры и увлажнения существенно меняют условия зимовки, роста и выживания молодняка, характер сезонной и суточной активности. Особенно резко это проявляется у млекопитающих с зимним перерывом активности. Происходит смещение во времени сроков спячки, длины различных фенологических периодов, возникают «окна» в сезонной и суточной активности из-за жары и иссыхания кормовых растений.

Рассмотрены также особенности обитания животных в разных частях ареалов с разным уровнем оптимальности, что выражается не только в уровне численности, но и в наиболее полном соответствии внешних условий экологическим требованиям вида, численность имеет цикличность, колебания её минимальны. Устойчивее, чем в пессимуме, целый ряд экологических параметров, а размножение, как правило, имеет сниженный уровень, большая часть энергетических ресурсов расходуется на благосостояние особей. Если в оптимуме ареала популяционные адаптации направлены на то, чтобы вид становился всё более приспособленным к наиболее типичным для него условиям и образу жизни, то на периферии ареала адаптации возникают к изменённым условиям и, как отмечал Э. В. Ивантер, на периферии ареала чаще возникают новые формы (внутривидовые и новые виды).

5.2. ЗАВИСИМЫЕ СООБЩЕСТВА

5.2.1. Сообщества типа «Хищник-жертва»

Рассмотрение подобных связей позволяет заключить, что массовые виды хищников обычно потребляют массовые виды жертв. Одной и той же группе жертв обычно соответствует пара «наземный и пернатый хищник», что обеспечивает наиболее полное использование ресурса. Богатству экологических ниш и стратегий поддержания численности жертв соответствует богатство видов хищников с разными стратегиями охоты и выживания. Так, орлы высматривают сверху крупную добычу, охотясь за относительно крупными жертвами (падаль копытных животных – орёл – могильник; суслики – степной орёл). Для них характерна относительная стабильность кормовой базы, а отсюда – К-стратегия выживания. Более мелкие пернатые хищники – луны, канюки, пустельги планируют или трепещут в воздухе, высматривая ближе к земле более мелкую добычу – песчанок, полёвок, мышей; свою стратегию охоты за мелкими зверьками имеют и ночные пернатые хищники. В обоих случаях из-за флуктуаций численности мелких зверьков стабильность кормовой базы этих хищников низкая, чему соответствует более подвижная стратегия размножения (изменение числа кладок, выживания птенцов в зависимости от численности жертвы) и миграций. Птицы как бы сканируют территорию сверху, чётко реагируя на количество зверьков на поверхности земли.

Для четвероногих хищников характерны активный наземный поиск, миграции, раскапывание зимних нор сусликов (степной хорь) или мышевидных (горностай, лиса, корсак), проникновение в ходы жертв (ласка, горностай), загонная стайная охота на крупную дичь (волк). Если птицы способны увеличивать численность в год пика численности мышевидных грызунов, то хищные звери обычно увеличивают численность в год, следующий за пиком численности. Особенно это выражено для ласки, горностая, т.е. зверей, связанных с мышевидными, у которых высокая численность может иной раз поддерживаться и в течение 2–3-х лет. У хоря такое не наблюдается, а пики численности у сусликов редко

дятся более года, во всяком случае на изучаемой территории, где, в довольно благоприятной части ареала вида большое значение имеет авторегуляция численности.

Климатические предпочтения, также как и территориальные, биотопические у хищников близки к таковым их излюбленным жертв, однако, у хищников диапазон условий, как правило, шире. Эти особенности лучше выражены у хищников-специалистов, чем у генералистов. Если провести аналогию с относительно независимыми сообществами, то хищники-специалисты по своей роли ближе к видам – лидерам сообщества, а генералисты – к видам-дублёрам, выходящим на первый план в более редко встречающихся случаях, например, при вспышках численности жертв. Набор видов-хищников с разными подходами к добыче жертв и разные уровни численности хищников позволяют наиболее эффективно использовать конкретную ситуацию с состоянием жертв: в годы пиков преобладают хищные птицы, специалисты и генералисты, в годы спадов и депрессий увеличивается роль четвероногих хищников, чаще специалистов.

Коэффициенты корреляции численностей партнеров в системе «хищник-жертва» в год учёта или с тем или иным лагом времени обычно высоки и достоверны. Суточная активность хищника обычно соответствует суточной активности излюбленных жертв (или, вернее, в период своей активности хищник добывает и довольствуется теми видами жертв, которые активны в это же время). Имеется сходство партнёров названной системы и в отношении климатических предпочтений.

Таким образом, наиболее полное использование хищниками ресурсов растительно-ядных животных достигается за счёт разделения экологических ниш по питанию хищников; так, существуют: 1) система пищевых предпочтений, соответствующая физическим возможностям хищников и вероятности поимки данного вида жертвы и 2) два типа охоты: а) сканирование местности и миграции (птицы) и б) активный наземный поиск (четвероногие хищники). Успех охоты и существование популяций хищников обеспечивается адаптациями и тонким подражанием жертве со стороны хищников в отношении биотопического распределения, суточной и сезонной активности, климатических предпочтений, адаптациями к многолетнему ходу динамики численности жертвы, способности хищных переключаться на альтернативные виды жертв в случае депрессии численности основных видов.

5.2.2. Сообщества типа «паразит-хозяин»

Взаимоотношения типа «паразит-хозяин» по ряду особенностей близки к таковым типа «хищник-жертва». Наибольшее видовое богатство паразитов характерно для оптимума ареала хозяина, где численность хозяина максимальна. Фоновые виды хозяев всегда имеют более широкий спектр паразитов и более устойчивый их состав по сравнению с малочисленными видами хозяев. Рост численности хозяев приводит к резкому возрастанию численности паразитов с небольшим лагом во времени. Особенно тесно зависят от численности хозяев специализированные виды паразитов (аналогия с хищниками – специалистами в системе «хищник – жертва»). Климатические поля паразитов и хозяев сходны, но имеются и некоторые различия, связанные с вариантами климатических адаптаций паразитов (например, виды блох малого суслика из южной и северо-западной частей ареала хозяина). Проблема взаимоотношений в этой системе требует дальнейшей разработки.

Ближе всего к виду – хозяину бывают наиболее специализированные паразиты (по территории, месту в норе, термальным и прочим физическим предпочтениям). Виды менее специализированных эктопаразитов или с меньшим уровнем гематофагии не столь тесно связаны с хозяином, могут дольше существовать без него. То же касается и синхронности в динамике численности паразита и хозяина.

Для блох – эктопаразитов млекопитающих выявлен викариат – смена видов и подвидов блох в разных частях ареалов животных – хозяев.

5.2.3. Сообщества типа «консорция»

В консорции существует совокупность живых организмов, потребляющих ресурсы, создаваемые каким-либо видом – эдификатором сообщества – территориальные, пищевые, микроклиматические. Это может быть и прямое и опосредованное воздействие, часто с очень сложной системой связей. Для консорции характерны те же основные черты, что и для других зависимых сообществ. Так, численность и богатство видов-консортов зависят прежде всего от численности и уровня оптимальности условий для вида-эдификатора. При этом вид-консорт приспосабливается не обязательно к оптимальному, но к определённом состоянию вида-эдификатора (например, тироглифоидные клещи предпочитают не свежие, недавно сделанные гнёзда сусликов, а старые, заброшенные, отсыревшие). Виды-консорты имеют значительное сходство с видом-эдификатором в отношении территории, биотопа, условий норы, физических предпочтений. В пределах норы виды-консорты разделяют экологические ниши по физическим и пищевым предпочтениям. Надёжность системы увеличивается благодаря наличию видов-дублёров – сходных по множеству экологических требований, но различных по какому-либо одному, главному признаку, например, блохи в гнезде малого суслика – по предпочтению степени обжитости норы, тепло- и влаголюбивость.

В то же время, сравнение систем «хищник-жертва» или «паразит-хозяин» с системой типа «консорция» показывает, что для консорции характерно своеобразие и более сложное устройство как в отношении территориальных взаимоотношений, строения норы, времени её обитания хозяином (существуют виды, связанные в норе именно с гнездом или с камерами-кладовыми, уборными; некоторые виды используют только основные ходы норы для устройства собственных отнорков – зимовки мокриц, размножение жуков-навозников и др.), так и в отношении пищевых связей не только с хозяином, но и между собой (в норе млекопитающего постоянно обитают животные, потребляющие органические остатки, паразиты, хищники разных порядков, виды, использующие соседей для форезии и т.д. и лишь опосредованно, но, тем не менее, тесно связанные с видом – эдификатором сообщества). Все эти отношения имеют закономерные изменения во времени и пространстве, связанные с сезоном года, обитаемостью норы хозяином, связями с соседними видами по территории и т.д.

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ К МОНОГРАФИИ

Анализ результатов более чем 70-летних наблюдений за сообществами млекопитающих в Западно-Казахстанской области, проведённых зоологами УПЧС, позволил выявить особенности структуры и динамики этих сообществ. Прежде всего, уточнён видовой состав; рассмотрены особенности территориального размещения животных – как отдельных видов, так и сообществ близких видов (гильдий).

Полученные сведения позволяют заключить, что современный уровень знаний по млекопитающим даёт возможность, при определённых затратах, создать достаточно точную и детальную (порядка 10х10 км) биогеографическую характеристику населения млекопитающих на территории любого крупного региона территории бывшего СССР в масштабе административной области. Наиболее реальна эта задача для тех территорий, на которых расположены учреждения, занимающиеся мониторингом населения животных (заповедники, станции защиты растений, противочумные и санитарно-эпидемиологические станции). В последние годы перед зоологами России и прилежащих стран СНГ встали новые задачи, связанные с изменением социального строя и изменением природопользования, в связи с уничтожением колхозно-совхозного типа ведения хозяйства и внедрением частного предпринимательства во все области природопользования. Это, прежде всего, снижение площадей пахотных земель и резкое уменьшение скотоводства, вследствие чего произошёл переход пашен в залежное состояние с дальнейшим восстановлением ландшафтов, близких к исходным в данной природной зоне, а также уменьшение площадей, используемых под выпас и заготовку кормов.

Кроме того, в последние десятилетия стало заметным направленное изменение климата в Евразии в сторону потепления, местами сопровождающееся увлажнением климата, а местами – иссушением. Все эти изменения условий среды сопровождаются направленными изменениями природных растительных и животных сообществ, а отсюда – состояния природных очагов болезней человека и животных на этих территориях.

Опыт нашей работы показал, что на основе данных мониторинга численности млекопитающих возможно выявление основных биоценотических факторов, влияющих на численность и состояние популяций этих животных. Возможно составление уравнений множественной регрессии для краткосрочного прогноза численности многочисленных видов.

Это необходимо для слежения за активностью природных очагов болезней и профилактических мероприятий в них, равно как и за состоянием популяций животных в целях их охраны.

Показано значение абиотических условий в распределении животных. Многолетний мониторинг численности позволил выявить изменение границ ареалов видов в течение периода наблюдений, проследить процесс реколонизации юго-востока области большой песчанкой, вселившейся сюда в 1963 г. Рассмотрены взаимосвязи млекопитающих с хищниками – позвоночными и паразитами – беспозвоночными животными, зависящими от ресурсов позвоночных животных. Изучена также система взаимоотношений в консорции на примере поселений и норы малого суслика.

Показано, что млекопитающие размещаются во времени и пространстве в строгом соответствии с имеющимися ресурсами; при их сокращении немедленно происходит снижение численности потребителей, хотя при этом сложная система адаптаций обеспечивает максимальное сохранение структуры и функции сообществ.

Полученные результаты создают новый уровень знаний о взаимоотношениях млекопитающих со средой и предоставляют основу для разработки углублённых практических подходов к охране природы и профилактике активности природных очагов болезней.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б. Д., 1984. Млекопитающие как компонент экосистем. М. Наука. 286 с.
- Абатуров Б. Д., 2007. Популяция сайгака в России и проблемы её сохранения // Вестник Российской АН. Т. 77. В. 9. С. 785–793.
- Абатуров Б. Д., Кузнецов Г. В. 1976. Формирование вторичной биологической продуктивности малыми сусликами (*Citellus pygmaeus*) // Зоол. ж., 1976. Т. 55, В. 10, С. 1526–1537.
- Абатуров Б. Д., Магомедов М.– Р. Д. 1982. Зависимость смертности малых сусликов (*Citellus pygmaeus*) от плотности популяции и обеспеченности кормом // Зоол. ж. Т. 61, В. 6, С. 890–900.
- Абрамова Т. А. 1977. Изменение увлажнённости Каспийского региона в голоцене (по палинологическим данным) // Колебания увлажнённости Арало-Каспийского региона в голоцене. М. С. 24.
- Агафонов А. В., 1969. Сокращение поселений и численности малого суслика на юге Волгоградской области под влиянием развития земледелия // Пробл. ООИ, Саратов, В. 3, С. 191–194.
- Агафонов А. В., Резинко Д. С., Рожков А. А., Семёнов Н. М. 1957. К экологии степного орла. // Бюлл. МОИП. Отд биолог. Т. 62. В. 2. С. 33–44.
- Агеев В. С., Трофимов В. И. 1976. Многолетние колебания численности домовых мышей в низовьях Урала // Пробл. особо опасных инфекций. В. 5 (51). Саратов. С. 31–34.
- Агроклиматический справочник по Западно-Казахстанской области. 1960. Отв. ред. Р. Д. Курдин. Алма-Ата: Казгосиздат, 144 с.
- Агунькин В. И., Агунькина О. С., Ласкина А. В., Самарин Е. Г., Абыхвостов А. С. 1967. Распространение степной пеструшки и краснохвостой песчанки на границе их ареалов // Матер. 5-й конф. природно-очаговых учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата. С. 92–94.
- Акжигитова Н. И., Брекле З.– В. Винклер Г. и др. 2003. Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области) / ред. Е. И. Рачковская, Е. А. Волкова, В. Н. Храмова. СПб. 424 с.
- Алашбай М. А. 2012. Материалы по распространению, экологии и эпизоотологическому значению тушканчиков на территории Актюбинской области (обзор архивных материалов) // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 2 (26). С. 20–27.
- Алисов Б. П. 1956. Климат СССР. М. МГУ. 128 с.
- Аллабергенов К. 1989. Размножение краснохвостой песчанки *Meriones libycus* (Rodentia, Cricetidae) в Южном Кызылкуме // Зоол. ж., Т. 68. В. 12. С. 146–149
- Алова Н. И., Мурадова Ч. О., Орловский Н. С., Фаткуллин М. Н. 1993. Эмпирическое аналитическое представление среднегодовых изменений уровня Каспийского моря // Проблемы освоения пустынь. Ашхабад. В. 1. С. 62–65.
- Алтухов А. А., Трощенко Б. В., Лаврентьев А. Ф. 1969. Некоторые вопросы экологии и экспериментальной чумы у тушканчиков Зауралья // Пробл. особо опасных инфекций В. 6. С. 45–47.
- Анискин В. М., Ковальская Ю. М., Богомолов П. Л., Лебедев В. С. 2003. Новые точки находок 40-хромосомных и 28-хромосомных бурозубок р. *Crocidura* (Insectivora) на юго-востоке Русской равнины. // Териофауна России и сопредельных территорий (Матер. 7-го съезда териолог. Общества). М. с. 19.
- Арсеньев В. К., 2008. В горах Сихотэ-Алиня. Сквозь тайгу. М.: Престиж-Бук. 400 с.
- Арутюнян Л. С. 1990. Некоторые особенности размножения малого суслика Актюбинской области по данным ретроспективного анализа // Матер. 5-го съезда всес. териол. о-ва. М. Т. 2. С. 54–55.
- Артюшина Ю. С., Сахно Н. В. 2003. Географическое распространение и ландшафтная приуроченность блох рода *Stenophthalmus* на Северном Кавказе. // Интернет. сервер конф. Ставропольского гос. Университета. Доклад.
- Архангельская Н. П., Вансулин С. А., Илюшкина В. И., Шаманек П. И. 1957. Эпизоотологическая характеристика полуострова Мангышлака и Приэмбинской равнины. // Тез. докл. научн. конф. по природной очаговости и эпидемиологии особо опасных инфекц. заболеваний. Саратов: «Коммунист» С. 15–21.
- Асенов Г. А. 1988а. К экологии серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pallas) в Каракалпакии // Грызуны. Тез. докл. 7-го всес. совещ. по грызунам. Свердловск. Т. 2. С. 6–7.
- Асенов Г. А. 1988б. Распространение и численность домовой мыши в Кызыл-Кумах и на Устюрте // Грызуны. Тез. докл. 7-го всес. совещ. по грызунам. Свердловск. Т. 3. С. 95–96.
- Аслан А. А., Нургалиева К. Ж., 2011. О питании лисицы (*Vulpes vulpes*) на западе Актюбинской области // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 1–2 (23–24). С. 13.

- Атопкин Д. М. 2007. Молекулярная эволюция и систематика мышей *Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811 и *Apodemus agrarius* Pallas, (Rodentia, Muridae) // Автореф. дис. к. б. н. Владивосток. 22 с.
- Афанасьев А. В. 1960. Зоогеография Казахстана. Алма-Ата: АН КазССР. 259 с.
- Афанасьев А. В., Бажанов В. С., Корелов М. Н., Слудский А. А., Страутман Е. И. 1953. Звери Казахстана. Алма-Ата. 536 с.
- Афанасьева О. В., Бгытова С. И. 1963. Материалы к экологии блох. Сообщение 3. Развитие блох *Stenophthalmus dolichus*. // Матер. науч. конф. по прир. очаговости и профил. чумы. Алма-Ата. С. 13–15.
- Бабёнышев В. П., Быков и др. 1937. Наблюдения над судьбой блох в гнёздах сусликов в районах сплошных затравок // Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитологии. Саратов, Т. 16. В. 3–4. С. 467–474.
- Бабёнышев В. П., Глушко Н. В. 1956. Об изменении границ распространения малого суслика на территории Ставропольского края. // Зоол. журн. Т. 35. В. 5. С. 770–775.
- Бабицкий А. Ф. 2008. Регуляция жизненного цикла крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld. 1779). Автореф. дис. ... канд биол. наук. М. 24 с.
- Бажанов В. С. 1948. Вопросы эмбриогенеза и возрастная изменчивость большого суслика (*Citellus major* Pall., 1770) // Зоол. журн., Т. 27. В. 6. С. 547–554.
- Бакеев Н. Н., Дарская Н. Ф., Кадацкий Н. Г., Кадацкая К. П., Иванова З. Я. 1957. Материалы по экологии краснохвостой песчанки и её блох в связи с изучением их эпизоотологического значения в центральной полосе Азербайджанской ССР // Тез. докл. научной конф. по прир. очаговости и эпидемиологии особо опасных инфекц. заболеваний. Саратов. Коммунист. С. 27–30.
- Барабаш-Никифоров И. И. 1964. Расселение малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) на территории Среднего Подонья // Научные доклады высшей школы. Биол. н., В. 1. С. 37–44.
- Барабаш-Никифоров И. И. 1977. О состоянии и мерах охраны выхухоли в Казахстане // Редкие и исчезающие звери и птицы Казахстана. Алма-Ата. С. 94–95
- Банников А. Г., Слудский А. А. 1963. О самостоятельности полупустынного фаунистического комплекса Палеарктики // Зоогеография суши. Тез. докл. 3-й все. совещ. Ташкент. С. 21–22.
- Барановская Т. Н., 1957. Перемещение грызунов с различными видами транспорта // Зоол. журн. Т. 36. В. 5. С. 752–760.
- Барашкова А. Н. 2011. Распространение манула в Казахстане: ещё многое неясно // Степной бюллетень. Новосибирск. В. 32. С. 31–32.
- Баскевич М. И., Козловский А. И., Опарин М. Л., Савинцевская Л. Е., Черепанова Е. В., Пименова Т. И. 2005. О роли хромосомного подхода в изучении видового состава и внутривидовой структуры грызунов Нижнего Поволжья // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Саратов. Изд. Саратовского ун-та. С. 138–141.
- Баскевич М. И., Потапов С. Г., Илларионова Н. А. 2003. Цитогенетическая и молекулярно-генетическая дифференциация в группе степных мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) // Систематика, филогения, палеонтология млекопитающих. Отв. ред. Аверьянов А. О., Абрамсон Н. А. СПб. РАН. С. 44–46.
- Бахаева А. В., Дудникова А. Ф., Загнибородова Е. Н., Зайцев В. И., Попов А. В., Радченко А. Г. 1957. Блохи населённых пунктов Туркмении и их возможное значение здесь в эпидемиологии чумы. // Тез. докл. науч. конф. по природной очаговости и эпидемиол. особо опасных заболев. Саратов. Изд. Коммунист. С. 37–47.
- Башенина Н. В., 1951. Экология серого хомячка (*Cricetulus migratorius* (Pall.) Европейской части ССР // Фауна и экология грызунов (Матер. к познанию фауны и флоры СССР. Новая серия, отд. зоол. В. 22 (37). М.: МОИП. 1951. В. 4. С. 157–183.
- Башенина Н. В. 1962. Экология обыкновенной полёвки. М.: МГУ. 308 с.
- Башмакова А. А., Никитина Е. В., Дудченко А. А., Тонитовский В. А. 2003.
- Бгытова С. И. 1963. Материалы к экологии блох. Сообщение 4. Копуляция особей и созревание яиц у *Stenophthalmus dolichus* в различных условиях среды. // Матер. науч. конф. по прир. очаговости и профил. чумы. Алма-Ата. С. 15–16.
- Бекенов А., Мырзабеков Ж. 1977. Размножение малого тушканчика (*Allactaga elater*) в Северном Кызыл-Куме и на Устьюрте // Зоол. ж. Т. 16. В. 5. С. 769–778.
- Бекенов Ж. Е., Сержан О. С., Турмагамбетова С. У. и др. 2001. Блохи населённых пунктов Актюбинской области и их роль в динамике эпидпотенциала очаговой по чуме территории // Матер. 2-й межгос. науч.-практ. конф. по санит. Охране территорий СНГ. Алмата. С. 94–96.

- Беклемишев В. Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М. Наука. 499 с.
- Белкина Н. Б., Корчевская В. А. 1957. Блохи степной пеструшки степной и песчаной зон Западно-Казахстанской области. // Тез. докл. науч. конф. по прир. очаговости и эпидемиологии особо опасных инфекц. заболеваний. Саратов: Коммунист. С. 37–41.
- Белявцева Л. И., Брюханова Л. В. 2002. Характеристика основных фенотипов у блох – паразитов мало-го и горного сусликов на Северном Кавказе. // Мед паразитол. и паразитарн. болезни. М. В.3. С.49–52.
- Белявцева Л. И., Чумакова И. В. 2002. Актуальные вопросы мониторинга эколого-эпизоотологического состояния популяций блох сусликов в природных очагах чумы Северного Кавказа // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 1–2 (23–24). С. 50–54.
- Беляев И. И. 1955. Суслики Казахстана и меры борьбы с ними // Тр. Респ. станции защиты раст. (Каз. фил. ВАСХНИЛ) Алма-Ата. В. 2. С. 3–102.
- Беляченко А. В. 2005. Роль бассейнов степных рек в сохранении разнообразия млекопитающих в Самарском и Саратовском Заволжье // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Матер. совещания. Саратов. С. 141–143.
- Беляченко А. В., Сонин К. А. 2002. Распространение желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis samariensis* Ognev, 1922) в долине р. Большой Ирғиз и приирғизских районах Саратовского Левобережья // Поволжский экологический журнал. Саратов. В. 2. С. 154–157.
- Беляченко А. В., Сонин К. А. 2003. Динамика распространения млекопитающих по долинам рек Нижнего Поволжья // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: ВТО. С. 38–39.
- Берг Л. С. 1952. Географические зоны Советского Союза. Т. 2. М.: Географгиз, 510 с.
- Берденов М. Ж., Майканов Н. С., Габбасов А. А., Шалменов М. Ш., Абилова И. М. 2011. Об участии ласки в чумном эпизоотическом процессе на территории Западно-Казахстанской области (2000–2009 годы) // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 1–2 (23–24). С. 54–55.
- Бернштейн А. Д., Хворенков А. В., Коротков Ю. С. 2003. Тренды численности лесных грызунов Среднего Предуралья за последние десятилетия. // Териофауна России и сопредельных территорий. М. С. 44–45.
- Бернштейн А. Д., 1959. Некоторые особенности биологии чёрной крысы в Абхазии. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 64. В. 1. С. 5–14.
- Беседин Б. Д., Журба Я. Т., Камышев А. И. 1956. Результаты испытания приманочного метода борьбы с жёлтым сусликом в Северном Приаралье // Тр. Среднеазиатск. противочумн. ин-та. Алма-Ата. В. 3. С. 161–164.
- Бигон М., Харпер Д., Таусенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т. 1. 477 с.
- Бидашко Ф. Г. 1994. Реконструкция природной обстановки плейстоцена Северного Прикаспия по палео-энтомологическим данным // Автореф. дис. канд. биол. н., М. 25 с.
- Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К., Берденов М. Ж., Габбасов А. Г. 2004. О распространении шакала в северо-западной части Волго-Уральских песков // Млекопитающие как компонент аридных экосистем. Тез. докл. междунар. сов. Саратов. С. 20–21.
- Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К., Кубатко С. И., Суров В. Ф., Утебаева Г. К. 2009. Необычная миграция байбака в Западно-Казахстанской области // Териофауна Казахстана и сопредельных территорий. Матер. междунар. науч. конф. Алматы. С.119–121.
- Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К., Майканов Н. С., Танитовский В. А., Рамазанова С. Е., Кусаинов Б. Н., Ниясов Н. А. 2002. Расширение ареала краснохвостой песчанки в северо-западной его части // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 5. С. 25–29.
- Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К., Медзыховский Г. А. 2001. Серая крыса в Западно-Казахстанской области // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 4. С. 89–93.
- Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К., Рахманкулов Р. Р. 2001. К вопросу о южной границе Зауральского степного очага чумы // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы. В. 3. С. 65–69.
- Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К., Пак М. В., Кушербаев С. Х. 2005. Енотовидная собака в Западно-Казахстанской области // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Матер. совещания. Саратов. С. 143–144.
- Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К., Танитовский В. А. 2003. Серая крыса в Западно-Казахстанской области // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В.1. С. 92–95.
- Бидашко Ф. Г., Джубанов А. А. 1998. Бобр в низовьях реки Урал // Итоги географических исследований. Уральск. 2 с.

- Бидашко Ф. Г., Пак М. В., Танитовский В. А., Гражданов А. К., Ж. М. Карагойшин. Изменения в составе фауны животных северо-западной части Казахстана и их возможные причины // Архив УПЧС
- Бидашко Ф. Г., Сатымбаев С. М., Гражданов А. К., 2002. Состояние популяций волка на севере Волго-Уральских песков // Актуал. проблемы экологии. Караганды. С. 57–59.
- Бируля Н. Б. 1962. Ландшафт полупустыни и поселения малого суслика. Автореф. дис... канд. биол. н. М. МГУ. 12 с.
- Бируля Н. Б., Литвинов И. Б. 1941. Устройство нор малого суслика и эффективность цианплова и хлорпикриина // Грызуны и борьба с ними. Алма-Ата. В. 1. С. 69–94.
- Бирюков П. И. 2001. К эпидемиологии бруцеллёза в Западно-Казахстанской области за период 1983–2000 г. / Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 4. С. 298.
- Бобрецов А. В. 2004. Лесные полёвки // Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар. 464 с.
- Богданов М. 1881. Птицы и звери чернозёмной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги // Тр. общ-ва естествоиспытателей при Казанск. Гос. ун-те. Т. 1. Отд. 1. 226 с.
- Богомолов П. Л., Тихонов И. А., Тихонова Г. Н., Ковальская Ю. М., Сувор А. В., Опарин М. Л. 2005. Особенности распространения видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* в степной и полупустынной зонах России // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Матер. совещания. Саратов. С. 144–146.
- Большев Н. Н. 1972. Происхождение и свойства почв полупустыни. М. Изд-во МГУ. 196 с.
- Борзенков А. К., Горохов В. И., Фирсов И. П., Донсков Г. Д. 1928. К вопросу о хранении чумного вируса в организме блох. // Тр. 1-го Всесоюз. противочумного совещ. Саратов, С. 149–157.
- Боровиков В. П., Боровиков И. П., 1997. Statistics. Статистический анализ и обработка данных в среде Windows. М.: Информ.- издат. дом «Филинь». 608 с.
- Ботабаева Д. И., Балибаев М. Б., Балибаева А. А., Айдыналиев Б. М., Алтынбасов А. К., Жангабылов Н. М., Токсанбаева Н. Т., 2005. Блохи жилья человека в Кармакшинском и Жалагашском районах Кызылординской области в пределах Кызылкумского автономного очага чумы. // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы. В. 1–2 (11–12). С. 156–158.
- Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области) / Под редакцией Е. И. Рачковской, Е. А. Волковой и В. Н. Храмцова. СПб. 424 с.
- Броханова Л. В. 1961. Блохи хищных млекопитающих Предкавказья. // Тр. НиПЧИ Кавказа и Закавказья. Ставрополь. Ставропол. Книж. изд-во. В. 5. С. 98–105.
- Будыко М. И. 1977. Глобальная экология. М. 328 с.
- Букреева О. М. 2005. Состояние и охрана европейской популяции сайгака в Калмыкии // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 110. В. 4. С. 10–20.
- Букреева О. М., Убушаев Б. И. 2003. Численность и особенности распространения волка в Калмыкии // Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. сов. М. С. 59–60.
- Бурделов А. С., Петров В. С., Хрущелевский В. П. 1974. Эколого-физиологические особенности большой песчанки *Rhombomys opimus* Licht.) – фонового вида среднеазиатских пустынь. // Териология Т. 2. Новосибирск. Наука, СО. С. 186–193.
- Бурделов Л. А., Самарин Е. Г. 1989. Краснохвостая песчанка *Meriones libyicus* (Rodentia, Cricetidae) на правом берегу Урала. // Зоол. журн. Т. 68. В. 5. С. 146–149.
- Бурделов А. С., Шевченко В. Л., Самарин Е. Г., Козлова Т. А., Козулина И. Г., Башмакова А. А., Никитина Е. В., Дудченко А. А., Танитовский В. А., Буханько Г. А. 1992. Характеристика размножения гребенщиковой песчанки *Meriones tamariscinus* (Rodentia, Cricetidae) в Волго-Уральских песках. Зоологический журнал. Том 71. Вып. 11. С. 116–120.
- Бурлаченко Т. А., Зубов В. В., Загибородова Е. Н., Кочкарёва А. В., Новиков В. Н., Горбунов А. В. 2005. Большая песчанка // Зайцеобразные и грызуны Средней Азии. Отв. ред. В. В. Кучерук, Л. А. Хляп. М.: ГЕОС. С. 248–267.
- Буяновский М. С., Доскач А. Г., Фридланд В. М. 1956. Природа и сельское хозяйство Волго-Уральского междуречья. М.: Изд-во АН СССР, 231 с.
- Быков А. В. 1990. Размещение группировок лесных мышей в насаждениях полупустыни Заволжья // Лесоведение. № 1. С. 54–58.

- Богданов А.С., Стахеев В.В., Зыков А.Е., Окулова Н.М., Миронова Т.А., Ковальская Ю.М., Бидашко Ф.Г. Внутривидовая дифференциация желтогорлой мыши *Sylvaemus flavicollis* в восточной части ареала: результаты исследования изменчивости фрагмента митохондриального гена цитохромоксидазы // Матер. 3-й междунар. конф. «Зоологические исследования в регионах В России и сопредельных территорий». Нижегородский пед. Гос. университет им. К. Минина. Нижний Новгород. С. 258–264.
- Быков А.В. 1990. Размещение группировок лесных мышей в насаждениях полупустыни Заволжья // Лесоведение. № 1. С. 54–58.
- Быков А.В. 2005. Необычное поведение восточно-европейской полёвки (*Microtus rossiaemeridionalis* Ognev) в глинистой полупустыне Заволжья // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Матер. совещания. Саратов. С. 149–150
- Быкова Е.А., Есипов А.В. 1999. Жёлтый суслик в урбанизированных ландшафтах Узбекистана // 6-й съезд териологического о-ва. Тез. докл. М. С. 41.
- Бычков А.А. 1933. Стафилиниды (Coleoptera), живущие в гнёздах грызунов, в роли естественных врагов блох // Энтомол. обозр., Т. 25. В. 1–2. С.
- Вансулин С.А. 1967. Об экологии больших песчанок на северо-западной границе ареала этого вида // Экология млекопитающих и птиц. М. Наука. С. 157–168.
- Варущенко С.И., Варущенко А.Н., Клиге Р.К. 1987. Изменение режима Каспийского моря и бессточных водоемов в палеовремени. М.: Наука, 240 с.
- Варшавский С.Н. 1962. Возрастные типы и история расселения малого суслика // Исследования географии природных ресурсов растительного и животного мира М. Изд-во АН СССР. С. 59–79.
- Варшавский С.Н. 1963. Некоторые особенности и причины изменения ландшафтов и фауны наземных позвоночных степной зоны и северной пустыни Приаралья на протяжении последнего столетия. // Зоогеография суши. Тез. Докл. 3-го всес. Сов. по зоогеографии суши. Ташкент. С. 45–46.
- Варшавский С.Н., Гарбузов В.К. 1964. Ландшафтные особенности обитания и прежняя граница распространения степного сурка в Актюбинско-Мугоджарских степях // Зоол. журн. Т. 43. В. 2. С. 253–261.
- Варшавский С.Н., Крылова К.Т. 1939. Экологические особенности популяции малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в разные периоды жизни. // Зоол. журн. Т. 18. В. 6. С. 1026–1047.
- Варшавский С.Н., Лавровский А.А., Шилов М.Н., Рожков А.А., Денисов П.С., Попов Н.В. 1977. Изменение ареала и расселение малого суслика в Предкавказье в связи с колебаниями уровня Каспийского моря в голоцене // Колебания увлажнённости Арало-Каспийского региона в голоцене. М. С. 27.
- Варшавский С.Н., Шилов М.Н., Гарбузов В.К., Марин С.Н., Пономарёв Н.А. 1969. Современное расселение большой песчанки в Северном Приаралье и его эпизоотологическое значение // Зоол. журн. Т. 48. В. 1. С. 126–134.
- Варшавский С.Н., Шилов М.Н., Сурвилло А.В., Попов Н.В., Денисов П.С., Викулина А.Е., Павлов Г.Б., 1986. Расширение ареала и современное распространение серой крысы в Северо-Западном Прикаспийском очаге чумы // Серая крыса (медицинское значение и методы ограничения численности) М.: Наука. Т. 2. С. 32–44.
- Васильев Н.Н. 1987. Многолетняя динамика численности полуденных и гребенщикových песчанок в различных ландшафтно-экологических районах Прикаспийского Северо-Западного очага чумы // Особо опасные инфекции на Кавказе. (Тез. докл. 6-й краевой науч. конф.) Ставрополь. С. 284–286.
- Вельмовский П.В., 2001. Антропогенные изменения структуры островных лесов Заволжско-Уральского субрегиона // Современная динамика компонентов экосистем пустынно-степных районов России. М.: РАСХН. С.
- Верёвкин М.В., Мионов А.Д. 1990. Динамика структуры популяции полуденной песчанки в Заунгузских Кара-Кумах // Матер. 5-го съезда всес. териол. о-ва М. Т. 2. С. 138–139.
- Верещагин Р.А., Воронов Г.А. 1968. К биологии домового мыши окраин г. Перми // Уч. Зап. Пермского гос. пед. ин-та. Каф. зоологии. Т. 52. С. 49–51.
- Верещагин Н.К., Громов И.М. 1952. К истории фауны позвоночных района нижнего течения Урала // Тр. ЗИН АН СССР. Л. Т. 9. В. 4. С. 1226–1269.
- Вершинин Н.М. 1966. О зимнем размножении стадной полёвки и домового мыши в Забайкалье // Особо опасные инфекции в Сибири и на Дальнем востоке. //Докл. Иркутского ВНИПЧИ В. 7. Кызыл. С. 189.
- Виноградов Б.В. 1985. Зоогенные пространственные комплексы в наземных экосистемах // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, С. 5–26.

- Виноградов Б. С. 1937. Тушканчики. (Фауна СССР. Млекопитающие, т. 3, В.4) М. Изд-во АН СССР. 197 с.
- Виноградов Б. С. 1952. Краткий обзор фауны млекопитающих долины нижнего течения р. Урал и прилегающих районов // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: АН СССР. Т. 11. С. 190–203.
- Виноградов Б. С. 1952. Краткий обзор фауны млекопитающих долины нижнего течения р. Урал и прилегающих районов // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: АН СССР. Т. 11. С. 190–203.
- Виноградов Б. С., Аргиропуло А. И. 1931. Материалы по фауне грызунов Средней Азии. Биологические наблюдения над тушканчиками (*Dipodidae*, *Mammalia*) // Ежегодник Зоол. музея АН СССР. Т. 32. В. 2. С. 135–156.
- Водяная полёвка. 2001. Коллект. монография. Отв. ред. П. А. Пантелеев. М.: Наука. 527с.
- Волгин В. И. 1970. О природе и особенностях гипопусов // 2-е акаролог. Совец. Тез. докл. Ч.1. Киев: Наукова думка. С. 109–111.
- Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. 1985. Коллект. монография. Отв. ред. Д. И. Бибииков. М. Наука. 606 с.
- Волынкин А. А., 1950. К вопросу о восстановлении численности полуденной и гребенщиковой песчанок после борьбы с ними. // Грызуны и борьба с ними. Саратов. В. 3. С. 59–68.
- Воронов А. Г. 1964. Наблюдения над изменениями численности мелких грызунов в Наурзуме (Кустанайская область) // Соврем. проблемы изучения динамики численности популяций животных. Матер. сов. 1964. М. С. 22–24.
- Воронцов Н. Н., Орлов О. Ю., Малыгина Н. А. 1969. Биология и систематика тушканчиков родов *Puggerethmus* и *Allactagulus* // Млекопитающие. Эволюция, кариология, фаунистика, систематика. Новосибирск. С. 74–84.
- Вронский В. А. 1980. Голоценовая история Каспийского моря по палинологическим данным // Колебания увлажненности Арало-Каспийского региона в голоцене. М.: Наука, С. 74–79.
- Вшивков Ф. Н., Скалон О. И. 1961. Блохи (*Suctoria*) Крыма. // Тр. НИИ Противочумн. Ин-та Кавказа и Закавказья. Ставрополь. Ставропольское книж. Изд-во. В. 5. С. 138–155.
- Гасель А. Г., Смирнова Л. Ф. 1999. Пески и песчаные почвы. М.: ГЕОС, 252 с.
- Гамбарян П. П., Папанян С. Б., Мартиросян Б. А. 1960 // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 65. В. 6. С. 17–23.
- Гарбузов В. К. 1964. О распространении и стаиальном размещении гигантского слепца в Актюбинских степях // Зоол. журн. Т. 43. В. 1. С. 108–114.
- Гарбузов В. К., Варшавский Б. С. 1970. С. Некоторые черты экологии малого суслика в южной части Актюбинской области // Пробл. особо опасн. инфекций. Саратов. В. 4 (14). С. 165–171.
- Гарбузов, Варшавский С. Н. 1977. Об экологии жёлтого суслика в Северном Приаралье. // Проблемы особо опасных инф. Т. 2 (54). С. 165–171.
- Геннадиев А. Н., Мяло Е. Г., Горяинова И. Н., Пузанова Т. А. 1994. Прогноз состояния почвенно-растительного покрова российского побережья Каспия в условиях подъема уровня моря // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. № 4. С. 65–73.
- Геннадиев А. Н., Пузанова Т. А. 1994. Эволюция почвенного покрова Западного Прикаспия в голоцене // Почвоведение. № 2. С. 5–15.
- Геннадиев А. Н., Пузанова Т. А., Герасимова М. И. 1993. Естественная и антропогенная эволюция почвенного покрова Западного Прикаспия // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. № 1. С. 98–105.
- Гептнер В. Г. Зоогеография. М., Высшая школа. 1936. 548 с.
- Герасимов И. П. 1951. Географические наблюдения в Прикаспии (к проблеме обводнения и орошения Прикаспийской низменности) // Изв. АН СССР. Сер. геогр. В. 4. С. 3–15.
- Гершкович Н. Л. 1955. Материалы по изучению блох грызунов Северного Приаралья // Бюлл. МОИП. отд. биол. М. Т. 60. В. 5. С. 85–104.
- Гершкович Н. Л., Ромашова Т. П., 1985. Блохи серой крысы. // Распространение и экология серой крысы и методы о граничения численности. М., Наука. С. 218–228.
- Гладкина Т. С., Мейер М. Н. 1958. Влияние экологических условий и истребительных мероприятий на возрастной состав популяции малого суслика // Биолог. основы борьбы с грызунами (Тр. ВИЗР. В.12) М.: МСХ С. 180–201.
- Гладкина Т. С., Поляков И. Я. 1956. Критерии прогноза численности краснохвостой песчанки в Азербайджане и Южном Узбекистане // Зоол. ж. Т. 35. В. 6. С. 922–935.

- Голов Д. А., Князевский А. Н. 1930. К вопросу о роли эктопаразитов пустого гнезда *Citellus pygmaeus* в эпидемиологии чумы // Вестник эпидем., микробиол., паразитол. Саратов. Т. 9. В. 1, С. 62–67.
- Горбенко А. С., 1982. Сезонные изменения содержания жира в организме малого и крапчатого сусликов // Млекопитающие. Тез. докл 3-го съезда ВТО. М. Т. 1., С. 155–156.
- Горбенко А. С. 1988. Размножение сусликов в экосистемах Среднего Приднепровья // Грызуны. Тез. докл. всес. совещ. по грызунам. Свердловск. Т. 2. С. 16–17.
- Гордеева Т. К. 1959. Динамика естественной растительности в полупустыне (на примере Джаныбекского стационара) // Ботан. журн. Т. 44, № 9. С. 1238–1248.
- Гражданов А. К. 1991. Туляремия в Уральской области. // Актуальные проблемы профилактики туляремии. Тез. докл. (Всес. конф. 15–17 октября 1991 г. Симферополь). М. С. 42–43.
- Гражданов А. К. 1994. Бруцеллёз в Западно-Казахстанской области // Сб. науч. трудов Причерноморской противочумной станции Госкомсанэпиднадзора РФ. Новороссийск. В. 1. С. 229–230.
- Гражданов А. К. 2000. О значении блох *Pulex irritans* в эпидемиологии и эпизоотологии чумы в Западном Казахстане. // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы. В. 2. С. 109–111.
- Гражданов А. К. 2006. Профилактика чумы в природных очагах Западного Казахстана на рубеже веков. // Материалы 7-й Межгосударственной научно-практической конференции. Оболенск. С. 27.
- Гражданов А. К. 2008. История организации и деятельности Уральской противочумной станции Минздрава Республики Казахстан. (к 100-летию со дня образования). // РЭТ инфо. Москва. № 1. С. 58–63.
- Гражданов А. К., Аязбаев Т. З., Белоножкина Л. Б., Захаров А. В., Бидашко Ф. Г., Андриющенко А. В. 2011б. Первые сведения о проявлении в Казахстане лихорадки Западного Нила. // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 1–2 (23–24). С. 58–61.
- Гражданов А. К., Белоножкина Л. Б., Бидашко Ф. Г., Аязбаев Т. З., Захаров А. В., Рамазанова С. И., Танитовский В. А., Жунусбекова С. Б., Андриющенко А. В., Суров В. В. 2012. Первые сведения о природной очаговости клещевого энцефалита в Западно-Казахстанской области. // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы. В. 2 (26). С. 3–7.
- Гражданов А. К., Бидашко Ф. Г., Андриющенко Е. В., Захаров А. В., Пак М. В., Белоножкина Л. Б. 2002а. Новый природный очаг геморрагической лихорадки с почечным синдромом в Казахстане // Образование и наука в современных условиях развития Казахстана: опыт, проблемы и перспективы. Уральск. С. 314–315.
- Гражданов А. К., Бидашко Ф. Г., Пак М. В., Андриющенко Е. В., Захаров А. В., Рахманкулов Р. Р., Белоножкина Л. Б. 2002б. Природная очаговость геморрагической лихорадки с почечным синдромом на западе Казахстана. // Медицина. Алматы. В. 4. С. 19–23.
- Гражданов А. К., Бидашко Ф. Г., Танитовский В. А., Смирнова С. Е., Карань Л. С., Платонов А. Е., Коротина Н. А. 2005. Астраханская риккетсиозная пятнистая лихорадка – новый потенциальный зооноз на западе Казахстана // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 1–2. С. 17–20.
- Гражданов А. К., Бидашко Ф. Г., Парфёнов А. В., Маштаков В. И. 2011б. Об особенностях экологии и участии в энзоотии чумы представителей рода *Cricetulus* (серые хомячки) в Западно-Казахстанской области. // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 1–2 (23–24). С. 61–63.
- Гражданов А. К., Бирюков П. И., Захаров Н. И., Будко В. М. 1990. К эпидемиологии и эпизоотологии сибирской язвы в Уральской области // Материалы регионального совещания противочумных учреждений по эпидемиологии, эпизоотологии и профилактике особо опасных инфекций (19–20 декабря 1989 г.г. Уральск). Куйбышев. С. 51–54
- Гражданов А. К., Жолшоринов А. Ж., Иманкул С. И., Белоножкина Л. Б., Бидашко Ф. Г., Андриющенко А. В. 2011а. Пастереллёз в Западно-Казахстанской области. // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 1–2 (23–24). С. 63–66.
- Гражданов А. К., Захаров А. В., Бирюков А. И., Кадырбеков Ш. М., Рахманкулов Р. Р., Бидашко Ф. Г., Пак М. В., Арбузов А. С. 2001. Первые случаи заболевания геморрагической лихорадкой с почечным синдромом в Казахстане // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 3. С. 49–97.
- Гражданов А. К., Захаров А. В., Белоножкина Л. Б., Гриб Г. И., Рахманкулов Р. Р., Дусеев М. Б., Сатрудинова Л. С., Нажимова Г. С. 2002. Спорадические случаи заболеваний лептоспирозом в Западно-Казахстанской области. // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. Вып. 6. С. 44–47.

- Гражданов А.К., Захаров А.В., Белоножкина Л.Б., Аязбаев Т.З., Бидашко Ф.Г., Танитовский В.А., Мушагалиева Г.Е. 2012. Первый случай иксодового клещевого боррелиоза на западе Казахстана. // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы. В. 2 (26). С. 108–110.
- Гражданов А.К., Медзыховский Г.А. 1999. Серая крыса – новый сочлен биоценоза природного очага чумы Северного Прикаспия // Проблемы охраны и устойчивого использования биоразнообразия животного мира Казахстана. Матер. конф. Алматы. С. 19.
- Гражданов А.К., Медзыховский Г.А. 2001. Грызуны и блохи населённых пунктов в Зауральском степном автономном очаге чумы. // 2-я межгосуд. научно-практ. конф. по взаимодействию государств – участников СНГ в области сан. охраны территорий. Алматы. С. 98–111.
- Гражданов А.К., Мезенцев В.М., Безрукова Л.С. 1994. Случай пастереллёза в Приуралье // Сб. науч. трудов Причерноморской противочумной станции Госкомсанэпиднадзора РФ. Новороссийск. В. 1. С. 293–295.
- Гражданов А.К., Танитовский В.А., Белоножкина Л.Б., Ф.Г. Бидашко, С.Е. Смирнова, А.В. Захаров, А.В. Андрющенко. 2009. О новой природно-очаговой территории Крымской-Конго геморрагической лихорадки на западе Казахстана. // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы. В. 1–2 (19–20). С. 33–37.
- Гражданов А.К., Танитовский В.А., Белоножкина Л.Б., Бидашко Ф.Г., Смирнова С.Е., Захаров А.В., Андрющенко А.В. 2011. Новый природный очаг Крымской-Конго геморрагической лихорадки в Казахстане. // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 1–2 (23–24). С. 66–69.
- Грачёв Ю.А., Есжанов Е., Шаймарданов Р.Т. 1999. Результаты авиаучётов сайгака в Казахстане // 6-й съезд териологического о-ва. Тез. докл. М. С. 62.
- Грибова С.Ф., Исаченко Т.И., Липатова В.В., Юрковская Т.К. 1986. Растительность Европейской части СССР и Кавказа: Карта: Масштаб 1:2 000 000 М.; ГУГК.
- Гринбергс А.Р. 1962. Дейтонимфы клещей семейства Thyroglyphidae на блохах // Latvijas entomologs. Рига. В. 6. С. 52–53
- Гришина П.К., Степанов И.В. 1928. Посезонное изменение состава блох в норах суслика *Citellus pygmaeus* в Уральской губернии. // Тр. 1-го всес. противочумн. сов. Саратов. С. 275–277.
- Громов И.М. 1957. Материалы по истории фауны грызунов Нижнего Урала и Северного Прикаспия // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: АН СССР. Т. 22. С. 192–245.
- Громов И.М., Ёрбаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. Санкт-Петербург. РАН. 520 с.
- Громов И.М., Парфёнова Н.М. 1950. Новые материалы по питанию филина (*Bubo bubo* L.) в полупустынях северного Прикаспия // Зоол. журн. Т. 29. В. 5. С. 389–398.
- Громова В.И. 1965. Краткий обзор четвертичных млекопитающих Европы. М. Наука. 143 с.
- Гричук В.П. 1982. Растительность Европы в позднем плейстоцене // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М. С. 92–109.
- Гроссет Г.Е., Динесман Л.Г., Цалкин В.И. 1965. О древнем распространении степного сурка // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 70. В. 2. С. 34–46.
- Груздев В.В., 1968а. Современная граница ареала малого суслика между Доном и Северским Донцом // Научн. докл. высшей школы. Биол. науки. В.3. С. 35–39.
- Груздев В.В., 1968б. Современная северная граница ареала малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) и возможности его дальнейшего распространения в Европейской части СССР. // Зоол. ж. Т. 47. В. 1. С. 154–158.
- Груздев В.В., 1974. Экология зайца-русака. М.: МГУ. 163 с.
- Груздев В.В., Солдатова А.Н., Бочарова О.М. 1957. Летнее питание лисицы (*Vulpes vulpes* L.) в Приуральских песках. // Зоол. журн. Т. 36. В. 9. С. 1424–1426.
- Губарев Л.Д. 1941. Распространение серой крысы в восточных районах Ростовской области // Тр. Ростовского н/Д противочумного ин-та. Ростов на Дону. В. 11. С. 133–143.
- Гумилёв Л.Н. 1998. 1000-летие вокруг Каспия // Сочинения. М. Т. 11. С. 377–393.
- Гуральник П.И. Социальная структура группы *Mus musculus* L. как преадаптация к синантропности // Тез. докл. 1-го междунар. конгресса по млекопитающим. М.: ВИНТИ. Т. 1. С. 168.

- Гурылёва Г. М., Ларина Н. И. 1969. Список млекопитающих Ульяновской, Пензенской и Саратовской областей. // Влияние хозяйственной деятельности человека на животный мир Саратовского Поволжья. Саратов. Изд. Саратов. ГУ. С. 53–69.
- Гусев В. М., Тифлова Л. А., Гусева А. А., Бедный С. Н. 1961. Заметки о блохах и клещах Аскании-Нова // Тр. НИИ Противочумн. Ин-та Кавказа и Закавказья. Ставрополь. Ставропольское книж. Изд-во. В. 5. С. 268–275.
- Давидович В. Ф. 1964. Фауна млекопитающих и динамика численности некоторых грызунов в Саратовской области // Зоол. журн. Т. 43. В. 9. С. 1366–1372.
- Давидович В. Ф., Игонина И. Л. 1957. К экологии водяной полёвки в пойме р. Волги в Саратовской области // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Сарат. книж. изд-во. В. 5. С. 175–189.
- Давыдов Г. С. 1964. Грызуны Северного Таджикистана. Душанбе. Изд-во АН ТаджССР.
- Давыдов Г. С., 1974. Фауна Таджикской ССР. Млекопитающие. (зайцеобразные,) Душанбе: Дониш. Т. 20. Ч. 1. 257 с.
- Давыдов Г. С. 1985. Грызуны орошаемых земель и воздействие на них современных форм земледелия в Средней Азии // Фауна и экология грызунов. В. 16. (Матер. к познанию флоры и фауны СССР, новая серия, отд. зоол., В. 54 (69)) М.: МГУ. С. 128–152.
- Даулетова С. Б., Пак М. В., Танитовский В. А., Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К. 2001. О находке блохи *Paleopsylla soricis starki* Wagn. в Западно-Казахстанской области. // 2-я межгосударственная н.- практ. конф. по взаимодействию государств – участников СНГ в обл. сан. охраны территории. Алматы. С. 105–107.
- Дебело П. В., Шевченко В. Л. 1992. Видовой состав, распространение и численность позвоночных животных Северного Прикаспия // Вопросы инвентаризации фауны. Иваново. С. 33–40.
- Дёжкин В. В., Дьяков Ю. В., Сафонов В. Г. Бобр. М.: Агропромиздат. 1986. 256 с.
- Дёмина В. Т. 1999. Размножение домовых мышей (*Mus musculus*) в лабораторных условиях // 6-й съезд териологического о-ва. Тез. докл. М. С. 72.
- Демяшев М. М. 1964. О контактах жёлтого суслика с другими грызунами. // Матер, юбил. конф. Уральской ПЧС. Уральск. С. 227–231.
- Демяшев М. М. Блохи, паразитирующие на жёлтом суслике в Волго-Уральских песках. (архив УПЧС)
- Демяшев М. М., Гражданов А. К. 1992. Материалы к биологии малой белозубки (*Crocidura suaveolens* Pall.) и её спонтанной заражённости некоторыми зоонозными инфекциями в Уральской области // Матер. 1-го всес. сов. по биологии насекомыхных млекопитающих. М. С. 37–38.
- Демяшев М. П. 1964. Видовой состав и распространение диких млекопитающих в Уральской области // Матер, юбил. конф. Уральской ПЧС. Уральск. С. 111–122.
- Демяшев М. П. 1977. Многолетние наблюдения за периодическими явлениями в жизнедеятельности малых сусликов в Зауральском природном очаге чумы // Пробл. особо опасн. инф. Саратов. В. 2 (54). С. 12–17.
- Демяшев М. П., Стёпин Е. К. 1964. Опыт борьбы с молодняком малого суслика. // Матер, юбил. конф. Уральской ПЧС. Уральск. С. 111–122.
- Демяшев М. П., Шевченко В. Л., 1967. Наблюдения за передвижением диких млекопитающих через р. Урал. // Матер. 5-й научн. конф. противочум. учрежд. Сред. Азии и Казахстана, посв. 50-летию Великой Октябрьской соц. революции. Алма-Ата, С. 103–104.
- Денисов П. С., Сурвилло А. В., Яковлев М. Г., Ефимов Е. Л., Киреев В. А., Маренич Б. И., Попов Н. В., Викулина А. Е. 1977. Влияние погодных факторов на состояние популяции малых сусликов в 1972–1974 гг. на Ергенинской возвышенности // Пробл. особо опасн. инф. Саратов. В. 2 (54). С. 33
- Дженкинс Г., Ваттс Д. 1971. Спектральный анализ и его приложения. М., Мир. В. 1. 316 с.
- Джубанов А. А., Джубанова С. А. 1973. Каспийский тюлень в реке Урал // Природа. М. В. 1. С. 120.
- Димо Н. А. 1945. Мокрицы и их роль в почвообразовании пустыни // Почвоведение. В.
- Динесман Л. Г. 1960. Изменение природы северо-запада Прикаспийской низменности. М.: АН СССР. 160 с.
- Динесман Л. Г. 1982. Изменения численности копытных в степях Европейской части СССР в голоцене // Бюлл. МОИП. Отд. биолог. Т. 87. В. 2. С. 3–14.
- Динесман Л. Г., Савинецкий А. Б. 2000. Влияние пастбищной дигрессии степей на млекопитающих Русской равнины // Зоол. ж., Т. 79. В. 4. С. 388–396.

- Динесман Л. Г., Ходашова К. С. 1955. Грызуны – вредители лесных культур в глинистой полупустыне Северо-Западного Прикаспия // Тр. Ин-та леса. М. Т. 25. М Изд. АН СССР
- Динец В. Л., Ротшильд Е. В. 1996. Звери России (серия «Энциклопедия природы России»). М. 344 с.
- Дмитриев А. И. 1981. Краниометрическая изменчивость и причины вымирания жёлтой пеструшки *Eolagurus luteus* (Rodentia, Microtinae) в Волго-Уральском междуречье // Зоол. журн. Т. 60. В.12. С. 1841–1848.
- Дмитриев А. И. 2001. Палеоэкологический анализ костных остатков мелких млекопитающих Прикаспия и генезис природных очагов чумы. Нижний Новгород. 168 с.
- Дмитриев А. И. 2004. Эволюция мелких млекопитающих аридной зоны. Нижний Новгород.: Изд-во НГПУ. 251 с.
- Добровольский Г. В., Куст Г. С. 1995. Глобальные изменения климата и эволюция почвы. // Природа. № 8. С. 63–71.
- Добронравов В. П. 1967. Особенности фенологии малого суслика в Терско-Камском междуречье // Грызуны и их эктопаразиты. Сб. научн. работ противочумн. учр. Саратов. С. 39–43.
- Доскач А. Г. 1977. К вопросу о причинах колебания уровня Каспийского моря // Колебания увлажнённости Арало-Каспийского региона в голоцене. М. С. 21–22.
- Доскач А. Г. 1979. Природное районирование Прикаспийской полупустыни. М.: Наука. 142 с.
- Дрё Ф. 1976. Экология. М. Атомиздат. 168 с.
- Дробинский О. К., Дубягин П. С., Мещерякова Л. В. 1980. Особенности динамики численности некоторых грызунов в открытых местообитаниях Волго-Уральских песков // Грызуны. Матер. 5-го всес. совещ. по грызунам. М.: Наука. С. 181.
- Дубинин В. Б. 1954. Об обитателях нор животных глинистых пустынь Узбекистана // Тр. ЗИН СССР. Л. Т. 15. С. 283–303.
- Дубров А. П. 1990. Лунные ритмы у человека. М.: Медицина. 160 с.
- Дубровский В. Ю. 1999. Роль долин малых рек в формировании структуры населения мелких млекопитающих в равнинных и горных ландшафтах лесной зоны // 6-й съезд териологического о-ва. Тез. докл. М. С. 79.
- Дубровский В. Ю., Брагин М. А., Булычёв В. П., Ильченко О. Г., Лазовская М. П., Лазовский А. Р., Мир-Касимова С. А., Осипов В. П., Федорович В. В. 2011. Особенности биологии пегого пугорака (*Dipomesodon pulchellum* (Licht., 1823)) в Волго-Уральских песках. // Бюлл. МОИП, отд. биол., Т. 116. В. 3. С. 24–31.
- Дубровский Ю. А. 1961. Особенности размещения жёлтого и малого сусликов в области их совместного обитания // Зоол. ж. Т. 40. В.12. С.1868–1873.
- Дубровский Ю. А. 1962. Картирование прежнего и современного распространения степных сурков в Актюбинских степях // Исследования географии природных ресурсов животного и растительного мира. М.: АН СССР. С. 24–32.
- Дубровский Ю. А. 1959. Опыт зоогеографического районирования актюбинских степей. // География населения наземных животных и методы его изучения. М. Изд-во АН СССР. С. 23–32.
- Дубровский Ю. А. 1963. Распространение степной пищухи и некоторые черты её экологии на западе Казахстана // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 68. В. 4. С. 44–49.
- Дубянская Л. А., Дубянский М. А., 1980. Прогнозирование численности мышевидных грызунов в Предурьестурье // Грызуны. Матер. 5-го всес. совещ. по грызунам. М.: Наука. С.181–183.
- Дубянская Л. А., Дубянский М. А., 1986. О связи между предшествующей и последующей численностью большой песчанки в её географических популяциях. // Экология, В. 3. С. 51–56.
- Дубянская Л. Д., Дубянский М. А. 1990. О специфичности географических популяций большой песчанки по связям численности со средой // Матер. 5-го съезда всес. териол. о-ва М. Т. 2. С. 146–147.
- Дубянский М. А., 1963. Типы поселений большой песчанки и их эпизоотологическое значение в Приаральских Кара-Кумах // Зоол. журн. Т. 42. В. 1. С. 103–113.
- Дубянский М. А., Асенов Г. А., Кенжебаев А. Я., Сабиллаев А. С., Ваваев А. Н., Дубянская Л. Д. 1990. Принцип пространственной и функциональной организации поселений большой песчанки // Матер. 5-го съезда всес. териол. о-ва М. Т. 2. С. 54–55.

- Дубянский М. А., Тлегенов Т. Т. 1977. Статистическое сравнение динамики численности полуденной и гребенщиковой песчанок с динамикой некоторых погодных факторов на юго-востоке Волго-Уральских песков // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. М. С. 138–139.
- Дунаева Т. Н. Кучерук В. В., 1938. Особенности питания домашнего сыча в связи с географическими и стационарными условиями и сезоном года. // Зоол. журн. Т. 17. В. 6. С. 1080–1090.
- Дятлов А. И. 1959. Сезонные изменения упитанности больших песчанок в Северных Кызылкумах в сопоставлении с течением эпизоотии чумы // Грызуны и борьба с ними. Саратов. В. 6. С. 212–222.
- Дятлов А. И. 1960. Материалы по биологии тонкопалого суслика (*Spermophilopsis leptodactylus* Licht.) в Каракалпакской части Кызылкумов // Материалы по фауне и экологии наземных позвоночных Казахстана (Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, т. 13). Алма-Ата: АН КазССР. С. 37–44.
- Дятлов А. И., Грижебовский Г. М., Ефременко В. И., Мезенцев В. М. 2001. Эколого-эпидемиологические последствия антропогенной трансформации ландшафтов и некоторых чрезвычайных ситуаций на Северном Кавказе // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы. Вып. 4. С. 128–133.
- Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. 1982. Обыкновенная слепушонка Южного Урала и Северного Казахстана // Млекопитающие (Тез. докл. 3-го съезда всесоюз. териол. о-ва). М. Т. 1. С. 192–193.
- Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. 1990. Динамика популяций обыкновенной слепушонки Зауралья (по результатам мечения) // Матер. 5-го съезда всес. териол. о-ва М. Т. 2. С. 148–149.
- Елисеев Д. О. 2007. Современное состояние фауны позвоночных острова Барса-Кельмес и её динамика за последние 50 лет // Тр. Заповедника Барса-Кельмес. Алматы. В. 2. С. 107–128.
- Емельянов П. Ф. 1987. Причины понижения численности малого суслика в степях Предкавказья // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на поселения наземных позвоночных животных (тез. всесоюз. сов.) М. Ч. 1. С. 274–278.
- Емельянов П. Ф. 1988. Малый суслик как индикатор антропогенной трансформации степных ландшафтов на Северном Кавказе. // Грызуны. Тез. докл. 7-го всес. совещ.
- Емельянов И. Г., Золотухина С. И. 1990. Изменения пространственной структуры популяции общественной полёвки на разных фазах динамики численности // Матер. 5-го съезда всес. териол. о-ва М. Т. 2. С. 151.
- Ердаков Л. Е. 2001. Энергетический обмен. // Водяная полёвка. Колл. монография. М.: Наука. С. 236–247.
- Ержанов Н. Т. 2000. Млекопитающие Казахского мелкосопочника (фауна, биология, экология, цитогенетика, охрана и рациональное использование). Автореф. дис. докт. биол. н. Алматы. 47 с.
- Ермаков О. А., Титов С. В. 2000. Динамика границы ареала большого суслика *Spermophilus major* (Rodentia, Sciuridae) в Поволжье // Зоол. ж. Т. 79. В. 4. С. 503–509.
- Ермаков О. А., Титов С. В., Сурин В. Л., Зборовский С. С., Формозов Н. А. 2004. Внутривидовая дифференциация малого суслика *Spermophilus pygmaeus* и предварительные данные о положении горного суслика (*Spermophilus musicus*) по молекулярно-генетическим данным // Биол. разнообразие Кавказа. Матер. 3-й междунар. конф. Т. 1. Нальчик. С. 135–144.
- Ермолова Н. В. 2009. Конкуренция как фактор регуляции численности блох грызунов // Акт. вопросы инф. патологии. Юбил. науч.–практ. конф., посв. 100-летию Ростовского НИИ микроб. и паразитологии. Ростов-на-Дону. С. 185–187.
- Ермолова Н. В. 2013. Эколого-эпизоотологическая характеристика таксоценозов блох горного суслика в Центрально-Кавказском высокогорном природном очаге чумы. // Автореф. дис. к. б. н. Саратов, 20 с. по грызунам. Свердловск. Т. 3. С. 16–17.
- Ермолова Н. В., Артюшина Ю. С. 2011. Изучение внутривидовой конкуренции блох *Ctenophthalmus orientalis* – паразитов горного суслика *Spermophilus musicus* // Акт. вопросы энтомологии. Матер. 4-й междунар. научно-практ. Интернет-конф. Ставрополь. С. 210–212.
- Ермолова А. Д., Спицын Н. А. 1970. К фауне иксодовых и гамазовых клещей в природных очагах туляремии в Волгоградской области // 2-е акаролог. Совещ. Тез. докл. Ч. 1. Киев: Наукова думка. С. 200–201.
- Ермолова Н. В., Шапошникова Л. И., Тебуева О. М. 2013. Влияние экологических факторов на таксоценоз блох горного суслика (*Spermophilus musicus*) в условиях Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы // Соврем. проблемы науки и образования. В. 1.; URL: <http://www.science-education.ru/107-8487>.

- Ермолова Н. В., Шапошникова Л. И. 2014. Изучение межвидовой и внутривидовой конкуренции имаго блох горного суслика. // Матер. Юбилейной научно-практ. конф. Уральской противочумн. станции 1914–2014 гг. Уральск. С. 287–288.
- Ерофеева С. Н. 1970. Эколого-морфологическая характеристика мышей р. *Apodemus* Каур. Азербайджана. Автореф. дис. канд. биол. н. Баку. 27 с.
- Ефимов В. И. 2005а. Жёлтый суслик. (*Spermophilus fulvus* Lichtenstein, 1823) // Зайцеобразные и грызуны Средней Азии. Отв. ред. В. В. Кучерук, Л. А. Хляп. М.: ГЕОС. С. 40–65.
- Ефимов В. И. 2005б. Краснохвостая песчанка (*Meriones libycus* Lichtenstein, 1823) // Зайцеобразные и грызуны Средней Азии. Отв. ред. В. В. Кучерук, Л. А. Хляп. М.: ГЕОС. С. 210–232.
- Ефимов В. И. 2005в. Серая крыса (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769) // Зайцеобразные и грызуны Средней Азии. Отв. ред. В. В. Кучерук, Л. А. Хляп. М.: ГЕОС. С. 284–292.
- Жовтый И. Ф. 1985. Сравнительно-экологический обзор крысиных блох Сибири и Дальнего Востока. // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения численности. М., Наука. С. 228–242.
- Зайцев М. В., Войта Л. Л., Шефтель Б. И. 2014. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. В. 178. Насекомоядные. СПб. Наука. 391 с.
- Зайцеобразные и грызуны пустынь Средней Азии. 2005. // Отв. ред. В. В. Кучерук, Л. А. Хляп. М.: ГЕОС. 328 с.
- Залесский А. И. 1962. К экологии лесной полёвки *Clethrionomys glareolus* Schreb. в Западном Казахстане // Тр. НИИ защиты растений. Т. 7. С. 573–576.
- Залесский А. И., Алимбаев Р. А., Цыганков А. Ф. 1980. Биотопическое распространение и численность некоторых грызунов в Центральном Казахстане // Матер. 5-го всесоюзн. Сов. по грызунам. М. С. 194–196.
- Залесский А. И., Гаврилов Э. И., 1961. Новые данные о распространении некоторых видов тушканчиков в Западном Казахстане. // Тр. НИИ заш. Раст. КазАССР. Т. 6. С. 292–296.
- Залетаев В. С. 1989. Экологически дестабилизированная среда: Экосистемы аридных зон в изменяющемся гидрологическом режиме. М.: Наука, 148 с.
- Залетаев В. С. 1997. Структурная организация экотонов в контексте управления // Экотоны в биосфере. М.: Изд-во РАСХН, С. 11–29.
- Зарудный Н. А. 1897. Заметки к познанию фауны млекопитающих Оренбургского края // Матер, к познанию фауны и флоры Российской империи. В. 3. С. 329–372.
- Засухин Д., Тифлов В. 1932. Энто- и эктопаразиты степного суслика // Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. Саратов. Т. 11. В. 2. С. 129–132.
- Захаров А. В., Гражданов А. К., Рахманкулов Р. Р., Щёткина Е. А., Киреева Б. К., Шамкина М. К. 2001. Групповое заболевание трихинеллёзом жителей Западно-Казахстанской области // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алма-Аты. В. 4. С. 306–307.
- Зимина Р. П., Полевая Ж. А. 1977. Сокращение площади степных и лесостепных угодий в Казахстане и запасы байбака // Редкие и исчезающие звери и птицы Казахстана. Алма-Ата. С. 34–38.
- Зимов С. А., Чупрынин В. И. 1991. Экосистемы: устойчивость, конкуренция, целенаправленное преобразование. М.: Наука. 160 с.
- Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Мельник Т. И. Концепция континуума и градиентный анализ на уровне особей и популяций растений // Журнал общ. биологии. М. 1996. Т. 57. В. 6. С. 684–695.
- Зонн С. В., Чернышев Е. П., Рунова Т. Г. и др. 1994. Степи Русской равнины: состояние, рационализация аграрного освоения. М.: Наука. 212 с.
- Зоря А. В., Крамаренко С. С. 2003. Особенности размножения серого хомячка в условиях Северо-Восточной Украины // Териофауна России и сопредельных территорий. М. С. 139–140.
- Зубко Я. П., Остряков С. И. 1961. О размножении слепушонки (*Ellobius talpinus* Pallas) на юге Украины // Зоол. ж. Т. 40. В. 10. С. 1577–1579.
- Зубкова Л. В., Линдеман Г. В. 1971. Млекопитающие искусственных лесных насаждений в прикаспийской глинистой полупустыне // Животные искусственных лесных насаждений в глинистой полупустыне. М. Наука. С. 178–192.
- Иванов В. В. 1958. Степи Западного Казахстана в связи с динамикой их покрова. М.– Л.: Изд-во АН СССР. 288 с.

- Иванова Л. Н., 2001. Особенности водно-электролитного обмена и функции почек // Водяная полёвка. Колл. монография. М.: Наука. С. 346–385.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. 2003. Введение в количественную биологию. Петрозаводск, ПетрГУ. 304 с.
- Игнатьев А., Молодцова П. 1929. Блохи гнезда суслика в Черноярском районе Астраханского округа // Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. Саратов. Т. 8. В. 2. С. 158–159.
- Иофф И. Г. 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск. Орджоникидзевское краевое изд-во. 116 с.
- Иофф И. Г., Микულიн М. А., Скалон О. И. 1965. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М. Медицина. 370 с.
- Ипатьева Н. В. 1968. Факторы, влияющие на выживание сусликов в период спячки и на их размножение. Автореф. дис... канд. биол. н. Л. 21 с.
- Иркалиева Р. М. 1990. Распространение и численность слепыша в Уральской области // Матер. 5-го съезда всес. териол. о-ва. М. Т. 1. С. 130–131.
- Иркалиева-Хибашева Р. М. 1986. Сезонная и суточная активность гигантского слепыша в Западном Казахстане // Тез. докл. 4-го съезда ВТО. М.: Наука. Т. 1. С. 227–228.
- Исаев С. И., Савинецкая Л. Е. 2002. Восстановление степной растительности и вспышка численности общественной полёвки (*Microtus socialis*) на юго-западе Чёрных земель в Калмыкии // Зоол. журн. Т. 81. В. 3. С. 358–368.
- Исаева С. Б., Альжанов Т. Ш., Кобыратбаев К. К., Сатыбалдиева Л. С., Маманова Ж. Т. 2011. О выявлении блох диких грызунов на домовых мышьях из жилых объектов г. Аральск. // Карант. и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы. В. 1–2 (23–24). С. 93–94.
- Исаков С. И., 1992. Размножение и динамика популяции малой белозубки (*Crocidura suaveolens* Pall., 1811) в Средней Азии // Матер. 1-го всес. сов. по биологии насекомыхядных млекопитающих. М. С. 69–71.
- Исенов Х. А. 1990. Распространение стадной полёвки в Центральном Казахстане и определяющие его факторы // Матер. 5-го всесоюзн. съезда Териолог. Общества АН СССР. М. Т. 2. С. 80.
- Исенов Х. А., Андреев А. В., Фаустов Л. В., Бекишбеков Э. З. 1990. Зайцеобразные и грызуны Центрального Казахстана – обитатели каменистых биотопов // Матер. 5-го всесоюзн. съезда Териолог. Общества АН СССР. М. Т. 2. С. 282.
- Искаков Б. Г. 2010. Фауна блох Ащикольского плато. // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 1–2 (21–22). С. 98–100.
- Исмагилов М. И. 1952. Характеристика популяции суслика-песчаника на острове Барса-Кельмес // Зоол. ж. Т. 31. В. 6. С. 932–939.
- Исмагилов М. И., 1955. О спячке суслика-песчаника (*Citellus maximus* Pall.) на острове Барса-Кельмес. // Зоол. ж. Т. 34. В. 2. С. 454–459.
- Исмагилов М. И., Бекенов А. 1969. Условия пребывания и биология жёлтой пеструшки (*Lagurus luteus*) в Зайсанской котловине // Зоол. ж., Т. 48. В. 12. С. 1869–1878.
- Исмагилов М. И., Кыдырбаев Х. К. Алимбаев Р. А., 1966. Некоторые данные по экологии приаральского толстохвостого тушканчика (*Pygerethmus platyurus* Licht.). // Изв. АН КазССР, серия биол. В. 5. С. 45–49.
- Кадацкая К. П. 1961. О распределении блох сусликов в зависимости от экологических условий // Тр. НИИ ПЧИ Кавказа и Закавказья. Ставрополь. В. 5. С. 40–61.
- Кадацкая К. П. 1961. Сбор и учёт блох в жилищах человека и кошарах фланелевыми флажками. // Тр. НИИ ПЧИ Кавказа и Закавказья. Ставрополь. В. 5. С. 74–75.
- Кадацкий Н. Г. 1964. Грызуны Талыша и Ленкоранской низменности и их распространение по ландшафтно-географическим районам // Зоол. ж. Т. 43. В. 11. С. 1693–1707.
- Кадырбаев Х. Н., 1982. Биологические основы промысла суслика-песчаника в Казахстане. // «Млекопитающие». Тез. докл. 3-го съезда ВТО. М. Т. 1. С. 232.
- Кадырбаев Х. Н. 1990. Эмбриональная смертность жёлтого суслика // Матер. 5-го съезда всес. териол. о-ва М. Т. 2. С. 88–89.
- Казанцева Ю. М., Фенюк Б. К. 1937. К экологии мохноногого тушканчика – *Dipus sagitta* Pall. (Mammalia). // Уч. Зап. Саратовского гос. ун-та. Биол. серия. В. 1 (4). № 1. С. 134–166.

- Казахстан. Общая физико-географическая характеристика. 1950. / Отв. ред. А. А. Григорьев. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 492 с.
- Казанцева Ю. М., Фенюк Б. К. 1937. К экологии мохноногого тушканчика – *Dipus sagitta* Pall. (Mammalia) // Уч. Зап. Саратовского гос. ун-та. Биол. серия. В. 1 (4). № 1. С. 134–166.
- Калабухов Н. И. 1957. Предпочитаемая температура млекопитающих и её связь с другими особенностями терморегуляции // Грызуны и борьба с ними. Саратов. Саратовское книжное издательство. Вып. 5. С. 3–49.
- Калабухов Н. И., 1965. Адаптивные особенности двух географических форм полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pall.) // Зоол. журн. Т. 44. В. 7. С. 1048–1062.
- Калабухов Н. И. 1969. Периодические (сезонные и годовичные) изменения в организме грызунов, их причины и последствия. Л. Наука. 249 с.
- Калабухов Н. И., Пряхин В. А., 1954. Некоторые эколого-физиологические особенности песчанок: гребеншиковой и полуденной // Зоол. журн. Т. 33. В. 4. С. 889–903.
- Калабухов Н. И., Раевский В. В. 1936. Цикл жизни малого суслика и закономерности в развитии чумной эпизоотии. Сообщ. 6. Экологические особенности малого суслика в различные периоды годового цикла. // Вестник микроб., эпидем. и паразитол. Саратов. Т. 15. В. 1. С. 109–130.
- Калабухов Н. И., Тропин Н. И., 1979. Отличия в строении нёбных складок у двух подвидов полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pall.) // Экология. В. 6. С. 59–64.
- Калмакова М. А. 2009. Фауна блох большой песчанки в Северо-Восточных Кызылкумах. // Карант. и зоонозн. инф. в Казахстане. Алматы. В. 1–2 (19–20). С. 95–98.
- Калязина И. М., Прошин В. Г. 1976. Лесная мышь как компонент паразитарной системы в очагах туляремии. // Пробл. особоопасных инф. Саратов. В. 2 (48) С. 48–51.
- Камбулин Е. А., 1941. Материалы по экологии большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) в Казахстане и меры борьбы с ней // Грызуны и борьба с ними. Саратов. В. 1. С. 95–151.
- Камнев П. И. 1955. О стационарном размещении малого суслика в условиях комплексной полупустыни // Грызуны и борьба с ними. Саратов. В. 4. С. 3–19.
- Камнев П. И., Скворцов Г. Н., Гурьева И. М. 1959. Заметки по экологии некоторых видов грызунов Западной части Центральных Кара-Кумов // Грызуны и борьба с ними. Саратов. В. 6. С. 97–115.
- Капранова Т. А., Завьялов Е. В. 1995. Экология питания обыкновенной пустельги (*Falco tinnunculus* L.) на территории Дьяковского леса. // Экология и охрана окружающей среды: Тез. 2-й междунар. науч.– практ. конф. Ч. 2. Пермь. С. 59–60.
- Карабеков М., Реймов Р. 1969. К вопросу экологических и морфологических особенностей «синантропных» и природных популяций некоторых мышевидных грызунов. // Вестник Каракалпакск. ФАН УзССР В. 3. С. 88–90.
- Карасёва Е. В. 1961. Влияние распашки целины на образ жизни и территориальное распределение мышевидных грызунов в Северном Казахстане. // Зоол. ж. Т. 40. В. 5. С. 768–773.
- Карасёва Е. В. 1963. Материалы к познанию географического распространения и биологии некоторых видов мелких млекопитающих Северного и Центрального Казахстана // Биология, биогеография и систематика млекопитающих СССР. Тр. МОИП. Т. X. М.: АН СССР. С. 194–219.
- Карасёва Е. В. 2008. Особенности размножения, смертности и динамики возрастного состава в популяции полевых мышей (*Apodemus agrarius* Pall.) Терско-Кумской низменности // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 113. В. 4. С. 3–10.
- Карасёва Е. В., Телицына А. Ю. 1996. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М. 227 с.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. 2008. Методы изучения грызунов в полевых условиях. 416 с.
- Карасёва Е. В., Телицына А. Ю., Самойлов Б. Л. 1999. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М.: Наука. 245 с.
- Карасёва Е. В., Тихонова Г. Н., Богомолов П. Л. 1992. Ареал полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в СССР и особенности обитания вида в разных его частях // Зоол. журн. Т. 71. В. 6. С. 106–115.
- Карасёва Е. В., Тихонова Г. Н., Степанова Н. В. 1990. Мелкие млекопитающие незастроенных участков города Москвы // Бюлл. МОИП. Биол. Т. 95. В. 2. С. 32–44.
- Карелин Г. С. 1875. Разбор статьи Рябинина «Естественные произведения земель Уральского казачьего войска» // Тр. СПб общ. естествоиспытателей. Т. 6. С. 186–298.

- Карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» 1999. м. 1: 8 000 000. / Отв. ред. Г. Н. Огуреева. М.
- Карта «Растительность СССР» для высших учебных заведений. 1990. м. 1: 4 000 000. / Отв. ред. А. В. Белов, С. А. Грибова, З. В. Карамышева, Т. В. Котова. М.: ГУГК при СМ СССР.
- Касабеков Б. Б. 2011. К распространению и биотопической приуроченности грызунов в пустынной зоне на юге Актыубинской области. // Зоолог. исследования за 20 лет независимости республики Казахстан. Матер. междунар. конф. Алматы. С. 246–248.
- Касаткин Б. М., Леонтьева М. Н., Томилова Т. П., 1967. Оценка различных местообитаний большой песчанки в связи с особенностями структуры её поселений // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука. С. 168–177.
- Касаткин В. И., Рожков А. А., Мещерякова Л. В. 1969. Размещение и изменения численности мышевидных грызунов дельты Волги. // Зоол. журн. Т. 48. В. 5. С. 746–751.
- Касаткин М. В. 1990. К экологии общественной полёвки предгорий Дагестана // Матер. 5-го съезда всеес. териол. о-ва М. Т. 2. С. 158–159.
- Касаткин М. В. 1997. Временные поселения общественной полёвки (*Microtus socialis*) Дагестана // Зоол. журн. Т. 76. В. 7. С. 878–880.
- Касаткин М. В. 1999. Структура поселений общественной полёвки (*Microtus socialis*) в Калмыкии в фазе пика численности // 6-й съезд териологического о-ва. Тез. докл. М. С. 111.
- Касаткин М. В., Исаев С. И., Савинецкая Л. Е. 1998. Некоторые особенности экологии общественной полёвки (*Microtus socialis*) в районе Чёрных земель Калмыкии в период нарастания численности. // Зоол. ж. 1998. Т. 77. В. 5. С. 582–592.
- Касенгалиева А. Б., Абилов С. Т., Кайреденова З. Ж. 2011. Эпидемия бешенства и меры его профилактики в Курмангазинском районе Атырауской области. // Карант. и зоонозн. инф. в Казахстане. Алматы. В. 1–2 (23–24). С. 94–96.
- Катаев Г. Д. 2008. Межгодовая динамика и цикличность популяций лесных полёвок и леммингов на Кольском Севере. // Матер. X всеросс. популяционного семинара. Ижевск: Книгоград. С. 146–148.
- Кашкаров Р. Д. 2003. Сообщ. 1. Численность краснохвостой песчанки *Meriones libycus* в бассейне Кашкадарьи (Узбекистан) // Териофауна России и сопредельных территорий. М. С. 153–154.
- Кашкаров Р. Д. 2003. Сообщ. 2. Основные факторы многолетней динамики численности краснохвостой песчанки *Meriones libycus* в равнинных ландшафтах бассейна Кашкадарьи (Узбекистан) // Териофауна России и сопредельных территорий. М. С. 154–155.
- Кашкаров Р. Д., Митропольский О. В. 1999. Соотношение показателей абсолютной и относительной численности полуденной песчанки в Центральном Кызыл – Кумах // 6-й съезд териологического о-ва. Тез. докл. М. С. 116.
- Кашкаров Р. Д., Урманов Р. А. 1990. Многолетняя динамика численности полуденной песчанки на северо-востоке Центрального Кызыл – Кумов // Матер. 5-го съезда всеес. териол. о-ва М. Т. 2. С. 215–216.
- Кдырсихова Г. Г., Танитовский В. А., Кдырсих Б. Г., Гражданов А. К., Бидашко Ф. Г. 2002. О находке блохи *Paraceras flabellum* Wagn. (1916) в Западно-Казахстанской области. // Матер. междунар. н.- практ. конф., посв. 70-летию Западно-Казахстанского гос. ун-та. Орал, С. 295–296.
- Келлер Б. А. 1936. Краткий вводный очерк растительности [Каспийской низменности между реками Волгой и Уралом] // Тр. СОПС АН СССР. Сер. волжско-каспийская. В. 2. С. 15–73.
- Кесслер К. Ф. 1875. Сообщение на основании письма г. Яковлева о распространении различных млекопитающих Астраханской губернии // Протоколы засед. Зоол. отделения Санкт-Петербургского общ-ва естествоиспытателей. Т. 6.
- Ким Т. А. 1960. Материалы по экологии тamarисковой песчанки (*Meriones tamariscinus* Pall.) пустыни Кызыл-Кум // Зоол. журн. Т. 39. В. 5. С. 759–765.
- Кириков С. В. 1959. Изменения животного мира в природных зонах ССР. Степная зона и лесостепь. М.: АН СССР. 175 с.
- Кириков С. В. 1978. О масти и стане тарпанов // Тез. докл. 2-го съезда ВТО. М. Наука. С. 65.
- Кириков С. В. 1983. Человек и природа степной зоны. М.: Наука. 125 с.
- Киришенблат Я. Д. 1936. Жуки-стафилины из нор грызунов на Юго-востоке РСФСР // Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. Саратов. Т. 15. В. 1. С. 249–253.

- Классовская Е. В., 2009. Фаунистический анализ блох (Siphonaptera) Алакольской котловины // Карант. и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы. В. 1–2. (19–20). С. 54–58.
- Клауснитцер Б. 1990. Экология городской фауны. М.: Мир. 246 с.
- Климов А. С., Самарин Е. Г., 1986. Размножение и эктопаразиты пегого пutorака в юго-восточной части Волго-Уральских песков // Редкие животные Казахстана. Алма-Ата, Наука. С. 63–65
- Климова З. И., Боруцкий Е. В., Евсеева В. Е., Медведев С. И., Нельзина Е. Н., Сержанов О. С., Харитонов Д. Е. 1970. Структура норových микробиоценозов большой песчанки в Северных Кызылкумах. 1. Таксономические и экологические группировки членистоногих, участвующих в формировании микробиоценозов // Паразитология. Т. 4. В. 5. С. 437–443.
- Климченко И. З., Петров П. А., Мьяковский В. А. и др., 1986. Колебания численности малого суслика в природном очаге чумы Северо-западного Прикаспия за 50 лет (1932–1982) // Экология, В. 1. С. 58–64.
- Князев А. В., 1981. Вековые изменения численности грызунов и пищух среднегорных степей Южного Хэнтя // Зоол. журн. Т. 60. В. 5. С. 733–741.
- Ковальская Ю. М. 1994. К вопросу о распространении серых полёвок группы *arvalis* (Rodentia, Mammalia) в Казахстане // Зоол. журн. Т. 73. В. 3. С. 120–125.
- Ковда В. А. 1950. Почвы Прикаспийской низменности (северо-западной части). Научный отчет о результатах исследований, проведенных в 1932–1938 гг. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 256 с.
- Ковшарь А. Ф., Ковшарь В. А., 2003. Животный мир Казахстана. Алматы: Алматыкітап. 128 с.
- Козакевич В. П. 1959. Сезонные изменения уровня обмена веществ, терморегуляции и активности жёлтого и малого сусликов Волжско-Уральских песков // Грызуны и борьба с ними. Саратов. В. 6. С. 3–22.
- Козлов А. Н. 1979. Заселение Северного Казахстана серой крысой в результате освоения целинных земель // Экология. В. 6. С. 89–91.
- Козлов В. И., Тухсанова Н. Г. 1966. Питание мышевидных грызунов // Уч. Зап. Горьковского ГУ им. Н. И. Лобачевского. Серия биол. В. 75. С. 117–128.
- Козлов Н. П. 1962. Особенности размножения домового мыши в засушливых степях Ставропольского края // Бюлл. МОИП. Серия биол. Т. 67. В. 2. С. 117–
- Козлова Т. А., Рогаткин А. К., Попов Н. В. 1994. Взаимосвязь пространственных проявлений эпизоотий чумы с гидрологическими факторами в Прикаспийском песчаном очаге. // Сб. науч. трудов Причерноморской противочумной станции Госкомсанэпиднадзора РФ. Новороссийск. В. 1. С. 45–47.
- Колесник Ю. А. 1990. Периодические колебания численности животных как проявление многолетних изменений геофизических параметров Земли // Матер. 5-го съезда всес. териол. о-ва. М. Т. 2. С. 217–218.
- Колесник Ю. А. 2002. Роль гелиогеофизических процессов в динамике биосистем. Владивосток. Дальнаука. 187 с.
- Колнобрицкая О. Н., Попов В. Н., Куличенко А. Н. 2004. Заражённость арбовирусами мелких млекопитающих, отловленных в полупустынной зоне Саратовской области // Млекопитающие как компонент аридных экосистем. Мат. конф. М. С. 60–61.
- Колоденко А. И. 1990. К распространению и численности пегого пutorака в Туркменистане // Матер. 5-го съезда всес. териол. о-ва М. Т. 2. С. 82–83.
- Колоденко А. И. 1992. К экологии и распространению малой белозубки в Туркменистане // Матер. 1-го всес. сов. по биологии насекомыхных млекопитающих. М. С. 85–87.
- Колосов А. 1935. Заметки о фауне млекопитающих низовий Эмбы // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 44. В. 7–8. С. 375–383.
- Колпакова С. А. 1944. К экологии блох полуденных песчанок (*Pallasiomys meridianus* Pall.) в связи с их эпидемиологическим значением в Волжско-Уральских песках. Дисс. к. б. н. Саратов. 211 с.
- Колпакова С. А., Лапина Н. Ф., Мелешук А. П. 1957. Биологические наблюдения над *Pulex irritans* – блохой хищных млекопитающих. // Тез. докл. научн. конф. по природной очаговости и эпидемиол. особо опасных заболеваний. Саратов: Коммунист. С. 172–175.
- Колпакова С., Липперт Н. 1937. Об естественном освобождении гнёзд *Citellus pygmaeus* от блох на площадях, очищенных от сусликов // Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. Саратов. Т. 16. В. 1–2. С. 153–170.

- Кондратенков И. А., Опарин М. Л. 2005. Современное распространение и динамика расселения рыси (*Lynx lynx* L.) в Саратовской области // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Матер. совещания. Саратов. С. 157–159.
- Кондратенков И. А., Хрустов А. В., Алёшин А. А. 1999. Распространение и численность степного сурка в северной части Нижнего Поволжья // 6-й съезд териологического о-ва. Тез. докл. М. С. 124.
- Кондрашкин Г. А. 1948. Основные черты экологии водяных крыс в дельте Волги. // Тр. науч. конф., посв. 25-летию Ин-та «Микроб». Саратов. С. 247–267.
- Кондрашкин Г. А. 1959а. О зимнем размножении водяных полёвок // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Сарат. книж. изд-во. В. 6. С. 137–142.
- Кондрашкин Г. А. 1959б. Пробуждение от зимней спячки земляных зайчиков разного пола // Грызуны и борьба с ними. Саратов. В. 6. С. 314–315.
- Кондрашкин Г. А., Едыкина В. С., 1957. Очерк экологии земляного зайчика дельты Волги. // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Сарат. книж. изд-во. В. 5. С. 50–84
- Кондрашкин Г. А., Кондрашкина К. И., Пугачёв Ю. А., Скарзов М. М., Щурихина М. И., Поляков В. К. 1963. Об элементах бореальной фауны в полупустынях Западного Казахстана // Тез. докл. 3-й всес. конф. по зоогеографии суши. Ташкент. С. 138–139.
- Кондрашкин Г. А., Скарзов М. М., Калязин И. М., Кондрашкина К. И., Пугачёв Ю. А., Демьяшев М. П., Лукьянова А. Д., Гришин А. В., Прошин В. Т., Ерёмченко А. Т. 1970. Природная очаговость туляремии в долине среднего и нижнего Урала // Проблемы ООИ. Саратов. В. 4 (14). С. 72–97.
- Коннова А. М. 1941. Длительность сохранения летальной концентрации HCN в норах. затравленных цианплавом, в зависимости от стадий обитания малого суслика // Тр. Ростовского н/Д Противочумного ин-та. Т. 2. С. 128–133.
- Копыл И. В., Николаев В. А. 1984. Физико-географическое районирование Прикаспийской низменности по материалам космической съемки // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. № 1. С. 65–70.
- Коробицына К. В., 1969. Внутривидовая изменчивость хромосом некоторых песчанок (*Meriones*, *Gerbillinae* *Cricetidae*, *Rodentia*) // Млекопитающие. Эволюция, кариология, фаунистика, систематика. Новосибирск. С. 117–120.
- Коробицына К. В., 1975. Сравнительная кариология песчанок. Автореф. дис... канд. биол. н. Владивосток. БПИ ДВНЦ АН СССР.
- Косминский Р. Б. 1961. К вопросу о численности блох на домовых мышах, обитающих в постройках сельского типа. // Тр. НИПЧИ Кавказа и Закавказья. Ставрополь В. 5. С. 62–73.
- Котенкова Е. В. 2000. Синантропные и дикоживущие мыши надвидового комплекса *Mus musculus* s. lato: систематика, распространение, образ жизни, механизмы изоляции и эволюция // Автореф. дис... докт. биол. н. М. 22 с.
- Котин Н. И., Соколов А. А., 1960. Характеристика почв Западно-Казахстанской области // Агроклиматический справочник Западно-Казахстанской области Алма-Ата: Казгосиздат, 1960. С. 66–91.
- Котти Б. К. 2004. Блохи (*Siphonaptera*) Кавказа: экология, зоогеография, значение в природных очагах чумы. Дис... д. б. н. Старополь. 250 с.
- Красная Книга Республики Казахстан. 2010. Том 1. Животные. Часть 1. Позвоночные. Издание 4-е, исправленное и дополненное. Алматы. 323 с.
- Краснов Б. Р. 1984. Совместное обитание полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) и домовых мышей (*Mus musculus*) в полупустыне Северо-Западного Прикаспия // Зоол. ж. Т. 63. В. 3. С. 421–428.
- Краснова А. М., Щепотьев Н. В. 1967. Экологические особенности токсоплазмозоносителей Нижнего Поволжья и их возможная роль в образовании природных очагов токсоплазмоза // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука. С. 252–255.
- Крафт В. А. 1965. Размножение водяных полёвок (*Arvicola terrestris* Pall.) и факторы, регулирующие их численность в пойме р. Ишим // Зоол. ж. Т. 44. В. 1. С. 117–122.
- Кривоносов К. И. 1959. О формировании фауны грызунов в лесных посадках на песках // Зоол. журн. Т. 38. В. 4. С. 632–635.
- Крылова К. Т., Варшавский С. Н., Шилова Е. С., Шилов М. Н., Подлесский Г. И., Комардина М. Г. 1961. Особенности межвидового контакта в поселениях большой песчанки Северного Приаралья // Зоол. ж., Т. 40. В. 3. С. 434–446.

- Кубанцев Б. С., 1961. Динамика численности и интенсивность размножения малого суслика // Учён. Зап. Сталинградского пед. Ин-та. В. 13. С. 79–82.
- Кудряшов В. С., 1975. К вопросу о взаимоотношениях ондатры и выхухолы и об особенностях отлова ондатры в выхухольевых угодьях. // Тр. Окского гос. заповедника МСХ СССР. С. 179–225.
- Кузенков В. И. 1941. Наблюдения за сезонным колебанием количества и видового состава блох на сусликах в активный период их жизни // Тр. Ростовского на Дону Противочумного ин-та. Ростов на Дону. Т. 2. С. 96–108.
- Кузнецов А. А., Эйгелис Ю. К., Матросов А. Н., Варшавский Б. С. 1990. Связь поселений полуденной и гребенщиковой песчанок с ландшафтными элементами Волго-Уральского песчаного очага чумы // Адаптации животных в естественных и антропогенных ландшафтах. Иваново. С. 130–134.
- Кузнецов Б. А. 1928. Заметки по фауне млекопитающих Уральской губернии. // Тр. по лесному опытному делу. Т. 4. С. 46–69.
- Кузнецов Б. А. 1948. Млекопитающие Казахстана // Матер. к познанию фауны и флоры СССР. Изд. МОИП, новая серия, отд. зоол. В. 13 (28). 224 с.
- Кузнецов В. И. 1972. К экологии малой белозубки (*Crocidura suaveolens* Pall.) и пегого поторака (*Diplomesodon pulchellum* Licht.) пустыни Кара-Кум // Териология. Т. 1. Новосибирск. СО АН СССР. С. 266–276.
- Кулик Н. Ф. 1979. Водный режим песков аридной зоны. Л.: Гидрометеиздат, 280 с.
- Куницкий В. Н. 1970. Очерк сравнительной экологии блох песчанок юго-западного Азербайджана. // Переносчики особоопасных инфекций и борьба с ними. Ставрополь. С. 153–227.
- Куницкий В. Н., Гаушштейн Д. М. 1963а. Временные аспекты популяций блох большой песчанки родов *Echidnophaga*, *Xenopsylla* и *Coptopsylla* в Южном Прибалхашье. // Матер. науч. конф. по прир. очаговости и профил. чумы. Алма-Ата. С. 118–120.
- Куницкий В. Н., Гаушштейн Д. М. 1963б. Временные аспекты популяций блох большой песчанки родов *Ceratophyllus*, *Paradoxopsyllus*, *Stenophthalmus*, *Rhadinopsylla*, *Stenoponia* в Южном Прибалхашье. // Матер. науч. конф. по прир. очаговости и профил. чумы. Алма-Ата. С. 120–122.
- Куницын О. В., Бородько П. Ф., Куницына Р. Г. 1961. Некоторые экологические особенности и динамика численности малого суслика в Калмыкии // Сб. науч. трудов Элистинской противочумной станции. Элиста. В. 2. С. 261–266.
- Куст Г. С., Аветян С. А., Стома Г. В., Евдокимова Т. И., Белозёров С. М. 1992. Изменения почв аридных территорий // Изменения почв как компонента ландшафтов. Научн. отчёт по проекту Гос. науч.–тех. Программы России «Глобальные изменения природной среды и климата» М. С. 112–123.
- Кучерук В. В., 1952. Количественный учёт важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учёта численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: АН СССР. С. 9–46.
- Кучерук В. В., 1959. Степной фаунистический комплекс млекопитающих и его место в фауне Палеарктики // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: АН СССР. С. 45–87.
- Кучерук В. В. 1963а. Воздействие травоядных млекопитающих на продуктивность травостоя степи и их значение в образовании органической части степных почв // Биология, география и систематика млекопитающих СССР. М.; АН СССР. С. 157–193.
- Кучерук В. В. 1963б. Новое в методике количественного учёта вредных грызунов и землероек. // Организация и методы учёта птиц и вредных грызунов. М. С. 159–183.
- Кучерук В. В. 1990. Ареал // Серая крыса. М.: Наука. С. 62–68.
- Кучерук В. В., Митропольский О. В., Промптов В. П., Трегьяков Г. П., Шишов А. А. 1989. Размещение и численность грызунов Ферганской долины // Фауна и экология грызунов. В. 17. (Матер. к познанию флоры и фауны СССР, новая серия, отд. зоол., В. 55 (70) М.: МГУ. С. 144–179.
- Кыдырбаев Х. К. 1980. О географической изменчивости плодовитости сусликов // Грызуны. Матер. 5-го всес. совещ. по грызунам. М.: Наука. С. 226–227.
- Кыдырбаев Х. К. 1988а. Биологические основы промысла суслика-песчаника в Казахстане // Млекопитающие (Тез. докл. 3-го съезда всеосозн. териол. о-ва). М. Т. 1. С. 232.
- Кыдырбаев Х. К. 1988б. Экология светлого хорька в Казахстане // Экология и поведение млекопитающих Казахстана (Тр. Ин-та зоол. Каз ССР, т. 44). Алма-Ата: Наука Казахской ССР. С. 56–68.
- Лабунец Н. Ф. 1961. О фауне блох Дагестана // Тр. НИ противочумного института Кавказа и Закавказья. Ставрополь. Ставропол. книж. изд-во. В. 5. С. 127–137.

- Лабунец Н. Ф. 1968. Жёлтая пеструшка (*Lagurus luteus* Eversmann) в юго-западных предгорьях Хангая // Зоол. ж. Т. 47. В. 8. С. 1265–1268.
- Лавренко Е. М. 1962. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 169 с.
- Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. 1991. Степи Евразии. Л.: Наука, 146 с.
- Лавренченко Л. А., 1990. Систематический анализ надвидового комплекса *Mus musculus s.l.* // Автореф. дис. ... к. б. н. М. 25 с.
- Лаврова М. Я. 1955. Грызуны лесных полезащитных полос Ставропольской и Сальской степей. // Тр. Ин-та географии АН СССР. В. 66. С.
- Лаврова М. Я., Наумова Н. Н. 1955. Некоторые особенности образа жизни мышей в лесных полезащитных полосах. // Тр. Ин-та географии АН СССР. М. Т. 66. В. 2. С. 150–166.
- Лавровский А. А. 1959. О расселении некоторых видов животных и изменении их ареалов в связи с современной регрессией Каспийского моря // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: АН СССР. С. 227–248.
- Лавровский А. А. 1962. Общие закономерности смены ландшафтов и движения эпизоотии чумы на побережье Каспийского моря в связи с его современной регрессией // Тр. Азерб. ПЧС. Баку. Т. 3. С. 70–79.
- Лавровский А. А. 1964. Некоторые особенности структуры популяций и динамики численности животных на границах их ареалов (на примере грызунов). // Современ. проблемы изучения динамики численности популяций животных. Матер. конф. М. С. 56–58.
- Лавровский А. А. 1977. Прошлые и современные изменения ареала большой песчанки в пределах Арало-Каспийского района // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. М.: ВТО. С. 66–70.
- Лавровский А. А., Миронов Н. П., Резинко Д. С. 1951. Видовой состав, распространение и численность грызунов Ергеней в местах закладки государственных лесополос // Зоол. ж. Т. 30. В. 1. С. 35–43.
- Лавровский А. А., Попов Н. В., Дробинская О. К. и др. 1984. О долгосрочном прогнозировании эпизоотии // Электромагнитные поля в биосфере, Т. 1. М. Наука. С. 184–193.
- Лавровский А. А., Шатас Я. Ф. 1948. Причины колебаний плодовитости малого суслика (*Citellus pygmaeus Pall.*) // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП. В. 3. С. 191–202.
- Лавровский А. А., Яковлев С. А., Шилов М. М., Толоконникова С. И., Попов Н. В., Масловец Р. Д. 1965. К характеристике природного очага чумы в Северо-Восточном Прикаспии с позднего плейстоцена до современности по данным истории формирования фауны грызунов – носителей // Фаунистика и экология животных. (Тр. ЗИН АН СССР). Т. 35. М.–Л. Наука. С. 349–363.
- Лакин Г. Ф. 1973. Биометрия. М. Высшая школа. 343 с.
- Ланг Н. Н. 1940. К вопросу о сохранении чумных микробов в развивающихся личинках мух // Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. Саратов. Т. 19. В. 1. С. 96–97.
- Ланкин П. М. 1979. К экологии малого суслика (*Citellus pygmaeus*) на Западном Устюрте. // Зоол. ж., Т. 58, В. 3. С. 451–454.
- Ларина Н. И., Голикова В. Л., Денисов В. П., Девишев Р. А. 1968. Видовой состав и распределение млекопитающих // Вопр. биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов. Изд-во Саратов. гос. ун-та. С. 105–132.
- Ларина Н. И., Тарасов М. А. 1979. Суточная и сезонная активность лесной мыши и малоазийской кустарниковой полёвки в горах Северо-Западного Кавказа // Экология, В. 5. С. 56–60.
- Леви М. И., Вальков Б. Г., Штельман А. И., Канатов Ю. В., 1959. Экспериментальная чума у разных популяций полуденной песчанки. // Сб. н. работ Элигинской противочумн. станции. В. 1. С. 43–64.
- Леви М. И., Зинин П. И., Штельман А. И., Ширяев Д. Т., Миронов Н. П., Черкизов Ф. Д., 1963. Исследование резистентности к чуме у полуденной песчанки // Бюлл. экспер. биол. и мед. В. 7. С. 75–79.
- Левина Ф. Я. 1959. К вопросу о зональности и подразделении европейских полупустынь // Ботан. журн. Т. 44, № 8. С. 1051–1061.
- Левина Ф. Я. 1964. Растительность полупустыни северного Прикаспия и ее кормовое значение. М.–Л.: Наука, 336 с.
- Левшин А. М. 1832. Описание киргиз-казачьих и киргиз-кайсацких орд и степей // Изв. Геогр. Общ-ва. Т. 1. СПб. 264 с.
- Леонтьев О. К., Маев Е. Г., Рычагов Г. И. 1977. Геоморфология берегов и дна Каспийского моря. М.: Изд-во Моск. ун-та, 210 с.

- Леонтьев О. К., Фатева Н. И. 1965. Геоморфология и история развития побережья Каспийского моря. М.: Изд-во Моск. ун-та. 152 с.
- Леонтьева М. Н. 1961. О размножении больших песчанок (*Rhombomys opimus* Licht.) // Зоол. ж. Т. 40. В. 2. С. 1874–1882.
- Леонтьева М. Н. 1968. О причинах пробуждения зимоспящих животных // Зоол. Журн. Т. 47. В. 12. С. 1835–1838.
- Линдеман Г. В. 1985. Курганник *Buteo rufinus* Cretzschm. в междуречье Волги и Урала // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 90. В. 6. С. 27–37.
- Линдеман Г. В., Абатуров Б. Д., Быков А. В., Лопушков В. А. 2005. Динамика населения позвоночных животных Заволжской полупустыни. М.: Наука. 252 с.
- Лисин С. Р. 1985. Относительная численность популяций полевой и лесной мышей и их положение в сообществах грызунов на территории города Горького // Наземные и водные экосистемы. Горький. В. 8. С. 37–43.
- Лисин С. Р., Петров В. С. 1986. Размножение полевой и лесной мыши в популяциях города Горького // Наземные и водные экосистемы. Горький. В. 9. С. 58–65.
- Лисицын А. А. 1964а. Генезис условий существования Волго-Уральского природного очага чумы // Мат-лы юбилейной конф. Уральской противочумной станции 1914–1964 годы. Уральск, С. 95–103.
- Лисицын А. А. 1964б. Некоторые закономерности в динамике стада грызунов и прогноз их численности // Мат-лы юбилейной конф. Уральской противочумной станции 1914–1964 годы. Уральск, С. 167–191.
- Лисицын А. А., Демяшев М. П., Шевченко В. Л. 1964. Особенности размножения полуденных и гребенчиковых песчанок в различных районах Западного Казахстана // Матер. юбил. конф. Уральской противочумн. станции. 1914–1964. Уральск. С. 221–226.
- Лисицын А. А., Карпушев А. М. 1957. Некоторые особенности жизнедеятельности малых сусликов в условиях Северо-Западного Прикаспия // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Сарат. книж. изд-во. В. 5. С. 29–50.
- Лисицын А. А., Худяков И. И., Демяшев М. П., Шевченко В. Л. 1964. Ландшафтно-экологическая дифференцировка Волго-Уральского междуречья // Мат-лы юбилейной конф. Уральской противочумной станции 1914–1964 годы. Уральск, С. 123–138.
- Лисицын А. А., Яковлев М. Г., Мокроусов Н. Я., Радченко А. Г. 1964. Влияние истребления грызунов на эпизоотию чумы в Волго-Уральском междуречье. // Мат-лы юбилейной конф. Уральской противочумной станции 1914–1964 годы. Уральск. С. 281–286.
- Лобачёв В. С. 1966. История ареала и причины вымирания жёлтой пеструшки в Казахстане // Зоол. ж., Т. 45. В. 5. С. 741–750.
- Лобачёв В. С., Сабиллаев А. С., Шенброт Г. И. 1976. Распределение по биотопам и численность тушканчиков Приаралья // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ. В. 13. С. 13–40.
- Лобачев Ю. С. 2004. Состояние популяций некоторых млекопитающих в среднем течении р. Эмба // Млекопитающие как компонент аридных экосистем. Мат. сов. М. С. 72–73.
- Лобачев Ю. С., Байдавлетов Р. Ж., 1986. Лесная куница в пойме Урала // Редкие животные Казахстана. Алма-Ата, Наука. С. 48–49.
- Лобачев Ю. С., Есжанов Б. 2002. Об изменениях ареалов пушных зверей в Казахстане // Selevinia. Алматы. В. 1–4. С. 165–170.
- Лобков В. А. 1983. О размножении крапчатого суслика (*Citellus suslicus* Guld.) в антропогенном ландшафте Северо-Западного Причерноморья // Экология. В. 2. С. 44–49.
- Лобков В. А. 1999. Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. Одесса. АстроПринт. 270 с.
- Логинов В. Ф., Шерстюков Б. Г., Оль А. И., Акатова Н. И. 1991. Индексы солнечной и геомагнитной активности. Обнинск. 152 с.
- Лукиянов О. А. 1983. Исследование относительного обилия и демографической структуры полёвок рода *Clethrionomys* по результатам многолетнего вылова. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург УрО РАН. 24 с.
- Лукиянов О. А. 1997. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург УрО РАН. 46 с.

- Лукьянов С. Б. 2003. Биотопические предпочтения европейской малой пищухи *Ochotona pusilla pusilla* // Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. совещания. М. 2003. С. 201.
- Лопатин В. Н., Магомедов М.– Р. Д. 1985. Математическая модель популяции малого суслика // Мат. моделирование в биогеоценологии. Петрозаводск. С. 165–167.
- Лукьянов С. Б., Рыбакова Н. А., Майснер Б. 2005. Малая пищуха в экосистемах Степного Заволжья. // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Матер. совещания. Саратов. С. 159–162.
- Магомедов М.– Р. Д. 1981. Влияние плотности населения на интенсивность размножения малого суслика *Citellus pygmaeus* (Rodentia, Sciuridae) // Зоол. ж. Т. 60. В. 7. С. 1048–1057.
- Магомедов М.– Р. Д. 1986. Динамика популяций тушканчиков в связи с их пищевой специализацией // 4-й съезд всес. териологического о-ва. Тезисы докладов. М. Т. 1. С. 274–275.
- Магомедов М.– Р. Д. 1990. Связь динамики популяций тушканчиков с их энергетической обеспеченностью // Матер. 5-го съезда всес. териол. о-ва М. Т. 2. С. 179–180.
- Магомедов М.– Р. Д. 1995. Роль кормовых ресурсов и особенностей питания в динамике и устойчивости популяций растительноядных млекопитающих. Дисс. докт. биол. н. М. 426 с.
- Магомедов М. Р. Д., Ахаев М.– Х. Р. 1993. Зависимость питания и состояния популяции гребенщиковой песчанки (*Meriones tamariscinus*) от динамики кормовых ресурсов // Зоол. ж.. Т. 72. В. 2. С. 101–111.
- Магомедов М. Р. Д., Омаров К. З., Ратенкова Н. В. 2003. Особенности дифференциации трофических ниш пустынных грызунов на примере симпатрических видов песчанок *Meriones tamariscinus* и *M. meridianus* в Северо-Западном Прикаспии // Териофауна России. Материалы съезда ВТО. М. С. 206.
- Мазин В. Н., Мурзов В. Н., Жатканбаев А. Ж., Есжанов Б. Е. 1985. Распространение, численность и стациональная приуроченность пегого поторака в Южном Прибалхашье и Муюн-Кумах // Изв. АН КазССР. Сер. биол. В. 3. С. 36–39.
- Мазинг В. В. 1966. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов // Естеств. кормовые угодья СССР (Тр. МОИП, серия ботан. Т. 27.). М. С. 117–127.
- Майканов Н. С. 2009. Фауна эктопаразитов млекопитающих в Зауральском степном очаге чумы. // Карант. и зоонозн. инф. в Казахстане. Алматы. В. 1–2 (19–20). С. 55–64.
- Майканов Н. С., Бидашко Ф. Г., Танитовский В. А., Кдырсихова Г. Д., Жунусбекова С. Б., Шамарова Г. М. 2014. Эколого-фаунистический обзор блох теплокровных животных Западно-Казахстанской области. // Матер. юбил. междун. научно-практ. конф. Уральской противочумной станции 1914–2014. Уральск. С. 299–307.
- Макаров Е. А., Майканов Н. С. 2012. Биоразнообразие млекопитающих и некоторых групп птиц в Мангистауской области в связи с энзоотией чумы. // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 2 (26). С. 91–95.
- Маклаков К. В. 2004. Связь внутривидовых взаимодействий с индивидуальным ростом и динамикой численности у мелких грызунов. Автореф. дис. канд. биол. н. Екатеринбург. 29 с.
- Максимов А. А. 1964. Сельскохозяйственное преобразование ландшафта и экология вредных грызунов. М.– Л.: Наука. 252 с.
- Максимов А. А. 1984. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Изд-во «Наука» Сиб. отделение. Новосибирск. 250 с.
- Максимов А. А. 2001. Динамика численности // Водяная полёвка. Колл. монография. М.: Наука. С. 346–385.
- Малая советская энциклопедия в 30 томах. 1970–1978. 3-е издание. М. Гл. ред. А. М. Прохоров.
- Малеева А. Г. 1967а. История ареала большой песчанки и некоторые особенности формирования природного очага чумы в Северо-Западном Прикаспии в голоцене. // Экология млекопитающих и птиц. М. С. 198–206.
- Малеева А. Г. 1967б. История фауны грызунов и природные очаги чумы Северо-Западного Прикаспия в позднем голоцене. Автореф. дис. ... к. б. н. Свердловск. Изд. ИЭРЖ УФ АН СССР. 26 с.
- Мамонтов И. М. 1941. О причинах колебания численности малого суслика (*Citellus pygmaeus*) в прострстве // Экол. конф. по проблеме: Массовые размножения животных и их прогноз. Тез. докл. Киев. В. 2. С. 30–32.
- Мамонтов И. М. 1957. О возможности образования постоянных поселений малого суслика в условиях древесно-кустарниковых зарослей // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Сарат. книж. изд-во. В. 5. С. 457–461.

- Маринина Л. С. 2005а. Серый хомячок (*Cricetulus migratorius* Pallas, 1773) // Зайцеобразные и грызуны Средней Азии. Отв. ред. В. В. Кучерук, Л. А. Хляп. М.: ГЕОС.. С. 40–65.
- Маринина Л. С. 2005б. Обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pallas, 1770) // Зайцеобразные и грызуны Средней Азии. Отв. ред. В. В. Кучерук, Л. А. Хляп. М.: ГЕОС.. С. 165–172
- Маринина Л. С. 2005в. Полуценная песчанка (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) // Зайцеобразные и грызуны Средней Азии. Отв. ред. В. В. Кучерук, Л. А. Хляп. М.: ГЕОС.. С. 232–245.
- Маринина Л. С. 2005 г. Домовая мышь (*Mus musculus* Linnaeus 1758) // Зайцеобразные и грызуны Средней Азии. Отв. ред. В. В. Кучерук, Л. А. Хляп. М.: ГЕОС.. С. 273–284.
- Марочкина В. В. 2005. Тамарисковая песчанка (*Meriones tamariscinus* Pallas, 1773) // Зайцеобразные и грызуны Средней Азии. Отв. ред. В. В. Кучерук, Л. А. Хляп. М.: ГЕОС. С. 201–205.
- Мартини В. и Е.. 1916. Материалы по систематике и географическому распространению млекопитающих Киргизской степи // Ежегодник Зоол. музея АН. Т. 21. В. 4. С. 269–301.
- Масловец Р. Д. 1965. Формирование фауны грызунов в голоцене в связи с историей природной очаговости чумы на территории Северо-Восточного Прикаспия. Автореф. дис. ... канд. биол. н. Л. 33 с.
- Матишов Г. Г., Гаргопа Ю. М., Бердников С. В., Дженюк С. Л. 2006. Закономерности экосистемных процессов в Азовском море. М.: Наука. 304 с.
- Матросов А. Н., Кузнецов А. А., Слудский А. А., Попов Н. В., Козлова Т. А., Голосовский С. М., Манжигева В. С., Ким Т. С., Синцов В. К., Ерофеев А. В. 2003. Экологические особенности и эпизоотологическое значение общественной полёвки в Прикаспийском песчаном очаге чумы // Поволжский экологический журн. В. 2. С. 147–157.
- Матросов А. Н., Кузнецов А. А. 2005. Распространение и численность *Meriones tamariscinus* (Rodentia, Cricetidae) в северо-западном Прикаспии // Биоресурсы и биоразнообразии экосистем Поволжья. Матер. совещания. Саратов. С. 162–163.
- Матросов А. Н., Попов Н. В., Кузнецов А. А., Слудский А. А. 2003. Последствия увеличения численности общественных полёвок в природных очагах чумы // Териофауна России и сопредельных территорий. М. С. 216–217.
- Матросов А. Н., Чекашов В. И., Шилов М. М., Яковлев С. А., Поршаков А. М., Князева Т. В., Кузнецов А. А., Захаров К. С., Мокроусова Т. В., Попов Н. В. 2014. Результаты эпизоотологического мониторинга в полупустынной зоне Саратовского Зволжья. // Матер. юбил. междуна. научно-практ. конф. Уральской противочум. станции. 1914–2014 гг. Уральск. 2014. С. 229–231.
- Махмутов С. М. 1980. Роющая деятельность гигантского слепыша // Грызуны. Матер. 5-го всес. совещ. по грызунам. М.: Наука. С. 350–351.
- Махмутов С. М. 1986. Особенности экологии гигантского слепыша в Западном Казахстане // 4-й съезд всес. Териологического о-ва. Тезисы докладов. М. Т. 1. С. 281–282.
- Машкин В. И. 2004. Современные ресурсы корсака в России // Млекопитающие как компонент аридных экосистем. Мат. сов. М. С. 81–82.
- Маштаков В. И. 1969. Динамика численности песчанок и их блох в различных ландшафтно-экологических районах // Пробл. ООИ. Саратов. В. 4. С. 100–105.
- Медведев С. И. 1947. Энтомофауна нор суслика (*Citellus pygmaeus brauneri*) в степях Южной Украины // Энтомолог. обозрение. Т. 29. В. 1–2. С. 49–61.
- Меджидов Р. А., Музаев В. М., Бадмаев В. Б. 2011. О состоянии популяции степного орла в Калмыкии // Степной бюллетень. Новосибирск. В. 32. С. 33–37.
- Медзыховский Г. А. 1993. Волго-Уральский степной очаг чумы. Автономность, пространственная структура. Автореф. дис. ... к. б. н. Саратов. 22 с.
- Медзыховский Г. А., Бараева Г. М. 1974. Распределение и численность блох малого суслика (*Citellus pygmaeus*) на северо-востоке Волго-Уральских песков. // Зоол. ж., Т. 53. В. 4. С. 585–593.
- Медзыховский Г. А., Бараева Г. М. 1974. Паразитарные контакты грызунов на северо-востоке Волго-Уральских песков. // Проблемы ООИ. Саратов. В. 4 (38). С. 49–54.
- Мезенцев В. М., Ершов К. А., Гражданов А. К., Шевченко О. А., Мезенцева О. Н. 1994. О проявлениях чумы на малых сусликах в Урало-Кушумском междуречье в 1978–1989 гг. // Проблемы особо опасных инфекций. Саратов № 5 (75). С. 32–40.

- Мезенцев В. М., Мезенцева О. Н., Григорьева Н. М., Шевченко О. А., Кукин В. М., Гражданов А. К. 1994. Результаты исследования пастбищных клещей на туляремию в Западно-Казахстанской области в 1990–1993 гг // Сб. науч. трудов Причерноморской противочумной станции Госкомсанэпиднадзора РФ. Новороссийск. В. 1. С. 227–228.
- Мейер М. Н., Голенищев Ф. Н., Раджабли С. И., Саблина О. Л. 1996. Серые полёвки фауны России и сопредельных территорий. Санкт-Петербург. РАН. 320 с.
- Мерлин В. А. 1964. Очерки по эпизоотологии и эпидемиологии туляремии в Уральской области // Матер. юбил. конфер. Уральской противочумной станции 1914–1964 гг. Уральск. С. 326–348.
- Методические рекомендации по паспортизации природных очагов чумы. М. 1976. 18 с.
- Милунова В. П., Бараева Г. М., Белкина Н. Б., Корчевская В. А. 1964. Блохи грызунов и некоторых других животных Уральской области. // Матер. юбилейной конф. Уральской противочумной станции 1914–1964 годы. Уральск. С. 294–300.
- Милюков Ф. Н. 1952. Взаимоотношения леса и степи и проблема смещения ландшафтных зон на Русской равнине. // Изв. ВГО, В. 5. С. 431–447.
- Миронов Н. П. 1946. Эколого-географический очерк Северо-Западного Прикаспия. Канд. дис... к. б. н. Саратов
- Миронов Н. П. 1949. К вопросу о питании филина в условиях полупустыни // Природа. В. 9. С. 76–77.
- Миронов Н. П., Нельзина Е. Н., Климченко И. З., Резинко Д. С., Чернова Н. И., Данилова Г. М., Самарина Г. П., Родионова А. В. 1963. Пространственное распределение блох в норах малого суслика и рационализация методов учёта их численности // Зоол. журн. Т. 42. В. 3. С. 384–394.
- Миронов Н. П., Павлов А. Н., Пушница Ф. А., Ширанович П. И. 1952. Изменение границы ареала малого суслика в донских и ставропольских степях // Зоол. ж. Т. 31. В. 5. С. 752–760.
- Митропольский О. В. 2008. Вековое потепление климата и изменения ареалов птиц и млекопитающих в Средней Азии // Selevinia, Алматы. С. 113–123.
- Михайлов В. Н., Рычагов Г. И., Повалишников Е. С. 1998. Являются ли недавний подъем уровня Каспийского моря и его последствия природной катастрофой // Вестн. РФФИ. № 4 (14). С. 51–60.
- Млекопитающие Казахстана. Грызуны [сурки и суслики] Гл. ред. А. А. Слудский. Т. 1. Ч. 1. 1969. Изд. Наука КазССР. Алма-Ата. 453 с.
- Млекопитающие Казахстана. Грызуны [кроме сурков, земляной белки, песчанок и полёвок] Гл. ред. А. А. Слудский. Т. 1. Ч. 2. Изд. Наука КазССР. Алма-Ата. 1977. 536 с.
- Млекопитающие Казахстана. 1978. Грызуны [песчанки, полёвки, алтайский цокор] Гл. ред. А. А. Слудский. Т. 1. Ч. 3. Изд. Наука КазССР. Алма-Ата. 492 с.
- Млекопитающие Казахстана. Зайцеобразные. Гл. ред. А. А. Слудский и Е. И. Страутман. Т. 2. 1980. Изд. Наука КазССР. Алма-Ата. 258 с.
- Млекопитающие Казахстана. Хищные []. Т. 3 Ч. 1. 1982. Изд. Наука КазССР. Алма-Ата. с.
- Млекопитающие Казахстана. Хищные [куны, кошки]. Гл. ред. Е. В. Гвоздев, Е. И. Страутман. Т. 3. Ч. 2. 1982. Изд. Наука КазССР. Алма-Ата. 263 с.
- Млекопитающие России. Систематико-географический справочник. 2012. Отв. ред. М. В. Калякин. Сб. трудов ЗММГУ. Т. 52. М. КМК. 604 с.
- Мокриевич Н. А. 1957. Сезонные изменения некоторых эколого-физиологических особенностей полуденной (*Meriones meridianus* Pall.) и гребенщиковой (*M. tamariscinus* Pall.) песчанок в Волго-Уральских песках // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Саратов. книж. изд-во. В. 5. С. 29–50.
- Мокроусов Н. Я., 1957. Периодика жизнедеятельности и размножение емуранчика (*Scirtopoda telum* Licht.) в Северо-Западном Прикаспии // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Саратов. книж. изд-во. В. 5. С. 85–99.
- Мокроусов Н. Я. 1959а. Экологическое размещение и численность емуранчиков в условиях Северо-Западного Прикаспия // Тр. Ростовского н/Д НИИПЧИ. Сталинград. Т. 14. С. 259–272.
- Мокроусов Н. Я. 1959б. Изменение численности емуранчиков в различные годы по сезонам в Ильменской подзоне Северо-Западного Прикаспия // Тр. Ростовского н/Д НИИПЧИ. Сталинград. Т. 14. С. 273–278.
- Мокроусов Н. Я. 1977а. Особенности размножения полуденной песчанки в различных частях её ареала // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. М. С. 150–151.
- Мокроусов Н. Я. 1977б. О размножении гребенщиковой песчанки в некоторых районах её ареала // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. М. С. 151–152.

- Микроусов Н. Я. 1977в. Особенности размножения большой песчанки в различных частях её ареала // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. М. 148–149.
- Микроусов Н. Я., Яковлев М. Г., 1963. О некоторых особенностях размещения и численности полуденной песчанки в различных частях ареала. // Зоогеография суши. Тез. Докл. 3-го всес. Совещ. Ташкент. С. 194–195.
- Микроусов Н. Я., Яковлев М. Г. 1967. О некоторых особенностях размещения и колебаний численности полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pall.) в различных частях её ареала в связи с эпизоотологией чумы // Экология млекопитающих и птиц. М. Наука. С. 145–153.
- Мулярская Л. В. 1953. Биоценозы птичьих гнёзд // Тр. АН ТаджССР. Сталинабад. Т. 13. С. 1–81.
- Мунтяну А. И., Савин А. И., Есауленко В. А., Унтура А. А. 1981. Биотопическое распределение и динамика численности фоновых видов мышевидных грызунов в агроценозах Молдавии // Экология птиц и млекопитающих Молдавии. Кишинёв: Штиница. С. 22–43.
- Мурзов В. Н., Жатканбаев А. Ж. 1986. К распространению и численности пегого поторака в Южном Прибалхашье и Муюн-Куме // Редкие животные Казахстана. Алма-Ата: Наука. С. 60–63.
- Мырзабеков Ж. М., Байтанаев О. А., Аубакиров С. А., Самарин Е. Г. 1988. Об изменении численности домовых мышей в Урало-Эмбинском междуречье // Динамика численности грызунов на Дальнем Востоке и их роль в экосистемах. Тез. докл. 3-й регионал. научно-практ. конф. Владивосток. С. 26.
- Мясников Ю. А. 1976. Распространение и колебания численности грызунов, зайцеобразных и насекомых Тульской области // Фауна и экология грызунов. В. 13. М.: МГУ. С. 164–236.
- Мясников Ю. А. 1977. Звери Тульской области. Тула: Приокское книжное изд-во. 144 с.
- Наглов В. А., Наглова Г. А., Лошицкий М. Н., Ершов К. А. 1964. Опыт борьбы с гребенщиковой и полуденной песчанками в осенний период. // Мат-лы юбилейной конф. Уральской противочумной станции 1914–1964 годы. Уральск. С. 95–103.
- Назарова И. В. 1969. О значении блох как переносчиков гетероморфных дейтонимф клещей // Пробл. почвенной зоологии (Матер. 3-го всес. сов.) М. Наука. С. 119–120.
- Настюков Н. З. 1973. Распространение емуранчика (*Scirtopoda telum*) и приаральского толстохвостого тушканчика (*Pygerethmus platyurus*) в Западном Казахстане в связи с их значением в эпизоотологии чумы // Зоол. журн. Т. 523. В. 12. С. 1826–1835.
- Наумов Н. П. 1935. Определение возраста малого суслика. // Защита растений. Л. В. 2. С. 90–98.
- Наумов Н. П. 1937. О сравнительной интенсивности размножения и гибели серых полёвок (*Microtus arvalis* Pallas) и степных пеструшек (*Lagurus lagurus* Pallas) // Зоол. журн. 1937. Т. 16. В. 2. С. 336–361.
- Наумов Н. П. 1938. Экологические особенности степных мышей и полёвок // Зоол. журн. Т. 18. В. 4. С. 711–732.
- Наумов Н. П. 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.–Л. Изд. АН СССР. 204 с.
- Наумов Н. П. 1951. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. М. МОИП. В. 4. С. 1–21.
- Наумов Н. П. 1963. Экология животных. М. Наука. 618 с.
- Научные исследования в заповедниках и национальных парках Российской Федерации за 1998–2005 гг. 2006. Вып. 3. ч. 1. Оренбургский заповедник. Подраздел: учёт зайцеобразных (автор не указан). М. С. 279.
- Нельзина Е. Н. 1966. Летние норы сусликов и их роль в формировании микробиоценозов. // Зоол. ж. 1962. Т. 45. В. 8. С. 1235–1240.
- Нельзина Е. Н. 1971. Принципы организации норовых микробиоценозов на примере малого суслика и некоторых видов песчанок – основных носителей чумы. Автореф. дисс. докт. биол. наук. Саратов. 37 с.
- Нельзина Е. Н., Боруцкий Е. В., Данилова Г. М., Захваткина-Буланова Е. М., Лисицын А. А., Медведев С. И., Павлов А. Н., Резник П. А., Харитонов Д. Е. 1971. Население временных нор как начальная фаза формирования микробиоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 76. В. 4. С. 54–61.
- Нельзина Е. Н., Боруцкий Е. В., Данилова Г. М. и др. 1969. Жилье (гнездовые) норы и их микробиоценозы полуденной и гребенщиковой песчанок в Волго-Уральском междуречье // Пробл. ООИ. Саратов. В. 5. С. 141–149.
- Нельзина Е. Н., Данилова Г. М., Чернова Н. И. 1963. Численность и пространственное распространение микропопуляций кровососущих членистоногих в микробиотопах малого суслика. // Мед. паразитол. и параз. болезни. В. 1. С. 45–54.

- Нельзина Е. Н., Корчевская В. А., Наглова Г. И., Наглов В. А., Дёмин Е. П. 1958. К фауне и экологии гамазовых клещей малого суслика в Западно-Казахстанской области // Мед параз. и паразитарные бол. В. 5. С. 584–591.
- Нельзина Е. Н., Медведев С. И. 1962. Энтомоценоз гнезда малого суслика на территории Западного Казахстана // Зоол. ж. Т. 41. В. 2. С. 217–220
- Нельзина Е. Н., Медведев С. И., Данилова Г. М., Безукладникова Н. А., Волгин В. И., Захваткина Е. М., Захарова Н. Ф., Чернова Н. И. 1967. Географическая устойчивость биоценоотического комплекса сусличьих нор // Бюлл. МОИП, отд. биол. М. Т. 72. В. 1. С. 35–42.
- Неронов В. В. 2000. Структура степной зоны Евразии в свете концепции экотонов // Вопросы степеведения. Оренбург. С. 42–46.
- Неронов В. В. 2001. Развитие концепции экотонов и их роль в сохранении биологического разнообразия // Успехи совр. биологии. Т. 121. В. 4. С. 323–336.
- Неронов В. В. 2002. Динамика растительности и населения грызунов на юге Калмыкии в изменяющихся условиях среды // Автореф. дис. ... канд. биол. н. Москва. 24 с.
- Неронов В. М. 1976. Зоогеографический анализ фауны грызунов Ирана // Бюллетень Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. Т. 81. В. 2. С. 35–40.
- Неронов В. М. 1977а. Жизненные формы песчанок Евразии // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. М. С. 99–101.
- Неронов В. М. 1977б. Фауна блох и вопросы изучения структуры ареала большой песчанки // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. М. С. 273–276.
- Неронов В. М., Арсеньева Л. П. 1980. Зоогеографический анализ фауны грызунов Афганистана // Современные проблемы зоогеографии. М.: Наука. С. 254–272.
- Нестеренко В. А. 1999. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток. Дальнаука. 171 с.
- Нечаева О. Н., Кудинов А. В. 2008. Видовой состав и распространение насекомых отряда Siphonaptera собак // Тр. Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. Матер. междуна. научно-практ. конф. В. 4. Ставрополь: Агрус. С. 374–376.
- Нешатаев Ю. Н. 1987. Методы анализа геоботанических материалов. Л. ЛГУ. 197 с.
- Никандрова О. Л. 1959. Влияние Цимлянского водохранилища на видовой состав и численность грызунов // Тр. Ростовского н/Д НИИПЧИ. Сталинград. Т. 14. С. 229–234.
- Никаноров С. М., Гайский Н. А. 1928. К вопросу о роли блох как хранителей чумной инфекции // Тр. 1-го Всес. противочумного сов. Саратов, С. 145–149.
- Никитина Н. А. 1960. Некоторые особенности экологии малого суслика на южной границе ареала // Фауна и экология грызунов [Матер. к познанию фауны и флоры СССР, новая серия, отд. зоол. в. 38 (LIII)]. В. 6. М.: МОИП. С. 5–26.
- Николаев В. А. 2003. Ландшафтные экотоны // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. № 6. С. 3–10.
- Николаев В. А., Копыль И. В., Линдеман Г. В. 1997. Ландшафтный экотон в прикаспийской полупустыне // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. № 2. С. 34–39.
- Новиков Г. А. 1956. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.–Л.: АН СССР. 254 с.
- Новокрещенова Н. С. 1960. Материалы по экологии блох малого суслика в связи с их эпизоотологическим значением // Тр. Ин-та «Микроб» В. 4. С. 444–457.
- Номоканов Л. И. 1989. Общая биогеоценология. Ростов. Изд. Ростовского гос. ун-та. 455 с.
- Нургельдыев О. Н. 1960. Материалы по фауне и экологии млекопитающих трассы Какракумского канала первой очереди и их практическое значение. Ашхабад: Изд-во АН ТуркмССР. 287 с.
- Общая инструкция по паразитологической работе в противочумных учреждениях СССР. 1978. Саратов. 73 с.
- Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, *Mirossiaemeridionalis* Ognev, 1924. 1994. Отв. ред. Соколов В. Е., Башенина Н. В. М.: Наука, 432 с.
- Огнёв С. И. 1925. Млекопитающие Самарской губернии и Уральской области (по сборам В. Н. Бостанжогло) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 33. В. 1–2. С. 1–38.
- Огнёв С. И. 1928. Звери Восточной Европы и Северной Азии. М.–Л.: Госиздат. 631 с.
- Огнёв С. И. 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны. М.–Л. Изд. АН СССР.

- Окулова Н. М. 1963. Ландшафтные особенности фауны позвоночных животных на северной окраине Волго-Уральских песков // Зоол. журн. Т. 42. В. 6. С. 882–892.
- Окулова Н. М. 1965. Об особенностях паразитофауны гнезд малого суслика в зависимости от их назначения и времени обитания хозяином // Зоол. журн. Т. 44. В. 5. С. 747–753
- Окулова Н. М. 1985. Узорчатый полоз и песчаный удавчик в Западном Казахстане // Вопр. герпетологии (Матер. 6-й всес. герпетологической конф.). Л. С. 153.
- Окулова Н. М. 1986. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах. М. Наука. 248с.
- Окулова Н. М. 1992. Проблемы инвентаризации фауны // Вопр. инвентаризации фауны. Иваново. С. 3–11.
- Окулова Н. М. 1994. Мелкие млекопитающие строений человека в заповедниках Дальнего Востока // Синантропия грызунов (Матер. 2-го совещ. по синантропии грызунов). М. С. 130–136.
- Окулова Н. М. 2001. Метод «климатических полей» для изучения экологических предпочтений и прогноза обилия животных и проявления болезней // Мат. методы в экологии. Тез. докл. всерос. научн. школы. Петрозаводск. С. 238–239.
- Окулова Н. М. 2003. Нора малого суслика как консорция // Паразитология. Т. 37. В. 5. С. 361–379.
- Окулова Н. М., Антонен Н. В. 2002. Сравнительная характеристика экологии мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Днепровско-Орельского заповедника // Поволжский экологический журнал. Саратов. В. 2. С. 108–128.
- Окулова Н. М., Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К. 2005а. Динамика численности малого суслика в XX столетии // Матер. рос. н. конф. «Суслики Евразии (роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*); происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия». М. КМК. С. 71–74.
- Окулова Н. М., Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К. 2006а. Размещение, численность и разделение экологических ниш у малых песчанок Западного Казахстана // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 111. В. 3. С. 29–39.
- Окулова Н. М., Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К., 2006б. Изменения численности малого суслика в Западном Казахстане в XX веке // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. Т. 111. В. 5. С. 47–55.
- Окулова Н. М., Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К. 2008. Экология расселяющихся и вымирающих популяций // Матер. X-й всерос. популяционного семинара «Современное состояние и пути развития популяций биологии». Ижевск. С. 44–47.
- Окулова Н. М., Гражданов А. К., Бидашко Ф. Г., Медзыховский Г. А. 2004б. Многолетняя динамика численности малых песчанок в Западном Казахстане. // Млекопит. как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана). Сб. тез. М. С. 92–94.
- Окулова Н. М., Гражданов А. К., Бидашко Ф. Г., Рябина С. Б. 2004в. Полёвки группы *Microtus arvalis* в Западном Казахстане // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана). Сборник тезисов. М. С. 91–92.
- Окулова Н. М., Гражданов А. К., Бидашко Ф. Г. 2005а. Взаимосвязи многолетних изменений численности млекопитающих с астро-, геофизическими и климатическими процессами. // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Матер. междунар. сов. Саратов. С. 166–168.
- Окулова Н. М., Гражданов А. К., Маштаков В. И., Медзыховский Г. А. 2003. Домовая мышь в природных биотопах и посёлках Западного Казахстана // Териофауна России и сопредельных территорий. Мат. 7-го съезда всерос. Териол. общ-ва. С. 241–242.
- Окулова Н. М., Дуванова И. А., Калинкина Е. В., Миронова Т. А., Недосекин В. Ю., Дроздова В. Ф. 2011. К экологии полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) в лесостепном Черноземье. I. Численность. // Поволжский эколог. журнал В. 2. С. 174–184.
- Окулова Н. М., Зубчанинова Е. В., Слюсарев В. И. 2001. Грызуны Приокско-Террасного заповедника: изменения за 50 лет // Изучение природы бассейна реки Оки (Тез. докл. межрегион. научно-практ. конф.). Калуга. С. 39–41.
- Окулова Н. М., Зубчанинова Е. В., Хляп Л. А., Слюсарев В. И. 2005б. Многолетние изменения природы, состава сообществ и численности мелких млекопитающих Приокско-Террасного заповедника. Сообщения 2. Распределение по биотопам и разделение экологических ниш // Экосистемы Приокско-Террасного биосферного заповедника. Сб. научн. трудов. Пушино. С. 177–182.
- Окулова Н. М., Калинкина Е. В., Миронова Т. А., Сапельников С. Ф., Егоров С. В., Власов А. А., Майорова А. Д., 2011. К экологии полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) в лесостепном Черноземье. II. Биотопы и питание // Поволжский эколог. журнал Вып. 3. С. 370–377.

- Окулова Н.М., Катаев Г.Д. 2003. Многолетняя динамика численности красно-серой полёвки (*Clethrionomys rufocanus* Pall.) в разных частях ареала // Зоол. журн. Т. 82. В. 9. С. 1095–1111.
- Окулова Н.М., Катаев Г.Д. 2009. Возможные причины снижения численности норвежского лемминга *Lemmus lemmus* L. в условиях Кольского Севера // Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития. Матер. 7-й Всеросс. научно-практ. конф. Часть 2. Киров: ООО «Лобань». С. 311–314.
- Окулова Н.М., Куприянова И.Ф., Сивков А.В. 2003. Динамика численности мелких млекопитающих Пинежского заповедника. Сообщ.1. Обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* L. // Териологические исследования. Санкт-Петербург. В. 4. С. 38–46.
- Окулова Н.М., Маштаков В.И. 1992. Регрессионные модели многолетних колебаний численности домово-вой мыши в пойменных ландшафтах среднего течения реки Урал // Вопросы инвентаризации фауны. Иваново: ИвГУ. С. 98–103.
- Окулова Н.М., Маштаков В.И., Медзыховский Г.А., Гражданов А.К. 2001. Многолетняя динамика численности малого суслика в Западном Казахстане. // Аридные экосистемы. Т. 7. В. 14–15. С. 100–115.
- Окулова Н.М., Медзыховский Г.А., Маштаков В.И., Гражданов А.К. 2002. Домовая мышь в Западном Казахстане. // РЭТинфо. В.2 (42) С. 5–9.
- Окулова Н.М., Миронова Т.А., Бидашко Ф.Г. 2014. Соотношение видов блох гнезда малого суслика в разных частях его ареала.//Труды Ставропол. Отд.Росс. энтомол. Общ-ва. В. 10. (Матер. 7-й между-нучно-практ. Интернет-конференции «Актуальные вопросы энтомологии». Ставрополь. Изд-во «Пара-граф». С. 14–18.
- Окулова Н.М., Мыскин А.А., 1973. К оценке значения различных факторов в динамике численности сибирской красной полёвки // Зоол. ж., Т. 52. В. 12. С. 1850–1862.
- Окулова Н.М., Пономарёв В.А., Сальников Г.М., 1996. Мелкие млекопитающие г. Плёса и его окрестностей // Живая природа Плёского заповедника. Иваново: ИвГУ. С. 89–108.
- Окулова Н.М., Рябова Т.Е., Василенко Л.Е., Юничева Ю.В., 2007а. Биотопическое размещение мелких млекопитающих в горах и предгорьях Краснодарского края и республики Адыгея.// Млекопитающие горных территорий. Матер. между-н. конф. М. КМК. С. 234–239
- Окулова Н.М., Рябова Т.Е., Василенко Л.Е., Юничева Ю.В., 2007б. Перекрывание территориальных экологических ниш мелких млекопитающих в горах и предгорьях Краснодарского края и республики Адыгея // Млекопитающие горных территорий (Матер. между-н. конф.). Москва: КМК. С. 230–233.
- Окулова Н.М., Сапельников С.Ф., Баскевич М.И., Власов А.А., Майорова А.Д., Опарин М.Л., Егоров С.В., Недосекин В.Ю., Ушаков М.В. 2007в. Сравнительные данные по видовому составу, численности и размещению мелких млекопитающих лесостепи Центрального Черноземья // Труды Воронежского гос. заповедника Воронеж: ВПГУ. В. 25. С. 45–68.
- Окулова Н.М., Сапельников С.Ф., Баскевич М.И., Власова О.П., Майорова А.Д., Егоров С.В., Миронова Т.А., Сарычев В.П. 2008. Сравнительная экология трёх форм обыкновенных полёвок *Microtus arvalis sensu lato* в Центральном Черноземье // Науч. ведомости Белгородского университета. № 3 (43). Серия «Естеств. Науки». Белгород. В. 6. С. 128–139.
- Окулова Н.М., Хелевина С.А., Сальников Г.М. 1989. Млекопитающие Ивановской области // Мат. всес. сов. по проблеме кадастра и учёта животного мира. Уфа. С. 80–81.
- Окулова Н.М., Хляп Л.А., Бидашко Ф.Г., Варшавский А.А., Гражданов А.К., Неронов В.В. 2014а. Население грызунов Западно-Казахстанской области Республики Казахстан (картографический анализ). Сообщение 1. Методика и зоогеографическая характеристика // Аридные экосистемы. Т. 20. В. 2 (59) С. 37–47.
- Окулова Н.М., Хляп Л.А., Бидашко Ф.Г., Варшавский А.А., Гражданов А.К., Неронов В.В. 2014б. Население грызунов Западно-Казахстанской области Республики Казахстан (картографический анализ). Сообщение 2. Зоогеографическая характеристика // Аридные экосистемы. Т. 20. В. 3 (60) С. 75–83.
- Окулова Н.М., Юничева Ю.В., Баскевич М.И., Рябова Т.Е., Агиров А.Х., Балакирев А.Е., Василенко Л.Е., Потапов С.Г. 2005. Видовое разнообразие, размещение и численность мелких млекопитающих южных территорий Краснодарского края и республики Адыгея // Млекопитающие горных территорий (Матер. между-н. конф.). Москва: КМК. С.122–130.
- Олейниченко В.Ю. 1992. Использование территории малой и белобрюхой белозубками в условиях совместного обитания // Матер. 1-го всес. сов. по биологии насекомыхных млекопитающих. М. С. 129–131.

- Опарин М. Л., 2005. Изменение населения грызунов типичных и сухих степей Заволжья в XX столетии // Тр. ЗИН РАН. Т. 306. «Систематика, палеонтология и филогения млекопитающих. СПб. С. 82–101.
- Опарин М. Л. 2007. Антропогенная трансформация и естественное восстановление биоты сельскохозяйственных ландшафтов Нижнего Поволжья и Закавказья. Автореф. дис. докт. биол. наук. М. 46 с.
- Опарин М. Л., Опарина О. С. 2000. Изменение ареалов сусликов (*Citellus pygmaeus Pall.*, *C. major Pall.*, *C. fulvus Licht.*) в Саратовском Заволжье на протяжении 20-го столетия // Вопр. степоведения. Оренбург Изд-во «Оренбургская губерния», С. 137–142.
- Опарин М. Л., Опарина О. С., 2005. Изменение населения грызунов типичных и сухих степей Заволжья в XX столетии // Труды Зоологического ин-та РАН. Т. 306. Систематика, палеонтология и филогения грызунов. СПб. С. 82–101.
- Опарин М. Л., Опарина О. С., Кондратенков И. А., Усов А. С. 2004. Динамика населения млекопитающих семиаридных регионов в условиях резкого сокращения антропогенных нагрузок, потепления и увлажнения климата на примере Саратовского Заволжья // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана). Сборник тезисов докладов. М., С. 95–96.
- Опарин М. Л., Тихонов И. А., Опарина О. С., Ковальская Ю. М. 2002. Изменение распространения некоторых видов млекопитающих в Саратовском Заволжье в конце 20-го столетия // Поволжский экологический журнал. Саратов. В. 1. С. 72–75.
- Орлова А. Ф. 1955. Влияние засушливого лета на сроки размножения малого суслика. // ДАН СССР. Т. 105. В. 6. С. 1368–1371.
- Павленко Т. А. 1975. Размножение малого тушканчика в Ферганской долине // Экология. В. 6. С. 99–101.
- Павленко Т. А., Давлетшина А. Г. 1971. Питание малого тушканчика в Ферганской долине // Экология. В. 1. С. 91–93.
- Павлинов И. Я. 2003. Систематика современных млекопитающих. М. МГУ. 293 с.
- Павлинов И. Я., Дубровский Ю. А., Россолимо О. Л., Потапова Е. Г. 1990. Песчанки мировой фауны. М. 368 с.
- Павлинов И. Я., Крускоп С. В., Варшавский А. А., Борисенко А. В.. 2002. Наземные звери России. Справочник-определитель. М. 298 с.
- Павлинов И. Я., Россолимо О. Л. 1987. Систематика млекопитающих СССР. М.: МГУ. 285 с.
- Павлинов И. Я., Россолимо О. Л. 1998. Систематика млекопитающих СССР. Дополнения. М.: МГУ. 188 с.
- Павлов А. Н. 1959а. К вопросу о распространении полуденных и гребенщиковых песчанок на правом берегу реки Волги // Тр. Ростовского н/Д НИИПЧИ. Сталинград. Т. 14. С. 235–244.
- Павлов А. Н. 1959б. О питании полуденных и гребенщиковых песчанок в условиях Северо-Западного Прикаспия // Тр. Ростовского н/Д НИИПЧИ. Сталинград. Т. 14. С. 245–259.
- Павлов А. Н. 1959в. Особенности размножения песчанок полуденной и гребенщиковой (*Meriones meridianus* Pall. и *M. tamariscinus* Pall.) в условиях Северо-Западного Прикаспия // Зоол. ж. Т. 38. В. 12. С. 1876–1885.
- Павлов А. Н. 1961. О некоторых особенностях динамики численности полуденных и гребенщиковых песчанок в северо-западном Прикаспии // Сб. науч. работ Элистинской ПЧС. Элиста. В. 2. С. 267–274.
- Павлов А. Н. 1965. Некоторые экологические особенности полуденных песчанок Северо-Западного Прикаспия и Волго-Уральских песков // Мат. 4-й науч. конф. по природной очаговости и профил. чумы. Алма-Ата. Кайнар. С. 182–184.
- Павлов А. Н., Мокроусов Н. Я., Трощенко Б. В., Тлегинов Т. Т., Бравилов М. А., Захаров Н. П., Ширяев А. Ф. 1977. Основные закономерности динамики численности полуденной и гребенщиковой песчанок и характер размещения их поселений в Гурьевской области // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. М. С. 162–163.
- Павлов А. Н., Самарин Е. Г., Трофимов В. И., Яковлев М. Г. 1971. Некоторые закономерности изменения численности малых сусликов в пустынных районах Волго-Уральского междуречья // Матер. 7-й н. конф. противочумн. учред. Сред. Азии и Казахстана. Алма-Ата, С. 314–316.
- Пак М. В., Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К., Нургалиев И. К, Кубатко С. Н., 2004. Рыжая полёвка в Западно-Казахстанской области // Фауна Казахстана и сопредельных стран на рубеже веков. Алматы. С. 181–183.

- Пак М. В., Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К., Сузов В. В. 2006. *Apodemus flavicollis* Melch. – новый компонент биоценозов поймы среднего течения реки Урал в Западном Казахстане // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. Вып. 1–2. С. 190–192.
- Пакиж В. И. 1969. Некоторые данные по экологии степной пищухи (*Ochotona pusilla*) на северо-востоке Казахстана в связи с изменением её ареала // Зоол. журн. Т. 48. В. 8. С. 1214–1220.
- Паллас П. С. 1773–1788. Путешествие по разным провинциям Российской империи. СПб. 624 с.
- Пантелеев П. А., 2001. Особенности образа жизни. // Водяная полёвка. Колл. монография. М.: Наука. С. 346–385.
- Пантелеев П. А., 2001. Размножение. // Водяная полёвка. Колл. монография. М.: Наука. С. 305–333.
- Папаян С. Б. 1963. Сезонные изменения реакции некоторых видов полёвок (Microtinae), обитающих в Армении, на воздействие температуры среды // Зоол. журн. Т. 42. В. 8. С. 1245–1251.
- Парфёнов А. В., Гражданов А. К. 2002. Динамика численности степной пеструшки в Северо-восточной части Волго-Уральских песков // Образование и наука в современных условиях развития Казахстана: опыт, проблемы и перспективы. Уральск, С. 327–328.
- Пегов С. А., Хомяков Д. М., Хомяков П. М. 1997. Влияние глобальных изменений природной среды и климата на социально-экономическое положение России // Глобальные изменения природной среды и климата. М. С. 418–432.
- Пейсахис А. Л., Сайрамбаев Т. С. 1990. Массовое размножение домашних мышей на правом берегу реки Сыр-Дарья // Матер. 5-го съезда всес. териол. о-ва М. Т. 2. С. 220–221.
- Переведенцев Ю. П., Верещагин М. А., Шантилинский К. М., Наумов Э. П. 2002. Потепление климата Земли в XIX–XX столетиях и его проявление в Атлантико-Европейском регионе // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата. Казань. С. 6–17.
- Песенко Ю. А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Петров В. А. 1956. Видовой состав и экология грызунов Волго-Ахтубинской поймы. // Тр. Ростовского н/Д НИИПЧИ Т. 2. С. 127–146.
- Петров В. С., Касаткин Б. М., Бурделов А. С., Бондарь Е. П., Хрущелевский В. П., Ильинская В. Л. 1963. Особенности распространения и изменения численности некоторых грызунов в пустынях СССР. // Матер. науч. конф. по природ. очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата. С. 183–185.
- Плохинский Н. А. 1961. Биометрия. Новосибирск. Изд-во АН СССР. 362 с.
- Покровский А. В. 1967. Скорость роста молодняка полёвок в зависимости от времени рождения // Тр. МОИП. Урал. Отд. общества. Отд. биол. Т. 25. С. 78–81
- Поле С. Б., Поле Д. С. 2003. Современные границы ареала *Rhombomys opimus* в Прибалхашье // Териофауна России и сопредельных территорий. М. С. 269.
- Полищук И. К. 1986. Особенности заселения общественной полёвкой растительных формаций целинной степи «Аскания Нова» // 4-й съезд всес. териолог. общ-ва. Тезисы докладов. М. Т. 1. С. 318–319.
- Полищук И. К. 2003. Малый суслик в Аскании Нова – численность и пространственное распределение // Териофауна России и сопредельных территорий. М. С. 271–272.
- Поляк И. М., Туманский В. М. 1932. Посезонное изменение состава блох в норах суслика в Ново-Чирском районе // Вестн. Микробиол., эпидемиол. и паразитол. Саратов. Т. 11. В. 4. С. 285–287.
- Поляков В. К., Белкина Н. Б., Жаринова Л. К., Бараева Г. М., 1977. Блохи мелких млекопитающих на юге Зауралья. // Проблемы ООИ. Саратов. В. 5 (57). С. 55–57. противочум. учрежд.) Саратов. С. 15–27.
- Поляков В. К., Белкина Н. Б., Трощенко Б. В., Маштаков В. И. 1968. К вопросу о распространении большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) и блох *Xenopsylla skrjabini* Ioff в Зауралье. // Сборник авторских рукописей. Архив УПЧС. 8 с.
- Поляков В. К., Сасыкин Г. А., Маштаков В. И., Трощенко Б. В., Шевченко В. Л., Соболева Л. Д., Жаринова Л. К., Белкина Н. Б. 1976. Зоолого-паразитологическая и эпизоотологическая характеристика Зауральского очага чумы. // Зоол. ж., Т. 55. В. 10. С. 1538–1551.
- Поляков И. Я., Кубанцев Б. С., Мейер М. Н., Схолль Е. Д. 1958. Некоторые черты морфологической и экологической изменчивости малого суслика в различных районах ареала // Биолог. основы борьбы с грызунами (Тр. ВИЗР. В. 12) М.: МСХ С. 34–73.

- Поляков И. А., 1941, Экологические особенности малого и рыжеватого сусликов. // Вестник защиты раст. В. 1. С. 55–56.
- Поляков И. Я., Кубанцев Б. С., Мейер М. Н., Схолль Е. Д. 1958. Некоторые черты морфологической и экологической изменчивости малого суслика в различных районах ареала // Биолог. основы борьбы с грызунами (Тр. ВИЗР. В. 12) М.: МСХ С. 34–73.
- Пономарёв В. А., Сахаров Л. В., Рехлицкая Т. А. 1994. Мелкие млекопитающие населённых пунктов Ивановской области // Синантропия грызунов. М. С. 54–59.
- Попов В. А. 1960. Млекопитающие Волжско-Камского края. М.: АН СССР. С. 468 с.
- Попов В. Г. 1950. Лисица как фактор регуляции численности грызунов в Волго-Уральских песках // Грызуны и борьба с ними. Саратов. В. 3. С. 217–226.
- Попов В. Г. 1959. О кормовых запасах в норах гребенщиковых песчанок // Грызуны и борьба с ними. Саратов. В. 6. С. 129–136.
- Попов Н. В., Сосновцева, Жерновов И. В., Козакевич И. П. 1985. Гелиобиологические аспекты прогнозирования эпизоотий чумы в природных очагах Туркменистана // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. № 6. С. 61–63.
- Пославский А. Н., Табунин Т. И., Яковлев М. Г. 1965. О большой песчанке на северо-западной границе ареала // Мат. 4-й н. конф. по прир. очаговости и профил. чумы. Алма-Ата. Кайнар. С. 204–206.
- Постников Г. Б., Волкова Л. А., Добросельский В. Н., Ласкина А. В., Молодовская Э. В., Стариков А. Е. 1961. Массовое размножение домовых мышей в низовьях Урала в 1958 г. // 1-е всес. сов. по млекопитающим. Тез. докл. Т. 2. М.: МГУ. С. 73–74.
- Прилуцкая Л. И. 1983. О некоторых зональных особенностях размножения домового мыши в СССР // Грызуны. Матер. 6-го всес. совещ. по грызунам. Л.: Наука. С. 339–340.
- Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. 2004. Отв. ред. Онищенко Г. Г., Кутырёв В. В. М. Медицина. 192 с.
- Прозоровский А. В. 1940. Полупустыни и пустыни СССР // Растительность СССР. Т. 2. М.– Л.: Изд-во АН СССР, С. 267–480.
- Прокопов К. П. 1980. Материалы по экологии хомячка Эверсмманна в Зайсанской котловине // Грызуны. Матер. 5-го всес. совещ. по грызунам. М.: Наука. С. 260–261.
- Прокопов К. П. 2011. Материалы по экологии жёлтой пеструшки (*Eolagurus luteus* Eversmann, 1840; сары токалтис) Зайсанской котловины // «Зоологич. исследования за 20 лет независимости Республики Казахстан», Матер. междуна. научной конф. Алматы. С. 271–275.
- Прокофьева З. В., 1963. Расширение ареала и особенности динамики численности обыкновенной полёвки в степях Предкавказья (Ставропольский край). // Зоогеография суши. Тез. Докл. 3-го всес. Сов. по зоогеографии суши. Ташкент. С. 238–240.
- Прокофьева З. В., 1968. Наблюдения за численностью общественных полёвок в Ставропольском крае в 1942–1959 гг. // Грызуны и их эктопаразиты (Сб. н. работ противочум. учрежд.) Саратов. С. 15–27.
- Прокофьева З. В., 1969. Структура популяций полёвок и мышей на разных этапах динамики их численности // Тр. НИИ защиты растений. В. 30. Ч. 1. С. 169 –
- Промптов В. П., Шестакова Л. И., Каштанкин М. Н., Ефимов А. Ю. 1986. Эпидемиологическое и хозяйственное значение серой крысы в связи с дальнейшим расселением её по территории республик Средней Азии и Юго-Западного Казахстана чумы // Серая крыса (медицинское значение и методы ограничения численности) М.: Наука. Т. 2. С. 62–68.
- Пролина Л. В. 2004. Фаунистический обзор и биоэкологическая характеристика блох (Aphaniptera) грызунов в условиях равнинно-предгорного Дагестана. // Дис. канд. биол. н. Махачкала. 140 с.
- Работнов Т. А. 1984. Фитоценология. М.: Изд. 2-е. 292 с.
- Равкин Ю. С. 2012. Пространственно-типологическая организация животного населения (подведение итогов) // Сибирский экологический журнал. В. 1. С. 3–25.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г., 2008. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Радченко А. Г., Яковлев М. Г., Колоколов Б. П., Табунина Т. И., Осинсков К. Г., Илюшкина В. И. 1963. О характере поселений большой песчанки на северо-западной границе её ареала // Матер. науч. конф. по природной очаговости и профил. чумы. Алма-Ата. С. 194–196.
- Радченко А. Г., Яковлев М. Г., Павлов А. Н. 1971. Новые места обнаружения мыши-малютки в Западном Казахстане // Проблемы особо опасных инфекций. Саратов. Вып. 3. С. 209–210.

- Разноцветная ящурка. 1993. Колл. монография. Гл. ред. Н. Н. Щербак. Авторы: Н. Н. Щербак, Т. И. Когенко, М. Ф. Тертышников, В. С. Коток, Г. И. Василевская, М. В. Веселовский, Н. Н. Иорданский, С. П. Львова, В. В. Неручев, Н. М. Окулова, В. Ф. Орлова, В. И. Горовая, В. П. Шарпило, С. А. Шарыгин, Л. В. Гербильский, В. С. Усенко. Киев. Наукова думка. 238 с.
- Ралль Ю. М. 1931. К зимней биологии песчанки (*Gerbillus tamariscinus* Pall.) и других грызунов в окрестностях г. Урды // Вестник микробиол., эпидемиол., и паразитологии. Саратов. Т. 10. В. 2. С. 189–202.
- Ралль Ю. М. 1932. К методике изучения микроклимата гнезда суслика // Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. Саратов. Т. 11. В. 1. С. 49–53.
- Ралль Ю. М. 1935. Млекопитающие Волго-Уральских песков // Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. Саратов. Т. 14. В. 1. С. 71–78.
- Ралль Ю. М. 1937а. Малые суслики (*Citellus pygmaeus* Pall.) в Волго-Уральских песках // Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. Саратов. Т. 15. В. 3–4. С. 363–379.
- Ралль Ю. М. 1937б. Связь грызунов с мозаичным ландшафтом песчаной полупустыни // Зоол. Журн. Т. 16. В. 1. С. 149–163.
- Ралль Ю. М. 1938. Введение в экологию полуденной песчанки *Pallasiomys meridianus* Pall. I. // Вестник микробиол., эпидемиол., и паразитологии. Саратов. Т. 17. В. 3–4. С. 331–363.
- Ралль Ю. М. 1939. Введение в экологию полуденной песчанки *Pallasiomys meridianus* Pall. II. Размножение // Вестник микробиол., эпидемиол., и паразитологии. Саратов. Т. 18. В. 1–2. С. 139–167.
- Ралль Ю. М. 1940а. Введение в экологию полуденной песчанки *Pallasiomys meridianus* Pall. II. Питание. // Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. Саратов. Т. 18. В. 3–4. С. 320–330.
- Ралль Ю. М. 1940б. Введение в экологию полуденной песчанки *Pallasiomys meridianus* Pall. III. Возрастные закономерности. Продолжительность жизни и смертность // Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. Саратов. Т. 18. В. 3–4. С. 331–363.
- Ралль Ю. М. 1941. Очерк экологии гребенщиковой песчанки *Meriones tamariscinus* Pall. // Грызуны и борьба с ними. Алма-Ата. В. 1. С. 179–207.
- Ралль Ю. М. 1958. Лекции по эпизоотологии чумы. Ставрополь Ставропольское кн. Изд-во. 243 с.
- Ралль Ю. М., Демяшев М. П. 1934. Зимовочные норы *Citellus pygmaeus* и их использование для вторичной спячки // Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. Саратов, Т. 13, В. 2. С. 119–128.
- Ралль Ю. М., Демяшев М. П., Шейкина М. Ф. 1936. Периодические явления в жизни важнейших грызунов песчаной полупустыни // Вестник микробиол., эпидемиол., и паразитологии. Саратов. Т. 15. В. 3–4. С. 380–406.
- Ралль Ю. М., Демяшев М. П. 1937. Изучение численности грызунов в энзоотичных по чуме очагах (пески Западного Казахстана). II. Сезонно-годовая динамика численности (1934–1936) // Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. Саратов, Т. 16, В. 1–2. С. 211–226.
- Ралль Ю. М., Флегонтова А. А., Шейкина М. В. 1933. Заметки по биологии малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в Западном Казахстане // Вестник микробиол., эпидемиол., и паразитологии. Саратов. Т. 12. В. 2. С. 139–150
- Ралль Ю. М., Худяков И. И. 1933. Распространение сусликов *Citellus pygmaeus* Pall. в песках Западного Казахстана // Вестник микробиол., эпидемиол., и паразитологии. Саратов. Т. 12. В. 3. С. 189–198
- Ралль Ю. М., Худяков И. С. 1937. Малые суслики (*Citellus pygmaeus* Pall.) в Волго-Уральских песках // Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. Саратов. Т. 15. В. 3–4. С. 363–379.
- Рамазанов Х. М. 1982. Экология лесной мыши в Дагестане // Млекопитающие (Тез. докл. 3-го съезда всесоюзн. териол. о-ва). М. Т. 1. С. 275–276.
- Раппопорт Л. П. 1994. Материалы по экологии и медицинскому значению домовых и лесных мышей некоторых регионов Туранской низменности и Тянь-Шаня // Синантропия грызунов. М. С. 241–253.
- Рачковская Е. И., Сафронова И. Н. 1994. Новая карта ботанико-географического районирования Казахстана и Средней Азии в пределах пустынной области // Геоботаническое картографирование СПб: Наука. С. 33–49.
- Реймерс Н. Ф. 1968. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М. – Л. Наука. 419 с.
- Рейтблат А. Г. 1970. К фауне и экологии гамазовых клещей Дагестана и смежных районов Чечено-Ингушетии и Ставропольского края // 2-е акаролог. Совещ. Тез. докл. Ч. 2. Киев: Наукова думка. С. 105–106.
- Рейтблат А. Г. Калмыкова Н. П. Емельянов П. Ф. 1974. О поедании гамазовыми клещами личинок и яиц блох // Особо опасн. инфекции на Кавказе. В. 1. Ставрополь. С. 174–178.

- Ржевский В. Ф., Раппопорт Л. П., Пейсахис А. Л., Ржевская А. Л. 1989. Материалы по экологии домовой мыши на орошаемых землях Восточных Кызыл-Кумов // Домовая мышь. М. С. 189–200.
- Ржевский В. Ф., Чернышова О. Н., Раппопорт Л. П. 1990. Прогнозирование численности домовых мышей на орошаемых землях Восточных Кызыл-Кумов // Матер. 5-го съезда всес. териол. о-ва М. Т. 3. С. 215–216.
- Ривкус Ю. З., Митропольский О. В., Урманов Р. А., Беляева С. И. 1985. Особенности развития эпизоотий чумы среди грызунов Кызылкумов // Фауна и экология грызунов. В. 16. (Матер. к познанию флоры и фауны СССР, новая серия, отд. зоол., В. 54 (69)). М.: МГУ. С. 5–106
- Роговин К. А. 1985а. О механизмах регуляции численности у тарбаганчика *Allactagulus pygmaeus* (Rodentia, Dipodidae) 1. Особенности пространственной организации внутривидовых группировок // Зоол. ж. Т. 64. В. 7. С. 1053–1058.
- Роговин К. А. 1985б. О механизмах регуляции численности у тарбаганчика *Allactagulus pygmaeus* (Rodentia, Dipodidae) 2. Особенности размножения и возрастная структура внутривидовых группировок // Зоол. ж. Т. 64. В. 8. С. 1224–1231.
- Роде А. А. 1959. Климатические условия района Джаныбекского стационара // Сообщ. лаб. лесоведения АН СССР. В. 1. М. С. 3–40.
- Родин Л. Е., Рубцов Н. И. 1956. Полукустарничковые полынные и солянковые пустыни // Растительность СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». Т. 2. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 731–796.
- Романов Г. В. 1957. О торможении паводком размножения обыкновенной полёвки в дельте Волги // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Сарат. книж. изд-во. В. 5. С. 451–452.
- Романов Г. В. 1960. Влияние снежного покрова и низкой температуры на активность малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) // Зоол. ж. Т. 39. В. 7. С. 1109–1110.
- Романов Г. В. 1968. Проникновение чёрной крысы в г. Астрахань и его окрестности // Грызуны и их эктопаразиты. Саратов: Сарат. ун-т. С. 428.
- Романов Г. В., Едыкина В. С. 1955. О зависимости между численностью водяных полёвок в дельте р. Волги и высотой паводка // Грызуны и борьба с ними. Саратов. В. 4. С. 275–278.
- Романова Г. А. 1984. Материалы по распространению и экологии домовой мыши и серой крысы в Якутии // Экология наземных позвоночных таёжной Якутии. Якутск. С. 77–83.
- Ростова Н. С. 2002. Корреляции: структура и изменчивость. // Тр. Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. С.–Петербург. Изд. С.–Петербург. университета. Серия 1. Т. 94. 308 с.
- Ротшильд Е. В. 1966. Методика среднемасштабного картирования поселений больших песчанок при изучении природной очаговости чумы. // Зоол. ж. Т. 45. В. 5. С. 751–763.
- Ротшильд Е. В., 1974. Методика и результаты картографирования поселений малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в низовьях Урала // Териология. Новосибирск: Наука. Т. 2. С. 116–129.
- Ротшильд Е. В., Постников Г. Б. 1965. Распространение большой песчанки в междуречье Урала и Эмбы // Мат. 4-й н. конф. по прир. очаговости и профил. чумы. Алма-Ата. Кайнар. С. 204–206.
- Ротшильд Е. В., Постников Г. Б. 1967. История ареала большой песчанки в Северном Прикаспии // Экология млекопитающих и птиц. М. Наука. С. 185–197.
- Ротшильд Е. В., Постников Г. Б., Самарин Е. Г. 1969. Распространение грызунов и особенности природной очаговости чумы в долине Нижнего Урала // Зоол. ж. Т. 48. В. 2. С. 256–269.
- Ротшильд Е. В., Смирин В. М., Шилов М. Н., Камышев А. И. 1967. Очерк млекопитающих Северных Кызыл-Кумов // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП. В. 8. /Матер. к познанию фауны и флоры СССР. Нов. Серия, отд. зоолог. В. 41 (LVI). С. 85–174.
- Ротшильд Е. В., Солдаткин И. С., Руденчик Ю. В., Седин В. И., 1977. Муравьи – потребители трупов грызунов в природных очагах болезней аридных районов // Зоол. журн. Т. 56. В. 2. С. 211–217.
- Руденчик Ю. В. 1962. Определение возраста полуденной, гребеншиковой и краснохвостой песчанок (род *Meriones*) по степени стёртости коренных зубов. // Узбек. биол. журнал. № 4, С. 58–62.
- Руди В. Н. 1979. Морфология, распространение и экология малого суслика на южном Урале. // Автореф. дис. канд. биол. н. М. 21 с.
- Руди В. Н. 2008. Распространение некоторых видов хищных млекопитающих в Оренбургской области // Ландшафтная зоогеография и зоология. Третьи чтения памяти А. П. Кузьякина. М.: МОИП. С. 232–241.

- Руководство по ландшафтно-эпизоотологическому районированию природных очагов чумы Средней Азии и Казахстана. 1990. Алма-Ата. 28 с.
- Русин М.Ю. 2013. Редкие и исчезающие виды грызунов степной зоны Восточной Украины. Автореф. дис... к.б. н. Киев. 22 с.
- Рыльников В. А. 1990. Размножение, возрастной состав и смертность //Серая крыса. Систематика. Экология. Регуляция численности. Отв. ред. Соколов В. Е., Карасёва Е. В. М. Наука. С.181–229.
- Рычагов Г.И. 1977. Голоценовая трансгрессия Каспийского моря // Колебания увлажнённости Арало-Каспийского региона в голоцене. М. С. 13–14.
- Рычагов Г.И. 1993. Уровень Каспийского моря за историческое время // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. № 4. С. 42–49.
- Рычагов Г.И. 1996. Экологические аспекты нестабильности уровня Каспийского моря // Аридные экосистемы. Т. 2, № 2–3. С. 74–82.
- Рычков П. И. 1762. Топография Оренбургской губернии. Спб. ч.1–3. // Оренбургские степи в трудах П. И. Рычкова, Э. А. Неустроева. Ред. Ф. Н. Мильков. 1949. Изд-во географ. лит-ры. С. 43–204.
- Рюриков Г. Б., Суров А. В., Лебедев В. С. 2003. Экология и пространственная организация поселений хомячка Эверсмманна *Allocricetulus evermanni* в Саратовском Заволжье // Териофауна России и сопредельных территорий. М. С. 300.
- Рюриков Г. Б., Суров А. В. 2005. К вопросу о причинах изолированности ареалов серого и эверсманнова хомяков в Заволжье // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Матер. совещания. Саратов. С. 181–183.
- Рябцева Н. Л. 1980. Многолетняя численность домовых мыши в населённых пунктах Азербайджанской ССР // Грызуны. Матер. 5-го всес. совещ. по грызунам. М.: Наука. С. 265–266.
- Сабилаев А. С. 1967. Размещение и численность тушканчиков в Кара-Калпакии и прилегающей территории // Экология млекопитающих и птиц. М. Наука. С. 60–66.
- Сабилаев А. С. 1971а. К экологии малого тушканчика (*Allactaga elater*, Mammalia, Dipodidae) на Устьюрте и в Северо-Западных Кызыл-Кумах // Науч. докл. высшей школы. № 2. С. 15–21.
- Сабилаев А. С. 1971б. К экологии тарбаганчика на Устьюрте и в Северо-Западных Кызыл-Кумах // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 76. В. 4. С. 16–21.
- Сабилаев А. С. 1971в. Экология мохноногого тушканчика (*Dipus sagitta*) в Северо-Западных Кызыл-Кумах // Зоол. журн. Т. 50. В. 10. С. 1553–1563.
- Сабилаев А. С., Расин Б. В., Туяков М., Дягилев С. В., Махнин Б. В. 2007. Меры по снижению численности грызунов и других мелких млекопитающих в населённых пунктах, расположенных на левобережье Илийской котловины // Матер. 2-й междунар. научно-практ. конф. «Актуальные проблемы экологии и природопользования в Казахстане и сопредельных территориях». Т. 1. Павлодар. С. 174–176.
- Садыков О. Ф., Бененсон И. Е. 1992. Динамика численности мелких млекопитающих. Концепции, гипотезы, модели. М.: Наука. 191 с.
- Сажин А. Н. 1993. Природно-климатический потенциал Волгоградской области. Научное исследование природно-климатических ресурсов области за 100-летний период. Волгоград. Изд-во ВСХИ. 28 с.
- Самарина Г. П., Зубова Л. С. 1959. Динамика численности суслиных блох в различных станциях // Тр. Ростовского н/Д противочумного ин-та и Сталинградской противочумной Останции. Т. 14. С. 285–291.
- Самарский С. Л. 1977. Размножение малого суслика (*Citellus pygmaeus*) в лесостепном Приднепровье // Зоол. ж., Т. 56. В. 1. С.113–119.
- Самош В. М. 1975. Материалы по размножению и плодовитости обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L.) // Экология В. 5. С. 97–98.
- Самуров М. А. 1977. Прогноз численности блохи *Xenopsylla conformis* в Волго-Уральских песках // Зоол. журн. Т. 56. В. 11. С. 1649–1653.
- Самуров М. А. 1985. Биологические особенности и прогноз численности блох песчанок *Meriones* в связи с их эпизоотологическим значением в Волго-Уральских песках. // Автореф. дис. канд. биол. н. Алма-Ата. 21 с.
- Самуров М. А., Андреева Т. А., Окулова Н. М., Лосев Г. И. 1990. Регрессионные модели динамики численности блох *Ceratophyllus laeviceps* в Волго-Уральских песках. // Адаптации животных в естественных и антропогенных ландшафтах. Иваново. С. 11–16.

- Сангаджиева Г.В. 2006. Экология основных эктопаразитов малого суслика. // Проблемы сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных регионов Матер. 5-й междуна. заочной науч. конф. Элиста. С. 75–77.
- Сапанов М.К. 2007. Синхронность изменения уровней Каспийского моря и грунтовых вод в Северном Прикаспии во второй половине XX века //Изв. РАН. Серия географич. № 5. С. 82–87.
- Сапанов М.К. 2010. Влияние изменения климата на обводнённость территории Северного Прикаспия // Аридные экосистемы. Т. 16. В. 5 (45) С. 25–30.
- Сараев Ф.А., Скляренко Г.П., Козулина И.Г., Зинуллин Б., Тулешов И.У. Тегисбаева А.У., Башмакова А.А., Захарова Л.А., Башмаков А.А. 2011. Блохи краснохвостой песчанки (*M. lybicus*) в Северном Прикаспии. // Карант. и зоонозн. инф. в Казахстане. Алматы. В. 1–2 (23–24). С. 154–156.
- Сатимбеков Р.С. 1980. Антропогенное изменение ареала и численности обыкновенного бобра в Казахстане в IX–XI вв. // Грызуны. Матер. 5-го всес. Сов. По грызунам. М.: Наука. С. 45–451.
- Сатимбеков Р.С. 1986. Изменение ареалов и численность некоторых видов млекопитающих Казахстана в III–XIX вв. // Тр. 4-го съезда ВТО. М. Наука. Т. 1. С. 139.
- Сафронова И.Н. 1999. Об общих закономерностях распространения растительного покрова на Прикаспийской низменности и влиянии антропогенного фактора // Биологические проблемы и перспективы их изучения в регионах Каспийского моря. Махачкала, С. 45–49.
- Сахно И.И. 1957. Материалы к изучению состава кормов некоторых мышевидных грызунов // Зоол. журн. Т. 36. В. 7. С. 1084–1092.
- Сахно И.И. 1959. Влияние агротехнических мероприятий на соотношение полов и плодовитость некоторых мышевидных грызунов на полях Луганской области //Зоол. журн. Т. 38. В. 12. С. 1856–1868.
- Сахно Н.В., Лазаренко Е. В, Ермолова Н.В. 2007. Продолжительность жизни и показатели смертности некоторых видов блох рода *Ctenophthalmus* // Тр. Ставропольского отдел. РЭО. Ставрополь. В. 3. С.51–53.
- Свиточ А.А., Янина Т.А. 1997. Четвертичные отложения побережий Каспийского моря. М. 268 с.
- Северцов Н.А. 1861. Звери Приуральяского края // Акклиматизация. Т. 2. В. 2. С. 49–70.
- Северцов Н.А. 1873. Путешествия по Туркестанскому краю и исследование горной страны Тянь-Шаня, совершённые по поручению императорского русского географического общества. СПб. 461 с.
- Селедцов И.И. 1970. Гамазовые клещи и блохи в гнёздах малого суслика юго-западного побережья Крыма. // Тез. докл. 2-го акарологического сов. Киев. Наукова думка. Ч. 2. С. 128–129.
- Семёнов Н.М., Демяшев М.П., Найден П.Е., Тропин Н.Н. 1968. Колебания численности полуденных и гребенчиковых песчанок в Волго-Уральских песках в 1938–1957 гг // Грызуны и их эктопаразиты (сб. науч. работ противочумных учреждений). Саратов. С. 28–32.
- Семёнов Н.М., Синичкина А.А., Тропин Н.Н. 1955. Многолетние колебания численности мышевидных грызунов в Волго-Ахтубинской пойме // Грызуны и борьба с ними. Саратов. В. 4. С. 88–97.
- Серая крыса. 1990. Колл. монография. Отв. ред. Е.В. Карасёва. М.: Наука. 453 с.
- Сидоренков Н.С., 1999. Межгодовые колебания системы атмосфера – океан – // Природа. М., В. 7. С. 26–34.
- Сидоренков Н.С. 2002. Атмосферные процессы и вращение Земли. Санкт-Петербург. Гидрометеиздат. 365 с.
- Сидоренков Н.С. 2004. Природа нестабильностей вращения Земли // Природа. В. 8. С. 8–18.
- Сильвёров В.Б. 1979. Влияние хозяйственной деятельности человека на изменение экологических факторов среды обитания некоторых видов грызунов, имеющих эпидемиологическое значение. //Тез. докл. X всес. конф. по природной очаговости болезней. Ч. 1. Алма-Ата. С. 81–83.
- Сильвёров В.Б., Лобачёв В.С., Шилов М.Н. 1969. Новые данные о распространении и биологии приуральского толстохвостого тушканчика // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. В. 3. С. 118–132.
- Синичкина А.А. 1955. Видовой состав и численность грызунов в ползащитных лесных полосах на правобережье Саратовской области // Грызуны и борьба с ними. Саратов. В. 4. С. 71–87.
- Синичкина А.А., Волынкин А.А. 1950. Методы учёта и численность мохноногих тушканчиков. // Грызуны и борьба с ними. В. 3. Саратов С.271–276.
- Скворцов Г.Н. 1955. Об условиях зимней спячки земляного зайчика в Туркмении // Грызуны и борьба с ними. Саратов. В. 4. С. 39–51.

- Скворцов Г. Н. 1959. Сезонные изменения некоторых эколого-физиологических особенностей мохноного тушканчика и тарбаганчика в условиях Туркмении // Грызуны и борьба с ними. Саратов. В. 6. С. 21–36.
- Скворцов Г. Н. 1964. Сезонные изменения некоторых эколого-физиологических особенностей тушканчиков (мохноногого *Dipus sagitta* Pall. и тарбаганчика – *Allactagulus acontion* Pall.) в Волго-Уральских песках. // Зоол. ж. Т. 43. В. 12. С. 1848–1854.
- Скиртачёв В. Л. 1979. О зависимости условий существования популяций полуденных песчанок от произрастания солянки русской в юго-западной части Волго-Уральских песков // Экология. В. 6. С. 91–93.
- Скиртачёв В. Л. 1985. Структура ареала песчанок рода *Meriones* в Волго-Уральском природном очаге чумы // Автореф. дис. ... канд биол. н. Саратов. 23 с.
- Скиртачёв В. Л., Беляева Л. И., Мещерякова Л. В. 1981. Размножение полуденных и гребенщиковых песчанок в естественно и искусственно разреженных популяциях. // Эпидемиол. и профилактика природноочаговых инфекций. Саратов. С. 117–122.
- Скулкин В. С., Пузаченко Ю. Г. Зоогеографический анализ фауны млекопитающих Монголии с использованием ЭВМ // Зоогеографическое районирование МНР. М.: ИЭМЭЖ. С. 28–51.
- Слинко Л. И. 1959. К вопросу питания домовых мышей, обкновенных и общественных полёвок. // Тр. Ростовского н/д гос. научно-иссл. противочумн. Ин-та. Шахты. Т. 15. В. 1. С. 213–222.
- Слудский А. А. 1963. Джуты в евразийских степях и пустынях // Материалы по фауне и экологии наземных позвоночных Казахстана (млекопитающие и птицы). Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, С. 5–88.
- Слудский А. А. 1973. Распространение и численность диких кошек в СССР // Промысловые млекопитающие Казахстана (Тр. ЗИН КазССР, Т. 34). С. 1–106.
- Смирин В. М., Смирин Ю. М. 1963. Некоторые особенности поселений больших песчанок в северной части ареала. // Зоогеография суши. Тез. Докл. 3-го всес. Совещ. Ташкент. С. 287–288.
- Смирин Ю. М. 1960. Распространение большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) на правом берегу среднего течения Сыр-Дарьи // Зоол. ж. Т. 39. В. 8. С. 1266–1269.
- Смирнова С. Е., Карань Л. С., Платонов А. Е., Танитовский В. А., Белоножкина Л. Б., Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К. 2009. Циркуляция вируса Крымской-Конго геморрагической лихорадки в районах северной границы ареала этой инфекции на территории Республики Казахстан. // Эпидемиология и инфекционные болезни. М. № 5. С. 42–47.
- Соболев Л. Н., 1962. Опыт построения территориальной экологической схемы местообитаний растительности для степной зоны Казахстана // Исследования географических природных ресурсов животного и растительного мира. М.: АН СССР. С. 199–227.
- Соколов В. Е. 1979. Систематика млекопитающих. Отряды китообразных, хищных, ластоногих, трубкозубых, парнокопытных, мозолоногих, непарнокопытных. М.: Высшая школа. 528 с.
- Соколов В. Е., Котенкова Е. В., Лялюхина С. И. 1990. Биология домового и курганчиковой мышей. М.: Наука. 207 с.
- Соколов В. Е., Темботов А. К. 1989. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие. Насекомоядные. М.: Наука. 547 с.
- Соколова Т. А., Сиземская М. Л., Толпешта И. И., Сапанов М. К., Субботина И. В. 2001. Динамика солевого состояния целинных почв полупустыни Северного Прикаспия в связи с многолетними колебаниями уровня грунтовых вод. // Экологические процессы в аридных биогеоценозах (Докл. На XIX ежегод. чтениях памяти акад. В. Н. Сукачёва. М.: РАСХН. С. 113–132.
- Солдаткин И. С., Асенов Г. А., Руденчик Ю. В. 1959. Численность, размножение и смертность домовых мышей оазиса низовьев Аму-Дарьи // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Саратовское кн. изд-во. В. 6. С. 79–89.
- Солдатова А. Н., 1955. О некоторых особенностях периодических явлений жизни малого суслика в Южном Заволжье // Тр. Ин-та геогр. АН СССР. М. В. 66. С.
- Солецкий Г. К. 1961. Некоторые результаты исследования погадок хищных птиц и их применение для фаунистических целей // Зоол. журн. Т. 40. В. 1. С. 84–93.
- Солнечные данные. 1976–1986. Л. В. 1–12.
- Соломонов Н. Г., Романова Г. А., Алексеева М. А. 1971. К эколого-физиологической характеристике домовой мыши, обитающей в Центральной Якутии. // Экология. № 4. С. 94–97.

- Сонин К. А., Алчинова И. Б., Тарасов М. А. 2005. Землеройки (Insectivora, Soricidae) Саратовской области, особенности их экологии и эпидемиологическое значение. // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Матер. совещания. Саратов. С. 186–187.
- Сотнева Н. И. 2004. Динамика климатических условий второй половины XX века района Джаныбекского стационара Северного Прикаспия. // Изв. РАН. Сер. геогр. В. 5. С. 74–83.
- Спиридонов А. И. 1978. Геоморфология Европейской части СССР. М.: «Высшая школа», 333 с.
- Стальмакова В. А. 1949. К экологии пегого путорака в Кара-Кумах // Изв. Туркм. филиала АН СССР. В. 2. С. 65–68.
- Стариков В. П. 2008. Эколого-географическая характеристика сусликов южного Зауралья // Ландшафтная зоогеография и зоология. Третьи чтения памяти А. П. Кузьякина. М.: МОИП. С. 242–251.
- Стариков А. Е., Поярко Д. В., Сильвѳерстов В. Б. 1962. Современная граница ареала и особенности поселений большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) на Урало-Эмбинской равнине // Зоол. журн. Т. 41. В. 9. С. 1402–1408.
- Старожицкая Г. С., Сержанов О. С., Соколова Т. Ю., Ерѳмина Г. А., Жаринова Л. К., Шевченко О. А., Орлова Л. М., Абдуллаев А. И., Цой А. Г., Князева Т. В. 1992. Блохи жилья человека в различных районах Казахстана и Средней Азии // Организация эпиднадзора по чуме и меры её профилактики. Матер. межгос. научно-практ. конф. В. 3. С. 410–413.
- Стасенко Е. А., Майлыбаев М. П., Темирханова Г. А., Тимофеев Д. П., Аманжолов К. К., Джолдыбаев Р. А., Зиганшина Д. Ш., Курманова Г. О., Бегманов О. И., Бахрадинов М. Т., Мухаматжанов И. Х. 2014. Динамика численности большой песчанки и блох рода *Xenopsylla* в Тюб-Караганском ландшафтно-эпидемиологическом районе Мангистауского автономного очага чумы в 1968–2005 гг. в связи с энзоотией чумы. // Матер. Юбил. Междун. научно-практ. конф. Уральской противочумной станции Уральск. С. 242–248.
- Стахеев В. В. 2011. Многолетняя динамика численности малых песчанок в Северо-Западном Прикаспии: основные тенденции, связь с атмосферной циркуляцией. // Изучение и освоение морских и наземных экосистем в условиях арктического и аридного климата. // Матер. междун. научной конф. Ростов на Дону. С. 213–216.
- Стогов И. И. 1959. О связях колебаний численности водяной крысы и эпизоотий туляремии в Северном Казахстане с климатическими факторами // Тр. Среднеазиатского ПЧИ В. 6. С. 119–129.
- Страутман Е. И. 1960. К экологии ондатры в Северном Казахстане // Материалы по фауне и экологии наземных позвоночных Казахстана (Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, т. 13). Алма-Ата: АН КазССР. С. 3–17.
- Страутман Е. И. 1963. Ондатра в Казахстане. Алма-Ата. Изд. АН КазССР. 231 с.
- Страутман Е. И., Шубин И. Г. 1960. К биологии степной пеструшки и узкочерепной полѳвки в северном Казахстане // Материалы по фауне и экологии наземных позвоночных Казахстана (Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, т. 13). Алма-Ата: АН КазССР. С. 45–53.
- Стрелков П. П., Ильин В. Ю. 1990. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Фауна, систематика и эволюция млекопитающих (рукокрылые, грызуны). Тр. ЗИН АН СССР. Т. 225. Л. АН СССР. С. 42–167.
- Строганова А. С. 1954. Млекопитающие степного и полупустынного Заволжья // Тр. ЗИН АН ССР. М.–Л. Т. 16. С. 30–116.
- Сунцов В. В. 2001. Зоолого-паразитологические аспекты происхождения микроба *Yersinia pestis* и генезис очагов чумы. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. 03.00.08 – зоология. Москва. 340 с.
- Сунцов В. В. 2005. Автореф. дис. д. б. н. М. МГУ.
- Сушкин П. П. 1908. Птицы Средней Киргизской степи (Тургайская область и восточная часть Уральской области). // Матер. к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. зоологический. М. В. 8.
- Танитовский В. А., Бидашко Ф. Г., Аязбаев Т. З., Кдырсих Б. Г., Куспанов А. К., Майканов Н. С., Кдырсихова Г. Г. 2014. Видовой состав, численность блох и причины её колебаний в населѳнных пунктах Западно-Казахстанской области. // Матер. юбилейной междунар. научно-практ. конф. Уральской противочум. станции. Уральск. АРК ЗПП. С. 314–319.
- Танитовский В. А., Бидашко Ф. Г., Гражданов А. К. 2002. Видовой состав и сезонная динамика численности блох большой песчанки в северо-западной части ареала этого грызуна. // Карант. и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. В. 6. С. 94–97.

- Танитовский В. А., Майканов Н. С., Гражданов А. К. 2007. Обнаружение блохи *Ctenocephalides caprae* Ioff., 1953 в Западно-Казахстанской области. // Матер. регион. научно-практ. конф. «Экологические проблемы и биоразнообразие Западного Казахстана». Уральск. С. 136–139.
- Теплов В. П. 1954. К вопросу о соотношении полов у диких млекопитающих. // Зоол. ж. Т. 33. В. 1. С.
- Тарасов М. П. 1989. Материалы по экологии домашней мыши Северного Кавказа // Домовая мышь. М. С. 209–222.
- Титкова Т. Б. 2003. Изменения климата полупустынь Прикаспия и Тургая в XX веке // Изв. РАН. Серия геогр. В. 1. С. 106–112.
- Титов С. В., Ермаков О. А., Суринов В. Л., Формозов Н. А., Шмыров А. А. 2005. Молекулярно-генетический анализ выводов сусликов из совместного поселения *Spermophilus fulvus* и *S. major* (Rodentia, Sciuridae) // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Матер. совещания. Саратов. С. 188–190.
- Тихомирова М. М., Загорская М. В., Ильин Б. Д., 1935. Грызуны и их блохи степной, переходной и песчаной полосы Ново-Казанского и Сломихинского районов и их роль в эпидемиологии чумы // Вестник микробиол., эпидемиол., и паразитологии. Саратов. Т. 14. В. 3. С. 231–254.
- Тихонов И. А. 1991. Мелкие млекопитающие сельских населённых пунктов средней полосы СССР. Автореф. дис... к. б. н. М. 30 с.
- Тихонов И. А., Тихонова Г. Н., Богомолов П. Н., и др. 1996. К уточнению ареалов видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) между низовьями рек Волга и Тургай // Зоол. журн. Т. 75. В. 5. С. 736–743.
- Тихонов И. А., Тихонова Г. Н., Суворов А. В., Богомолов П. Л., Ковальская Ю. М., Опарин М. Л., Лебедев В. С., Рюриков Г. Б. 2005. Видовое разнообразие мелких млекопитающих природных и антропогенных ценозов степной зоны бассейна р. Дон и р. Волга // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Матер. совещания. Саратов. С. 190–193.
- Тихонова Г. Н., Тихонов И. А., Суворов А. В., Богомолов П. Л. 2005. Влияние антропогенного фактора на популяции фоновых видов грызунов степной зоны Волжско-Донецкого бассейна // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Матер. совещания. Саратов. С. 193–195.
- Тихонова Е. П. 1990. К биологии обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall., 1770) в Заунгузских Кара-Кумах // Матер. 5-го съезда всес. териол. о-ва М. Т. 2. С. 114–115.
- Ткаченко В. С. 1962. Блохи обыкновенной полёвки на юго-востоке Малого Кавказа в горных степях // Тр. Азербайджанской ПЧС. Т. 3. С. 70–79.
- Ткаченко В. С., Тарасов М. П., Емельянов П. Ф. и др. 1992. Итоги инвентаризации поселений малого суслика *Citellus pygmaeus* в Предкавказье на 1988 г. // Зоол. ж. Т. 71. В. 2. С. 98–102.
- Тлегенов Т. Т., Трофимов В. И. 1970. О древнем ареале большой песчанки (*Rhombomys opimus*) в Прикаспийской низменности // Зоол. ж. Т. 49. В. 7. С. 1101–1104.
- Толбаев А. К. 1960. О северной границе ареалов хомячков р. *Cricetulus* в Казахстане // Зоол. ж. Т. 39. В. 9. С. 1438.
- Траут И. И. 1929. Блохи и другие эктопаразиты и сожители малого суслика (*Citellus pygmaeus*) и методы их уничтожения // Матер. к познанию фауны Нижнего Поволжья. Саратов. В. 3. С. 53–102.
- Траут И. И., Иванов В. В., Вишневецкий Ф. С. 1957. Стационарная приуроченность малого суслика к растительности и другим элементам ландшафта в Западно-Казахстанской области // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Сарат. книж. изд-во. В. 5. С. 124–141.
- Тропин Н. И. 1965. О продолжительности существования гребенщиковых песчанок в природе. // Зоол. журн. Т. 44. В. 6. С. 943–944.
- Тропин Н. И. 1967. Об изменениях весеннего размножения полуденных (*Meriones meridianus*) и гребенщиковых (*Meriones tamariscinus*) песчанок под влиянием похолодания // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука. С. 153–157.
- Тропин Н. И. 1968а. К истории формирования фауны грызунов Волго-Уральского природного очага чумы // Зоол. журн. Т. 47. В. 1. С. 111–115.
- Тропин Н. И. 1968б. Краснохвостая песчанка (*Meriones libycus* Licht.) – возможный источник чумных эпизоотий в Волго-Уральском междуречье в прошлом // Зоол. журн. Т. 47. В. 12. С. 1877–1880.
- Тропин Н. И., 1971. Прошлое распространение большой песчанки (*Rhombomys opimus*) в Волго-Уральском междуречье // Зоол. журн., Т. 50. В. 1. С. 110–116.

- Тропин Н. И. 1972. О прошлом распространении жёлтой и изменении границ ареала степной пеструшек в Северном Прикаспии. // Бюлл. МОИП. отд. биол. Т. 77. В. 1. С. 24–32.
- Тропин Н. И. 1976. Изменение позднечетвертичных териофаунистических комплексов и их фауны грызунов южной части Волго-Уральского междуречья // Тр. Зоолог. Ин-та АН СССР. Т. 60. С. 125–131.
- Тропин Н. И. 1977. Об исчезновении некоторых видов грызунов в фауне южной части Волго-Уральского междуречья // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 82. В. 4. С. 37–40.
- Тропин Н. И., Кондрашкин Г. А., Ласкина А. В., Зурилина Р. С., Милунова В. П. 1959. Влияние необычных условий зимы 1954/1955 г. и весны 1955 г. на некоторых грызунов Астраханской области // Грызуны и борьба с ними. Саратов. В. 6. С. 115–128.
- Тропин Н. И., Мосалёв А. Б. 1987. Влияние суровой зимы 1977/1978. гг. на песчанок Волго-Уральских песков // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. Т. 86. В. 1. С. 24–27.
- Трофимов В. И., Абыхвостов А. С., Иванов В. С., Лавровский А. А., Павлов А. Н., Радченко А. Г., Табунина Т. И., Трофимова И. В., Трощенко Б. В., Шаманек П. И. 1974. Современное расселение *Rhombomys opimus* (Rodentia) в Северном Прикаспии и условия её перехода на правый берег Урала // Зоол. ж., Т. 53. В. 8. С. 1224–1232.
- Туманов И. Л. 2003. Биологические особенности хищных млекопитающих России. СПб. 448 с.
- Туликова Н. В. 1947. Экология домового мыши средней полосы СССР // Фауна и экология грызунов (Матер. по грызунам, В. 2) М.: МОИП. С. 5–65.
- Туликова Н. В. 1996. Опыт создания карты населения грызунов и пищух на территории бывшего СССР: содержание и принципы построения легенды // Успехи соврем. биол. Т. 116. Вып. 2. С. 243–254.
- Туликова Н. В., Варшавский А. А., Хляп Л. А. 1998. Карта и геоинформационная система: «Население грызунов и пищух юга бывшего СССР» // Аридные экосистемы. Т. 4. В. 8. С. 74–84.
- Туликова Н. В., Комарова Л. В. 1979. Зоологическое картографирование. М: МГУ. 250 с.
- Туликова Н. В., Хляп Л. А., Варшавский А. А. 2007. Карта «Грызуны и пищухи» М 1:15 000 000 // Национальный атлас России. Т. 2. М.: Роскартография. С. 370–372.
- Тюреходжаев Ж. М. 1977. Степной орёл и балобан в Уральской области // Редкие и исчезающие звери и птицы Казахстана. Алма-Ата. С. 240–243.
- Удовиков А. И., Попов Н. В., Тарасов М. А., Чекашов В. Н. 2003. Использование территории малыми сусликами в полупустынях Западного Казахстана // Териофауна России и сопредельных территорий. М. С. 362.
- Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. М. Прогресс. 327 с.
- Улюмджиев О. Ц., Денисенко И. И., Дмитриенко В. В., Синджиев В. Б. - Х., Бугаков А. А., Денисенко Т. Н., 1994.
- Фаустов Л. В., Исенов Х. А., Бекишбеков 1988. Материалы по распространению, численности и размножению лесной мыши в Центральном Казахстане // Грызуны. Тез докл. всес. совещ. по грызунам. Свердловск. Т. 2. С. 56–57.
- Федоров П. В. 1980. О некоторых вопросах голоценовой истории Каспия и Арала // Колебания увлажненности Арало-Каспийского региона в голоцене. М.: Наука, С. 19–22.
- Федина О. А. 1937. К вопросу об уничтожении блох жуками // Вестник микробиол., эпидемиол., и паразитологии. Саратов. Т. 16. В. 3–4. С. 475–477.
- Федосенко А. К., Ежова В. А., Гаврилов Э. И. 1962. К распространению обыкновенной и малой бурозубок // Матер. по фауне и экологии наземных позвоночных Казахстана. Алма-Ата. С. 246.
- Федосенко А. К., Ерёменко А. Т. 1964. О влиянии особенностей весны 1958 г. на периодические явления в жизни малого суслика. // Матер. юбил. конф. Уральской ПЧС. Уральск. С. 216–220.
- Фенюк Б. К. 1928. К биологии тушканчиков // Матер. к познанию фауны Нижнего Поволжья. В. 2. С. 1–43.
- Фенюк Б. К. 1929. Ещё о биологии тушканчиков и мерах борьбы с ними // Материалы к познанию Нижнего Поволжья. В. 3. С. 1–52.
- Фенюк Б. К. 1941. Массовое размножение мышевидных грызунов на юго-востоке РСФСР в 1937 г. // Грызуны и борьба с ними. Саратов. Вып. 1. С. 209–224.
- Физико-географическое районирование СССР. 1968. Характеристика региональных единиц. / Под ред. проф. Н. А. Гвоздецкого. М.: Изд-во Моск. ун-та, 576 с.
- Филипчук Н. С. 1976. Морфологические особенности популяций малых и крапчатых сусликов степной и лесостепной зон Украины. Автореф. дис... кан. биол. н. Ин-т зоол. АН УССР. Киев. 25 с.

- Филипьев А. О. 2009. Современное распространение некоторых видов кунных на территории севера Нижнего Поволжья // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих. Матер. всерос. конф. Пенза: КМК. С. 103.
- Филипьев А. О., Беляченко А. В. 2005. Особенности пространственного размещения и структуры индивидуальных участков американской (*Mustela vison* Briss., 1756) и европейской (*M. lutreola* L., 1758) норки в пойме р. Медведицы // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Матер. совещания. Саратов. С. 197–199.
- Филонов К. П. 1975. О размножении лесной мыши *Apodemus sylvaticus charkovenssis* Migulin (1936) на юге левобережной Украины // Экология. В. 6. С. 92–95.
- Флегонтова А. А. 1937. Жуки-стафилины как регуляторы численности блох в норах суслика *Citellus pygmaeus* // Вестник микробиол., эпидемиол., и паразитологии. Саратов. Т. 16. В. 1–2. С. 135–152.
- Флинт В. Е. 1958. К вопросу о структуре ареала и типы поселений некоторых мышевидных грызунов в Северном Казахстане. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 63. В. 6. 7–22.
- Флинт В. Е., Чугунов Ю. Д., Смирин В. М. 1965. Млекопитающие СССР, (серия «Полевые определители»). М.: Мысль. 437 с.
- Фоканов В. А. 1952. Обзор фауны млекопитающих Приуралья Западно-Казахстанской области. // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: АН СССР. Т. 11. С. 204–234.
- Фоканов В. А. 1954. Млекопитающие южной части долины р. Урал // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: АН СССР. Т. 16. С. 117–136.
- Фомичёва Н. И. 1959. Размножение речного бобра // Бюлл. МОИП. Отд. биол., Т. 64. В. 3. С. 5–15.
- Формозов А. Н. 1934. Хищные птицы и грызуны. // Зоол. журн. Т. 13. В. 4. С.–.
- Формозов А. Н. 1938. К вопросу о вымирании некоторых степных грызунов в позднечетвертичное и историческое время // Зоол. журн. Т. 17. В. 2. С. 260–272.
- Формозов А. Н. 1959. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц // География населения наземных животных и методы его изучения. М. Изд-во АН СССР. С. 172–196.
- Формозов А. Н. 1962. Изменения природных условий степного юга Европейской части СССР за последние 100 лет и некоторые черты современной фауны степей // Исследования географии природных ресурсов растительного и животного мира. М. Изд-во АН СССР. С. 114–161.
- Формозов А. Н. 1987. Животный мир Казахстана. М.: Наука. 149 с.
- Формозов А. Н., Воронов А. Г. 1939. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Казахстана и её хозяйственное значение. // Уч. Зап. МГУ, зоол., В. 20. С. 3–112.
- Формозов А. Н., Осмоловская В. И., 1963. К экологии лисицы степной и пустынной зон СССР // Биология, биогеография и систематика млекопитающих СССР (Тр. МОИП. Отд. биол. Т. 10). М.: АН СССР. С. 220–239.
- Формозов А. Н., Ходашева К. С., Голов Б. А. 1954. Влияние грызунов на растительность пастбищ и сенокосов глинистых полупустынь междуречья Волга – Урал // Вопр. улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. М.– Л. С. 331–340.
- Хахин Г. В., Иванов А. А. 1990. Выхухоль. М.: Агропромиздат. 191 с.
- Хашаева М. Г. 1993. Сравнительный анализ потребления и переработки корма грызунами (на примере гребенщиковой песчанки, хомяка Радде, общественной полёвки). Автореф. дис. канд. биол. н. М.: ИЭМЭЖ им. А. Н. Северцова. 23 с.
- Ходашова К. С. 1953. Жизненные формы грызунов равнинного Казахстана // Тр. Института географии АН СССР. М. Т. 54. С. 33–194.
- Ходашова К. С. 1959. Опыт картографирования плотности населения малого суслика. // География насел. наземных жив. и методы его изучения. М. С. 134–143.
- Ходашова К. С. 1960. Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. М.: АН СССР. 132 с.
- Ходашова К. С. 1962. Опыт применения территориально-экологической схемы для выяснения закономерностей ландшафтно-географического распределения грызунов // Исследования географических природных ресурсов животного и растительного мира. М.: АН СССР. С. 228–234.
- Хохлова И. С., Краснов Б. Р. 1983. Пространственная структура группировок домового мыши в открытых биотопах Калмыцкой АССР // Грызуны. Матер. 6-го всер. сов. по грызунам. Л.: Наука. С. 467–468.

- Худяков И. И., Попов В. Г. 1964. Влияние метеорологических условий на урожайность и состав растительного покрова в Волго – Уральских песках // Матер, юбил. конф. Уральской ГГЧС. 1914–1964. Уральск. С. 287–293.
- Худяков И. И., Постников Г. Б., 1966. Водяная полёвка в низовьях Эмбы. // Зоол. журн., Т. 45. В. 8. С. 1271–1272.
- Цветкова А. А., Опарин М. Л., Опарина О. С. 2004. Зимнее распространение и численность землероек в Саратовском Поволжье // Млекопитающие как компонент аридных экосистем. Мат. сов. Москва. С. 160–161.
- Цкипуришвили Д. Г. 1966. Статистико-вероятностное моделирование динамики популяции общественной полёвки (*Microtus socialis* Pall.) на вычислительной машине // Сообщ. АН ГрузССР. Т. 42. В. 1. С. 29–36.
- Чабовский А. В. 2006. Эволюция социальности грызунов открытых пространств: экологические аспекты. Автореф. дис. докт. биол. н. М. 48 с.
- Чибилёв А. А., Дебело П. В., 2006. Ландшафты Урало-Каспийского региона. Оренбург. Печатный дом «Димур». 264 с.
- Чижевский А. Л. 1976. Земное эхо солнечных бурь. М. Мысль. 362 с.
- Чистяков С. П., 1989. Анализ временных рядов. Петрозаводск. 46 с.
- Чумакова И. В., Ермолова Н. В., Шапошникова Л. И. 2002. Принцип прогноза плотности популяций блох грызунов // Мед. параз и паразитарные болезни. В. 3. С. 45–48.
- Шадрина В. И. 1980. Автоматическая классификация в зоогеографических исследованиях // Пробл. зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука. С. 13–14.
- Шапошникова Л. И. 2006. Популяционная экология блохи *Nosopsylla (N.) mokrzecky* (Wagner, 1916) и её значение в эпизоотологии чумы. // Дис. к. б. н. Ставрополь. 137 с.
- Шварц С. С. 1971. Популяционная структура биоценоза // Изв. АН СССР серия биол. В. 4. С. 485–493.
- Шварц С. С., Добринский Л. Н., Большаков В. Н., Бирлов Р. И. 1966. Опыт разработки методики определения направленности естественного отбора в природных популяциях животных. // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР «Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных» Свердловск. С. 3–10.
- Швецов А. В., Быстров И. В. 2007. Блохи мелких млекопитающих степной зоны Южного Урала. // Мед. паразитология и паразитарные бол. В. 3. С. 35–39.
- Шевлюк Н. Н., Руди В. Н., Стадников А. А. 1999. Биология размножения наземных грызунов из семейства беличьих. Екатеринбург. 147 с.
- Шевченко В. Л. 1962. Основные черты экологии степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) в Западном Казахстане // Зоол. журн. Т. 41. В. 4. С. 616–625.
- Шевченко В. Л. 1963. Размножение и изменение численности степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) в Уральской области. // Зоол. журн. Т. 42. В. 1. С. 114–125.
- Шевченко В. Л. 1965. Основные черты экологии степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) в Уральской области и опыт борьбы с ней. // Автореф. дис. канд. биол. наук. Харьков. 22 с.
- Шевченко В. Л., 1986. Пегий пугач в Северном Прикаспии // Редкие животные Казахстана. Алма-Ата: Наука. С. 65–66.
- Шевченко В. Л., Демяшев М. П., Ершов К. А. 1965. О контактах грызунов на северной кромке Волго-Уральских песков // Матер. 4-й науч. конф. по природной очаговости и профил. чумы. Алма-Ата. Кайнар. С. 302–304.
- Шевченко В. Л., Лисицын А. А., Медведев С. И., Морозова И. В. 1964. Биоценоз норы малого суслика в Волго-Уральских песках // Матер. юбилейной конф. Уральской противочумн. станции. Уральск. С. 206–215.
- Шевченко В. Л., Медзыховский Г. А., Маштаков В. И., Поляков В. К., Самуров М. А. 1979. Влияние засухи 1975 г. на жизнедеятельность некоторых видов грызунов и блох в Уральской области. // Тез. докл. 10-й науч. конф. противочумн. учрежд. Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата. В. 2. С. 72–75.
- Шекарова О. Н., Неронов В. В. 2003. Некоторые черты биотопического распределения *Stylodipus turovi* в условиях остепнения растительности Чёрных земель Калийкии. // Териофауна России и сопредельных территорий (7-й съезд Териологического общества) Матер. сов. М. С. 386.

- Шенброт Г. И. 1980. Сравнительная экология тушканчиков пустынь Турана. Автореф. дисс. ... канд. биол. н. М. 22 с.
- Шенброт Г. И. 1981. Разделение ресурсов между совместно обитающими видами тушканчиков (Rodentia, Dipodidae) в Каршинской степи // Зоол. журн. Т. 60. В. 4. С. 557–567.
- Шенброт Г. И. 1982. Организация сообществ тушканчиков (Rodentia, Dipodidae) пустынь Турана // Журн. общей биол. Т. 43. В. 4. С. 529–540.
- Шенброт Г. И. 1986. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных животных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. ВИНТИ. М. Т. 14. С. 5–70.
- Шенброт Г. И. 1988. Факторы, влияющие на плодovitость тушканчиков // Млекопитающие (Тез. докл. 3-го съезда всесоюз. териол. о-ва). М. Т. 1. С. 332–333.
- Шенброт Г. И., Соколов В. Е., Гептнер В. Г., Ковальская Ю. М. 1995. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Тушканчикообразные. М.: Наука. 576 с.
- Шилов М. Н. 1970. О распространении и численности жёлтого суслика в пустынных ландшафтах северного Устюрта и Предустюртя в связи с его эпизоотологическим значением // Фауна и экология грызунов. В. 9. М.: МГУ. С. 207–213.
- Шилов М. Н., Варшавский С. Н., Попов А. В., В. Г. Самарин, Г. Ф. Речкина, Т. Т. Плегенов, Бразилев М. А., Павлов А. Н., Киселёв Р. Н., Варшавский Б. С., Буркин В. С., Илюхин А. А., Оптыкова А. Ф., Бондарев В. П., Зурилина Р. С., Магросов А. Н., Сувернева Э. А., Чикризов Ф. Л., Сатыбалдиев Ж. 1986. Распространение, численность и эпидемиологическое значение серой крысы в природных очагах чумы низовьев Волги и Урала // Серая крыса (медицинское значение и методы ограничения численности) М.: Наука. Т. 2. С. 45–61.
- Шилова С. А. 1995. Популяционная характеристика массовых видов мелких млекопитающих Чёрных Земель // Биота и природная среда Калмыкии. М. – Элиста. С. 158–195.
- Шилова С. А., Александров Д. Ю. 2002. Сравнительный анализ суточной активности полуденной (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) и тамарисковой (*M. tamariscinus* Pallas, 1773) песчанок в местах их совместного обитания // Поволжский экологический журнал. Саратов. В. 2. С. 143–153.
- Шилова С. А., Касаткин М. В. 1996. Общественная полёвка (*Microtus socialis*) в изменённом ландшафте Южного Дагестана: популяционный аспект выживания // Зоол. журн. Т. 75. В. 9. С. 1412–1426.
- Шилова С. А., Касаткин М. В. 2000. Сравнительный анализ популяционной структуры общественной полёвки (*Microtus socialis* Pall. 1773 Cricetidae, Rodentia) в различных частях ареала. // Экология. В. 4. С. 287–294.
- Шилова С. А., Неронов В. В. 2010. Растительность и население млекопитающих островного лесного массива в подзоне сухих степей Заволжья // Бюлл. МОИП. отд. биолог., Т. 115. Вып. 4. С. 3–11.
- Шилова С. А., Калинин А. А., Щипанов Н. А., Савинцевская Л. Е., Олейниченко В. Ю. 1994. Антропогенная трансформация фауны мелких млекопитающих севера Ростовской области // Зоолог. журн. Т. 73. В. 3. С. 98–103.
- Ширанович П. И. 1968. Причины спада численности малого суслика (*Citellus pygmaeus*) в полупустыне. // Зоол. журн. Т. 47. В. 10. С. 1538–1548.
- Ширанович П. И., Ленчицкий А. З. 1949. Особенности летней и зимней афаниптерофауны двух смежных ландшафтно-экологических подзон Северо-Западного Прикаспия. // Реф. научно-исслед. Работ Ростовского н Дону ПЧИ т. 8
- Ширанович П. И., Морозова И. В. 1955. Сезонные изменения численности блох в норах сусликов в различных ландшафтно-экологических условиях. // Тр. Астраханск. Противочум. станции. Астрахань. В. 1. С. 379–386.
- Шишкин А. К., Слинко Л. И., Рожков В. С., Денисов П. С., Никандрова О. Л., Рязанцев Т. П. 1960. Хозяйственная деятельность человека по преобразованию природы и её значение в закреплении результатов работ по ликвидации причин энзоотии чумы на территории Северо-Западного Прикаспия. // Природная очаговость и эпидемиол. особо опасных инфекц. заболеваний. Саратов. С. 328–335.
- Шлыгин Е. Д. 1969. Геологическая история и палеогеография от протерозоя до кайнозоя [Казахстана] // Казахстан. М.: Изд-во АН СССР, С. 20–33.
- Шляхтин Г. В., Ильин В. Ю., Опарин М. Л., Беляченко А. В., Быстракова Н. В., Ермаков О. А., Завьялов Е. С., Захаров К. С., Кайбелева Э. И., Кошкин В. А., Курмаева Н. М., Лукьянов С. Б., Мосолова Е. Н., Опарина О. С., Семихатова С. Н., Смирнов Д. Г., Сонин К. А., Табачишин В. Г., Титов С. В.,

- Филипьев А. О., Хучраев С. О., Якушев Н. Н. Млекопитающие севера Нижнего Поволжья. Саратов. В. 3. Кн. 1. Состав териофауны. Ред. Е. В. Завьялов. Изд-во Саратовского ГУ. 248 с.
- Шнитников А. В. 1950. Внутривековые колебания уровня степных озёр Западной Сибири и их зависимость от климата. // Тр. лабор. озероведения. Т. 1.
- Шнитников А. В., 1969. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажнённости. Л.: Наука. 244 с.
- Штейнберг Д. М. 1954. К истории формирования фауны междуречья Волга- Урал // Тр. ЗИН АН СССР. Л. Т. 16. С. 15–29.
- Шубин И. Г. 1961. Об экологии слепушонки в Центральном Казахстане // Зоол. журн., Т. 40. В. 10. С. 1543–1551.
- Шубин И. Г. 1965. Размножение малой пищухи // Зоол. журн., Т. 44. В. 6. С. 917–924.
- Шутеев М. М., Вахрушев А. В. 1980. Биотопические комплексы грызунов лесостепи Северного Прииртышья. // Матер. V всес. сов. по грызунам. М. С. 308–309.
- Щепотьев Н. В. 1957а. Мышевидные грызуны железнодорожных снегозащитных лесных полос Нижнего Поволжья // Грызуны и борьба с ними. Саратов. Саратовское книжное издательство. В. 5. С. 155–167.
- Щепотьев Н. В. 1957б. Мышевидные грызуны населённых пунктов Нижнего Поволжья // Грызуны и борьба с ними. Саратов. Саратовское книжное издательство. В. 5. С. 167–174.
- Щепотьев Н. В. 1959а. Рост численности мелких мышевидных грызунов на территории Нижнего Поволжья осенью и зимой 1956/1957 года // Грызуны и борьба с ними. Саратов. Саратовское книжное издательство. В. 6. С. 143–153.
- Щепотьев Н. В. 1959б. О зимней активности хомячка Эверсмманна // Природа. В. 7. С. 113.
- Щепотьев Н. В. 1966. О южной границе ареала полевой мыши в Волго-Уральских песках. // Бюлл. МОИП. Отд. биолог. Т. 71. В. 5. С. 40–44.
- Щепотьев Н. В. 1967. Распространение мышевидных грызунов в лесных полосах Нижнего Поволжья. // Экология млекопитающих и птиц. М. Наука. С. 238–242.
- Щепотьев Н. В. 1970. О границах ареалов серого и эверсманнова хомячков в Волжско-Уральском междуречье // Фауна и экология грызунов. В. 9. М.: МГУ. С. 198–205.
- Щепотьев Н. В. 1975. Очерк распространения и стациального размещения некоторых видов мышевидных грызунов в Нижнем Поволжье // Фауна и экология грызунов. М. МГУ. В. 12. С. 62–97.
- Щепотьев И. В. 1990. Закономерности изменения численности домовых мышей в Нижнем Поволжье в зависимости от ландшафтно-экологических условий // Матер. 5-го съезда всес. териол. о-ва М. Т. 2. С. 126–127.
- Щепотьев Н. В., Кондрашкин Г. А. 1968. О находке полёвки-экономки (*Microtus oeconomus*) в северных районах Саратовского Заволжья // Зоол. журн.. Т. 47. В. 7. С. 1112–1114.
- Щепотьев Н. В., Спицын Н. А. 1963. Особенности стациального размещения рыжей полёвки у южных границ её ареала в Нижнем Поволжье. // Зоогеография суши. Тез. Докл. 3-го всес. сов. по зоогеографии суши. Ташкент. С. 367–368.
- Щепотьев Н. В., Ткачёва Н. В. 1966. Современное распространение серой крысы в Нижнем Поволжье и возможные пути её расселения // Зоол. ж., Т. 45. В. 3. С. 468–471.
- Щипанов Н. А. 1987. Универсальная живоловка для мелких млекопитающих. // Зоол. журн. Т. 66. В. 5. С. 759–761.
- Щипанов Н. А., Касаткин М. В. 1996. Общественная полёвка (*Microtus socialis*) в изменённом ландшафте Южного Дагестана: популяционный аспект выживания // Зоол. журн. Т. 75. В. 9. С. 412–426.
- Щипанов Н. А., Калинин А. А., Олейниченко В. Ю., Демидова Т. Б., Гончарова О. Б., Нагорнев Ф. В. 2000. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками. Зоол. журн. Т. 79. В. 3. С. 362–371.
- Щипанов Н. А., Олейниченко В. Ю. 1993. Белобрюхая белозубка. Поведение, пространственно-этологическая и функциональная структура популяции. Москва. «Наука». 136 с
- Эверсманн Э. А. 1850. Естественная история млекопитающих Оренбургского края // Естественная история Оренбургского края. Казань Ч. 2. 225 с.
- Эйгелис Ю. К. 1980. Грызуны Восточного Закавказья и проблема оздоровления местных очагов чумы. Саратов: СГУ. 262 с.

- Эйгелис Ю. К., Опарин М. Л., Ленчицкий А. А., Найдён П. Е., Мехтиев А. И., Кулиев М. Г. 1979. Крупномасштабное картирование поселений грызунов – носителей природно-очаговых болезней на примере песчанок Закавказья // *Вопр. природной очаговости болезней*. Алма-Ата. В. 10. С. 39–48.
- Экологические процессы в аридных экосистемах.. 2001.
- Эпштейн В. М. 1957. Некоторые данные о пробуждении малого суслика от зимней спячки // *Грызуны и борьба с ними*. Саратов. В. 5. С. 115–123.
- Юркина В. И. 1948. Наблюдения над биологией блох *Pulex irritans* // *Тр. науч. конф., посв. 25-летию Институту «Микроб»*. Саратов с. 235–245.
- Юшина Н. Г. 1988. Размножение и структура популяции *Citellus major* Pall. // *Грызуны. Тез. докл. всес. совещ. по грызунам*. Свердловск. Т. 2. С. 108.
- Яковлев М. Г., Павлов А. Н., Мокроусов Н. Я. 1971. Интенсивность размножения полуденной и гребенчиковой песчанок в южной части Волго-Уральских песков. // *Мат. 7-й науч. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана*. Алма-Ата. С. 361–362.
- Яковлев С. А., Удовиков А. И., Санджиев В. Б.–Х., Тарасов М. А., Попов Н. В. 2005. Изменение эпизоотологической роли домовой мыши в результате антропогенного воздействия на природные комплексы // *Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья*. Матер. совещания. Саратов. С. 211–212.
- Якубов Т. Ф. 1955. Песчаные пустыни и полупустыни Северного Прикаспия. М.: Изд-во АН СССР, 532 с.
- Янушевич А. И., Айзин Б. М., Кыдыралиев А. К., Умрихина Г. С., Федянина Т. Ф., Шукуров Э. Д., Гребенюк Р. В., Токобаев М. М., 1972. Млекопитающие Киргизии. Фрунзе: Илим. 463 с.
- Яньшин Ю. М., Сарсенбаева Г. Е., Мусабеков А. А., Карастекова Г. К., Мукашева К. М. 2001. Бешенство среди волков в Актюбинской области // *Карантинные и зоонозн. инф. в Казахстане*. Алматы. В. 3. С. 284–289.
- Andrzejewski R., Babińska – Werka J., Gliwicz J., Goszczyński J. 1978. Synurbanization Processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient. // *Acta theriologica*. V. 23. № 19–30. P. 341–358.
- Ecotones: the role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments. 1991. / Ed. by M. M. Holland and P. G. Risser and R. J. Naiman. New York – London: Chapman and Hall, 142 p.
- Gliwicz J. 1982. Synurbanization phenomena in rodent populations on the example of *A Apodemus agrarius* in Warsaw. // *Animal Urban. Environ. Proc. Symp. Wrocław*. P. 39–41.
- Haitlinger R. 1969. Morphological variability of the Wrocław population of *Apodemus sylvaticus* (*Linnaeus, 1758*). // *Acta theriologica*. V. 14. № 20–27. P. 285–302
- Henttonen H., McGuire A. D., Hansson L. 1985. Comparisons of amplitudes and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species // *Ann. Zool. Fennici* V. 22. P. 221–227.
- Shenbrot G. I., Krasnov B. R., Rogovin K. A. 1999. Spatial ecology of desert rodent communities // *Springler, Verlag Berlin – Heidelberg*. 292 p.

Приложение к части 1

Приложение 1. Численность грызунов в Западно-Казахстанской области и на соседних территориях

Таблица 1. Малый суслик (число экз/га весной). Часть 1-я

Год	Джамбейты	Фурманово	Чапаево	Калмыково	Байгазы	Уральск	Урда	Центр песков ¹	Кзыл-Капкан	Новая Казанка	Есеңсай	Заур. п/п	Заур. Пуст.	Кара-губ.
1936			14											
1937			30											
1938								7.5		10.9				
1939				24.5			2.8	3.8		7				
1940				8.8			20	5.3						
1941				9.7			77	11.2						
1942								13						
1943			9.6				13	5		4.2				
1944			4.7				23	1.7		1.07				
1945	26.9	6	10.7	3.1			18.5	12.6		2.2				
1946		4.9	10.4		0.5		12			2.1		9.1		
1947	20.9	5.6	12.3	7				1.5		3.3		5.0		
1948	35.3	7.6	14	7.8	11			2.3		12.7		4.2	5.7	20.2
1949		18.2		14.4			17.8	14.5		20.6				
1950	19.5	26.8	15.1	15.8	12.4			4.4		14.6				15.2
1951			14.7	10.8			6.9			7.7				
1952	10.6	8.2	5	5.5			5.2	7.7		6.4				10.3
1953	41			15.5			8.7			6.7				10.7
1954	23			10.7			8.5							25.7
1955	10.2	14.2	19	8.2	15.2		6.1		0.4	1.2			8.6	19.8
1956	12.4	10.8	14	5.5	4.8		4.4		5	5.8				
1957	14	16.2	17	9		12.2	7.9		0.75					
1958	19.4	9.5	9	10		13.4	19.4		7.5	9.1				
1959	27.7	19.8	13	9.3		11.2	30			6.9				
1960	25.1	12.5	18	5.6		13.2	22.7	6		5.1	17.6			
1961	32	21.9	21	8		20.8	57.1			7.8	31.8			
1962	30.7	30.6	29	9.5		29.2	41		5.3	1.9	30.9			7.7

¹ Стационары Новый Уштаган, Айбас

Год	Джамбейты	Фурманово	Чапаево	Калмыково	Байгазы	Уральск	Урда	Центр песков ¹	Кзыл-Калкан	Новая Казанка	Есенсай	Заур. п/п	Заур. Пуст.	Кара-туб.
1963	30.8	37.7	30	9.8		40	41.4		4	2.3	53.7			11.5
1964	30.9	37.6	36	19.4		57.8	27.4			13.1	23.8			14.3
1965	39.4	35.5	28	9.5		39.7	33.5			11.3	26.2			16.2
1966	33	32.8	20.3	9.1		19.5	11.8			9.1	19.7			
1967	33.3	40.1	37.6	16.6		25.5	10.4			14.5	37.6			12.4
1968	25.6	29.7	27.1	3.9		21	17.7		3.2	11	17.4			20
1969	22.3	42	47.5	12		24.8			4.8	13.1	41.3	33	14.6	35.7
1970	23.4	33.5	37.7	6.9	14.5	18			5	9	24.6	24.6	12.6	
1971	41	36.9	27.4	7.6		32.5			5.5	28.8		15.2	14.6	37.1
1972	30.4	28.3	23.2			27.9			4.2	21.2				25.2
1973	21	19.6	13.2	3.8		13.8	13.2	1.4	4.2	10.8	6.5	6.5	4.6	15.8
1974	29	19.2	14	6.1		10.4	10.5	0.7	3.4	17	12	12	6.2	26
1975	29.6	23.5	17.7	8.7		15.7	3	2.1	5.6	20.6	12.5	10.3	10.5	24
1976	21.3	17	10.3	2.8		10.7	3	0.8	2.9	9.4	10.5	7.7	7.7	6.4
1977	42.3	26.4	17.9	4.2	9.3	20	10.6	0.4	4.6	27		7.6	6.7	7
1978	44.7	28.6	31.3	4.8	9.4	20.4	6.9	0.6	6.7	16.7	14.9	8.6	4.9	31.8
1979	64.6	43	48.8	14.2	14.9	36.5	4.1	1.1	12.5	23.3	23.9	22	15.2	13.3
1980	44.6	31.7	27.6	11.4		31.7	9.3	0.9	8.7	16.7	10.6	16.4	12.7	9.7
1981	36	23.3	24	13.6		13.9	15.1	0.4	8.2	18.8	9.8	10.5	9.2	9.1
1982	40.6	26.6	22.6	16.5		22.5	14	0.3	5.2	13			12.1	
1983	37.8	22.8	20	17.3			9.6	0.2	3.8	13.7			7	5.5
1984	46.1	23.8	27.6	18	8.5				3.9	9.3			8.1	2.6
1985	33.8	19.4	13.7	7.1	7				3	13.3			3.6	1.5
1986	30	14.5	15	7					1.5	5.7			4.4	1
1987	29.1	16	13.1	3.2					0.5	4.3			5.5	7.3
1988	34.4	17.2	21.6	6.3					0	4.5				41.2
1989	35.1	15.6	8.3	8					0.4	4.6	10			
1990	28.6	22.4	11.7	8.2	7.7				0.5	3.4	13.1		7.8	5.2
1991	22.1	18.5	10.3	8.9	15.4			0.0	0.3	7	15.2		7.8	8.1
1992	27.1	12.7	8.6	13.7				0.0	0.6	3.3	5.8		9.2	
1993	19.6	24.6	9						0.1					
1994	14	29.2	9.4	12.2										5.6
1995	12.4	29.6	9.1	11.6						8				

Год	Джамбейты	Фурманово	Чапаево	Калмыково	Байгазы	Уральск	Урда	Центр песков ¹	Кзыл-Капкан	Новая Казанка	Есенсай	Заур. п/п	Заур. Пуст.	Кара-губ.
1996	7.1	27.6	6	7.4	5.5	0.2			0.2	6.9	1.2		7.7	4
1997	9.6	25.3	7.8	5.2	5.6	32.8			0.3					
1998	16.1	21.8	8.3	5.6					1.8	1.6			8.4	
1999					20				0.3	2				
2000	6.5					46.6								
2001		24.7	14.5	6.9										
2002	37.8		15	7.6						15.3				
2003												13		
2004												10.3		
2005														
2006												7.6		
2007												20		

Таблица 2. Малый суслик (число экз/га весной). Часть 2-я

год	Кисык-Камыш	Терень-Кудук	Тельнов	Зеленовский	Казталовка	Приахтубинский песчаный
1936			14			
1937			30			
1938						
1939						
1940						
1941						
1942						
1943						
1944	1.07					
1945				3.4	3.5	
1946			14.8	7.3		
1947			13	8.9		

год	Кисык-Камыш	Терень-Кудук	Тельнов	Зеленовский	Казталовка	Приахтубинский песчаный
1948			11.5	9.1	14.5	
1949				9	17.88	
1950	10		6.7	11.4	17	
1951			7.2	6.9		
1952	2.2			16.6	6.0	
1953						
1954						
1955	0.4					
1956	5.52		15.4 (23.3) ¹			
1957						
1958			(24.3)			
1959			13.5			
1960			14.3	17.2		
1961			28.8	23.7		
1962			44.6	40.1		
1963			67.1	35.6		
1964			54.5	36.3		
1965	11.5		44.7			27.4
1966	8.4		31.9			
1967	10.8		66.8			
1968	5.6		44.7			
1969	11.3		81.1			
1970			47.7			
1971						21.4
1972						23.3
1973						13.2
1974						18.5
1975						23.1
1976		7.2				10.7
1977		22.6				10.9
1978						
1979						

год	Кисык-Камыш	Терень-Кудук	Тельнов	Зеленовский	Казталовка	Приахтубинский песчаный
1980		28	16			9.3
1981		18	14.5			15.1
1982		13	9.4			14.5
1983			9.8			
1984						
1985						
1986						
1987						
1988	9.5	64				
1989	4.5					
1990	1.8	20.2				
1991	1.5	8.2				
1992		3.6				
1993						
1994						
1995						
1996	1.4				46.2	
1997	2.7					
1998					40.4	
1999						
2000						
2001			14.5			
2002			15			

Таблица 3. Осенняя численность песчанок в Волго-Уральском междуречье (число экз/га)

год	полуденные					тамарисковые					
	Новый Ушуган, Айбас	Кзыл-Капкан	Байгазы	Урда	Новая Казанка	Новый Ушуган, Айбас	Кзыл-Капкан	Байгазы	Урда	Новая Казанка	Пойма р. Урал
1940			13.6					3.90			
1946	7.30		1.21			4.50		8.39			
1947			1.10					7.20			
1948	7.40		0.44			2.10		4.66			
1949	1.10					1.80					
1950	7.30	0.80	0.0	1.0	1.40	1.70	4.10	3.70	11.30	4.10	5.60
1951	10.50	4.90	1	5.70	6.30	4.10	3.80	2.70	2.80	3.80	3.50
1952	0.0	0.15	0.0	0.0		4.00	5.80	1.00	5.00	5.80	3.10
1953		0.80	0.37	0.0	1.70		6.50	3.20	5.20	6.50	
1954		1.10	0.70	0.60	0.80		5.30	4.00	6.60	5.30	4.00
1955		1	0.0	0.30	0.10		4.90	1.50	7.00	4.90	2.60
1956	7.50	1.20	0.30	0.50	1.40		2.20	6.00	8.50	2.20	4.2
1957	5.70	1.70	1.80	0.40	0.80		4.30	2.80	6.70	4.30	0.0
1958	4.00	2.30	1.75	0.10	0.90	10.80	10.00	9.80	7.10	10.00	4.80
1959	4.00	0.20	0.00	1.10	0.20	4.20	5.60	1.20	8.0	5.60	10.20
1960	13.2	1.50	0.00	0.10	1.00	2.80	11.30	5.80	10.90	11.30	6.25
1961	10.1	4.00	1.90	0.70	0.70	8.00	11.50	7.80	7.90	11.50	6.50
1962	5.00	2.10	0.08	5.70	1.00	2.80	2.90	2.50	3.50	2.90	7.70
1963	5.30	1.30	0.0	2.50	4.00	1.80	10.50	0.00	3.40	9.50	8.80
1964	7.00	3.50	0.0	0.50	2.00	3.40	4.00	9.20	7.30	11.00	14.50
1965	2.50	4.20	4.60	0.10	0.50	6.80	10.70	12.00	6.70	13.2	15.60
1966		1.30	0.70	0.0	0.10	6.00	8.40	8.00	5.80	18.00	15.20
1967	0.10	0.30		0.40	0.10	6.10	6.90		5.10	7.60	5.00
1968	0.20	0.0	0.0	0.0	0.0	2.30	3.00	1.80	3.60		12.30
1969	6.40	0.20		0.0	0.0	3.30	4.40		3.10	7.80	17.20
1970	8.90	2.20		0.08	0.60	5.90	9.00		7.80	9.80	3.10
1971	2.50	1.40		0.40	0.30	7.50	5.90		4.10	9.00	6.20
1972	0.30	0.80	0.60	0.10	0.60	3.80	6.60	6.60	2.30	4.90	7.20
1973	1.10	0.20		0.60	1.20	4.70	5.80	11.00	4.0	7.80	12.80
1974	4.0	2.20	0.50	0.80	1.90	9.70	4.20	3.80	6.00	5.50	6.00
1975	2.40	1.10	0.80	0.40	0.50	4.30	3.10	3.60	7.00	2.60	7.40

год	полуценные					тамарисковые					
	Новый Уштаган, Айбас	Кзыл-Капкан	Байгазы	Урда	Новая Казанка	Новый Уштаган, Айбас	Кзыл-Капкан	Байгазы	Урда	Новая Казанка	Пойма р. Урал
1976	1.80	0.20		0.70	2.00	4.80	6.10		7.10	6.20	7.30
1977	2.50	0.40	0.90	0.20	1.10	6.60	7.70	6.80	5.10	6.20	12.10
1978	5.50	0.80	1.50	0.06	1.70	4.00	3.50	4.30	6.60	3.60	7.20
1979	2.80	1.60	1.40	0.10	0.70	3.80	4.30	2.10	4.50	5.00	11.50
1980	1.40	1.80	4.80		0.80	2.10	4.90	2.50		6.80	9.80
1981	4.10	4.50	3.30		3.50	3.50	5.90	2.10		9.30	9.50
1982	7.20	3.0	1.70		2.10	2.10	3.60	2.70		5.70	5.70
1983	6.90	4.10	3.80		6.00	2.40	2.30	2.20		3.30	11.40
1984	7.60	4.00	4.50	1.10	2.30	1.20	5.30	1.50	2.40	8.60	11.60
1985	8.30	6.20	2.70	0.0	2.20	3.40	3.80	1.10	5.20	5.50	9.60
1986	6.90	1.10		3.20	2.20	4.20	3.70		2.00	5.30	11.80
1987	2.90	1.90	3.0	0.07	0.40	5.80	4.90	2.30	3.70	6.20	12.10
1988	7.60	3.20	5.80	0.30	1.30	5.30	6.50	5.90	5.80	8.20	9.60
1989	3.40	2.30	1.50	0.10	1.10	6.90	6.70	6.00	6.00	8.50	10.20
1990	5.40	2.10	0.10	2.10		1.60	5.10	5.00	5.50	4.90	5.90
1991	6.50			0.0	3.10	1.60	5.20		4.50	5.30	8.10
1992	7.20		1.20	0.10	3.70	2.00	4.10	3.10	4.10	4.80	9.10
1993	2.10		2.10	0.0	1.90	8.00	7.60	7.20	2.40	7.80	3.60
1994			0.80		0.90		4.70	6.80		5.20	6.30
1995					1.90		7.10			5.20	5.00
1996		2.30		0.70	1.70		7.00		2.30	8.30	8.30
1997		3.5		0.0	1.40		16.50		6.20	12.60	9.00
1998		2.60			1.60		9.80			8.50	9.30
1999		2.30					9.30				
2000		4.10					11.90				
2001		1.70					9.20				8.00
2002		1.10	4.10				3.20	7.60			

Таблица 4. Весенняя численность песчанок в Волго-Уральском междуречье (число экз/га)

год	полуденные					гребенщиковые					
	Новый Уштаган, Айбас	Кзыл-Капкан	Байгазы	Урда	Новая Казанка	Новый Уштаган, Айбас	Кзыл-Капкан	Байгазы	Урда	Новая Казанка	Пойма р. Урал
1940									3.9		
1946			0.06	0.06				0.35	1.4		
1947			0.05					3.0	0.6		
1948			0.3					6.1			
1949			0.3					3.5			3.80
1950	1.90	0.1	0.10	0.1	0.00	1.9	2.5	8.8	4.4	1.3	
1951	7.50	1.3	0.00	1.7	1.50	3.0	3.1	3.6	6.3	2.8	1.70
1952		0.1	0.00	0	0.80	0.6	0.1	0	1.2	0.2	4.20
1953		0	0.00	0	0.10		1.3	1.75	6.3	3.9	
1954		0.2	0.00	0.1	0.20		3.5	6.8	3.0	3.3	3.00
1955		0.1	0.60	0.2	0.30		3.0	3.6	4.3	3.8	5.25
1956		0.1	0.00	0.5	0.10		0.1	0.08	1.9	1.4	1.50
1957	1.40	0.8	0.00	0.05	1.00	4.4	1.1	0.1	2.5	2.0	2.00
1958	2.10	1.0	0.60	0.1	1.00	3.4	2.5	3.8	2.1	2.8	1.25
1959	1.70	0.6	0.00	0.1	0.30	3.0	3.2	1.6	4.5	8.5	3.70
1960	2.30	0.8	0.00	0.1	0.10	1.0	2.1	1.2	4.7	2.9	5.0
1961	6.20	0.7	0.30	0.1	0.70	3.0	5.7	4.1	4.6	8.5	3.60
1962	1.40	0.3	0.10	0.1	0.20	1.7	2.7	0.8	1.3	2.5	5.80
1963	2.9	0.2	0.00	0.3	0.20	2.9	2.2	0	3.3	3.6	3.0
1964	1.0	1.1	0.00	0.4	0.10	1.7	1.1	0	3.8	2.3	1.80
1965	2.2	1.1	0.20	0.2	0.30	2.0	4.0	9.3	4.5	5.8	4.80
1966	1.4	0.5	0.40	0	0.30	1.0	4.5	4.3	1.9	8.7	7.60
1967	0.13	0.3		0.1	0.00	6.1	4.4		2.4	4.7	
1968	0.7	0	0.00	0	0.00	0.35	0.6	0.4	0.8	0.9	0.00
1969	0.5	0.04		0	0.00	0.7	1.3		0.8	1.7	6.60
1970	3.4	0.8		0.1	0.30	1.6	3.6		2.6	4.1	5.50
1971	2.2	0.6		0.04	0.60	1.79	2.9		1.76	3.3	4.40
1972	0.4	1.5		0.1	0.04	2.8	2.8		1.1	2.7	2.20
1973	0.34	0.1		0.3	0.3	0.8	2.3		1.1	3.5	4.50
1974	1.6	0.5	0	0.2	1.5	2.0	1.9	1.6	3.5	6.7	4.00
1975	0.75	0.7	0.50	1.1	0.7	1.8	2.6	2.3	4.0	3.5	4.10

1976	0.9	0.3	0.20	0.6	0.4	0.97	1.7	1.1	3.1	3.1	3.20
1977	1.3	1.1	0.10	0.1	0.9	2.2	4.9	4.3	4.3	4.9	5.80
1978	0.7	0.4	0.40	0	0.2	1.1	1.2	0.7	1.4	1.1	6.20
1979	1.6	1.2	0.40	1.0	1.7	1.5	2.7	1.6	2.9	3.0	4.80
1980	0.4	1.2	3.10	0.05	0.7	1.2	3.0	2.3	2.55	3.4	5.60
1981	1.6	2.5	4.60	0.20	1.8	0.8	5.1	3.4	3.7	7.4	5.90
1982	3.1	2.6		0.50	2.0	1.3	2.3		3.3	3.2	7.20
1983	3.1	2.8		0.90	2.5	1.4	2.2		2.9	2.4	4.80
1984	4.5	3.0	2.40	0.30	3.4	1.3	2.2	3.2	1.5	2.4	11.20
1985	4.5	1.2		0.10	1.0	1.3	2.0		1.2	2.9	6.00
1986	4.4	1.7		0.00	0.9	2.0	3.5		1.8	5.9	5.20
1987	1.6	0.5		0.00	0.4	2.2	1.9		0.7	3.1	1.60
1988	3.9	1.2	3.70	0.00	0.2	3.3	3.8	1.3	1.5	5.2	3.90
1989	2.2	0.6	1.20	0.20	0.4	2.8	3.1	1.8	2.0	4.4	7.4
1990	2.6	1.2	2.10	0.00	1.2	2.4	2.9	1.4	2.0	3.3	4.10
1991	3.1	1.1	0.60	0	1.3	1.6	2.3	0.9	1.5	2.8	4.20
1992	4.9	3.0	2.80	0	3.1	2.8	3.4	1.6	1.4	4.1	3.80
1993	1.0	0.8	0.50	0	1.0	3.1	2.4	0.9	0.8	3.1	4.30
1994		0.7	1.10	0	0.7		2.3	1.9	0.30	2.0	1.90
1995		0.8			0.8		3.2			3.2	4.40
1996		0.8			0.8		3.0			3.0	5.0
1997					1.1					4.6	5.50
1998					0.5					5.9	5.90
1999							3.9				
2000							4.0				
2001											3.20
2002								1.4	1.2		
								1.4	1.2		

Приложение 2. Русские и латинские названия растений (кроме главы о растительности)

Акация жёлтая, или Карагана древовидная (лат. *Caragana arborescens*)
Берёза (лат. *Betula*)
Белая марь (лат. *Chenopodium album*)
Биюргун, или Ежовник солончаковый (лат. *Anabasis salsa*)
Бобовник, или Лабурнум (лат. *Laburnum*)
Бодяк (лат. *Cirsium*)
Бук (лат. *Fagus*)
Бурачок пустынный (лат. *Alyssum desertorum*)
Вяз (лат. *Ulmus*)
Вишня степная (лат. *Prunus fruticosa*)
Граб (лат. *Carpinus betulus*)
Гулявник (лат. *Sisymbrium*)
Джингил (лат. *Tamarix*)
Джузгун (лат. *Calligonum*)
Дуб (лат. *Quercus*)
Ежа (лат. *Dactylus*)
Ежевика (лат. *Rubus caesius*)
Ежеголовник (лат. *Sparganium*)
Еркек (лат. *Agropyron fragile*)
Ива (лат. *Salix*)
Итсигек (лат. *Anabasis aphylla*)
Камыш (лат. *Scirpus*)
Карагач (лат. *Ulmus carpinifolia*)
Карагана (лат. *Caragana*)
Каштан (лат. *Castanea*)
Кияк (лат. *Leymus racemosus*)
Ковыль (лат. *Stipa*)
Кокпек (лат. *Atriplex cana*)
Конский щавель (лат. *Rumex confertus*)
Костёр кровельный (лат. *Anisantha tectorum*)
Кострец безостый (лат. *Bromopsis inermis*)
Кумарчик (лат. *Agriophyllum squarrosum*)
Курай (лат. *Salsola tragus*)
Лебеда (лат. *Atriplex*)
Липа (лат. *Tilia*)
Лох (лат. *Elaeagnus*)
Люцерна (лат. *Medicago*)
Марьянник полевой (лат. *Melampyrum arvense*)
Миндаль низкий (лат. *Amygdalis nana*)
Мортук (лат. *Eremopyrum*)
Мята (лат. *Mentha*)
Мятлик луковичный (лат. *Poa bulbosa*)
Облепиха (лат. *Hippophaë*)
Ольха (лат. *Alnus*)
Острец (лат. *Leymus ramosus*)
Осина (лат. *Populus tremula*)
Паслён (лат. *Solanum*)
Подмаренник русский (лат. *Galium ruthenica*)
Полынок (лат. *Artemisia austriaca*)
Полынь (лат. *Artemisia*)

Полынь белая (лат. *Artemisia terrae-albae*)
Полынь песчаная (лат. *Artemisia arenaria*)
Полынь чёрная (лат. *Artemisia pauciflora*)
Пырей (лат. *Elytrigia repens*)
Рдест (лат. *Potamogeton*)
Рогоз (лат. *Typha*)
Ракитник русский (лат. *Chamaecytisus ruthenicus*)
Рябчик (лат. *Fritillaria*)
Саксаул чёрный (лат. *Haloxylon aphyllum*)
Слива колючая, тёрн, или Терновник (лат. *Prunus spinosa*)
Солодка (лат. *Glycyrrhiza*)
Солянка русская (лат. *Salsola ruthenica* = *S. tragus*) – то же, что и курай.
Сосна (лат. *Pinus*)
Спирея городчатая (лат. *Spiraea crenata*)
Таволга (лат. *Filipendula*)
Тальник (лат. *Salix*)
Тамариск (лат. *Tamarix*)
Татарник (лат. *Onopordum*)
Тополь (лат. *Populus*)
Тополь белый, или Тополь серебристый (лат. *Populus alba*)
Тёрн, или Терновник, или Слива колючая (лат. *Prunus spinosa*)
Типчак (лат. *Festuca valesiaca*)
Тростник (лат. *Phragmites australis*)
Тюльпан (лат. *Tulipa*)
Урюк (лат. *Prunus armeniaca*)
Ферула (лат. *Ferula*)
Чина (лат. *Lathyrus*)
Чий (лат. *Achnatherum*)
Шиповник майский (лат. *Rosa majalis*)

Приложение к части 2

Приложение 1. Заготовки пушных зверей в Западно-Казахстанской области

Таблица 1. Чапаевский р-н

Год	волк	Лисица	корсак	барсук	Хорь степ.	Горн.+ ласка	русак	ондатра
1950	101	229	52	14	907	27		
1951	63	200	43	16	543	23		
1952	29	197	48	20	495	6		
1953	67	430	208	16	1051	5		
1954	107	523	144	9	1638	19		
1955	103	585	148	1	1688	1		
1956	27	296	62	0	672	2		
1957	24	52	49	1	134	0		
1958	30	79	93	0	576	0		
1959	47	231	94	0	552	0		
1960	29	381	73	2	1280	1		
1961	35	136	53	8	1189	16		
1962	33	143	97	27	871	2		
1963	109	266	231	12	1665	0	1116	1725
1964	43	68	91	4	608	0	628	94
1965	51	96	49	4	812	1	215	509
1966	22	118	190	1	394	69		

Таблица 2. Джаныбекский район

Год	Волк	лисица	корсак	барсук	Хорь степ.	Жёлтый суслик	русак	Вод. полёвка	Обык. хомяк	Малый суслик, тыс. шт.	Тушканчики
1947	13	34	22	0	3188						
1948	82	915	256	1	12034						
1949	60	1569	536	0	8104						
1950	36	910	334	6	9556						
1951	47	3571	915	57	8619	15547	6013	0	95	2713.3	4009
1952	1	1133	208	3	2808	1948	9291	145	67	2822.5	32007
1953	106	795	325	3	4621	8910	4158	1090	2312	1730	2546
1954	74	906	321	0	3850	8281	1311	414	623	737	2344
1955	168	1043	356	0	3102						
1956	83	484	184	0	1076						
1957	77	192	143	0	171						

Таблица 3. Урдинский р-н

Год	волк	лисица	корсак	барсук	Хорь степ.	Жёлтый суслик	русак	Вод. полёвка	Обык. хомяк	Малый суслик, тыс. шт.	Тушканчики
1950	36	910	664	6	9556	5983			0	2436	3159
1951	41	3571	915	57	8619	15547			95	4713	4009
1952	7	1133	208	3	2808	19488910		145	67	2523	3207
1953	106	795	325	3	4621	8287		1090	2312	1780	2546
1954	74	906	321	0	3850			414	623	1370	2341
1955	167	1043	356	0	3102				84		754
1956	83	484	184	0	1076						
1958					1201		706			17206	913

Таблица 4. Джангалинский р-н

Год	волк	лисица	корсак	барсук	Хорь степ. шт.	Жёлтый суслик	Енотов. собака	Горноста́й+ласка
1948	102	161	27	28	52			
1949	188	910	57	50	93		1	
1950	111	796	44	28	241	312		
1951	136	943	108	37	690	1547	3	6
1952	102	784	43	41	646	3675		4
1953	136	282	185		1727			
1954	137	813						
1955	156	228						
1956	95	331	51		717			
1957	106	214						
1958	67	487	69		108			

Таблица 5. Джамбейтинский р-н

Год	Волк	лисица	корсак	барсук	Хорь степ. шт.	Горноста́й+ласка	МС, тыс. шт.	ОХ	Русак
1947	61	68	13		1089		0.622	3	
1948	48	27	15		1250	2			
1949	57	76	61	13	1267				
1950	110	220	61	2	479		8503	9	
1951	70	158	32	34	483				
1952	41	96	19	25	142				
1953	102	191	38	5	310				

Год	Волк	лисица	корсак	барсук	Хорь степ. шт.	Горноста́й+ ласка	МС, тыс. шт.	ОХ	Русак
1954	132	228	51	3	227	1	235.891		
1955	127	224	47	7	581	1	317.588	362	
1956							321.584		
1957	153	36	27	3	197		226.090		
1958	47	27	30		56		361.670		
1959	105	94	31		64		334.093		
1960	87	101	14		18		255.006		
1961	49	70	24		243		150.833		90
1962	57	38	22	1	118		128.198		103
1963	67	134	137		321		115.074		215
1964	107	33		1	32		226.434		474
1965	99	25	17		96		490.260		38

Таблица 6. Тайпакский район

Год	волк	лисица	корсак	барсук	Хорь степ. шт.	Горноста́й+ ласка
1954	121	459	95		989	2
1955	139	497	85	2	994	7

Таблица 7. Фурмановский район

Год	волк	лисица	корсак	барсук	Хорь степ. шт.
1946	42	12	9		330
1947	33	71	26		750
1948	39	30	21		806
1949	55	80	129		1120
1950	34	48	36		378
1951					12
1952	30	199	89	8	757
1953	26	318	186	2	806
1954	46	557	155		613
1955	99	572	147	6	917
1956	30	119	36	1	509
1957	6	45	53		37
1958	15	109	104	1	133

Таблица 8. Казталовский район

Год	волк	лисица	корсак	барсук	Хорь степ. шт.
1946	35	10	9		300
1947	33	70	20		600
1948	20	25	20		800
1949	70	73	120		865
1950	34	25	31		30
1951	21	93	74	1	1348
1952	8	152	81		781
1953	23	178	94		560
1954	33	517	160		792
1957	40	55	58		54
1958	36	135	130		71

Таблица 9. Общеобластные данные заготовок пушного сырья по природным зонам

Природная зона	Год	Волк	Лисица	корсак	Степной хорь, шт.
Пески	1942	65	307		311
	1943	523	1016		99
	1944	197	2340	21	92
	1945	241	1504	74	947
	1946	397	2114	44	1699
	1947	374	2564	61	2870
	1948	880	2572	138	4992
	1949	510	4316	258	3213
	1950	343	2463	301	4304
	1951	348	4857	262	4971
	1952	223	2358	238	3224
Глинистая полупустыня	1942	91	199		835
	1943	257	379		874
	1944	152	910	115	1316
	1945	342	420	168	5353
	1946	554	653	173	5726
	1947	422	910	603	13266
	1948	364	479	433	14920
	1949	440	1445	1138	10897
	1950	483	1476	589	12078
	1951	298	1515	683	9036
	1952	172	2444	546	6869



Фото 1. Пойма р. Урал на севере области (пос. Кирсановка), 29 июня 2013 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 2. Участок ковыльной степи. Окр. пос. Ащеузек. 22. 05. 2010 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 3. Высокий берег р. Урал – Полоусов Яр у пос. Красная школа (Кабылтобе). Сентябрь 2009 г. Фото Т.А. Мироновой.



Фото 4. Южные отроги Подуральского плато у пос. Талды-Булак. Дата. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 5. Р. Калдыгайты у пос. Косколь. 24 апреля 2010 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 6. Таволговая степь на стационаре РАН Джаныбек. Дата. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 7. Кусты терескена. Берег р. Есенанкаты. Сентябрь 2009 г. Фото Т.А. Мироновой



Фото 8. Рын-пески возле урочища Шауеш. Зарастающие участки. Сентябрь 2009 г. Фото Т.А. Мироновой



Фото 9. Рын-пески возле урочища Шауеш. Участок с барханом. Сентябрь 2009 г. Фото Т.А. Мироновой



Фото 10. Мелко-бугристые пески, урочище Сазде. Край чагла. 25 июня 1958 г. Фото Н.М. Окуловой



Фото 11. Пески на стационаре Кзыл-Капкан. 11 ноября 2009 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 12. Северный берег озера Индере. 20 июля 2007 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 13. Куст тамарикса в глинистой пустыне возле оз. Индере. Сентябрь 2009 г. Фото Т.А. Мироновой



Фото 14. Карст возле оз. Индере. Сентябрь 2009 г. Фото Т.А. Мироновой



Фото 15. Стационар Джамбейты. 29 апреля 2011 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 16. В пойме р. Есенанкаты. Сентябрь 2009 г. Фото Т.А. Миронова



Фото 17. Пойма р. Урал в южной части Западно-Казахстанской области у пос. Бекет. 15 октября 2010 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 18. Центр Волго-Уральских песков. Урочище Екпинды (бывший 12 аулсовет) 6 апреля 2014 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 19. Фенологический аспект растительности: массовое цветение тюльпанов Шренка. Караул-Тюбе. 16 апреля 2010 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 20. Фенологический аспект растительности: массовое цветение ревеня. Калмыково. 4 мая 2010 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 21. Степное озеро с выводком лебедей. Центр Западно-Казахстанской области. Сентябрь 2009 г. Фото Т.А. Мироновой.

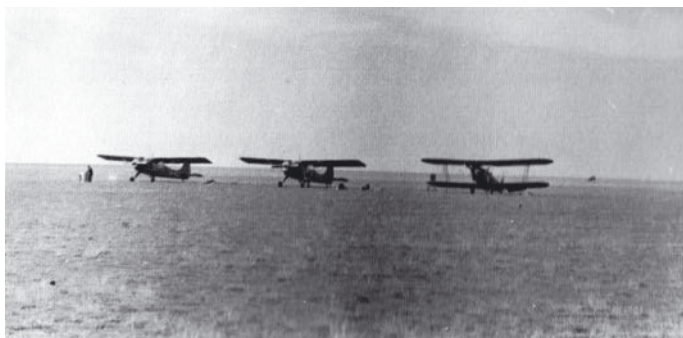


Фото 22. Звено самолётов санитарной авиации, проводившее истребительные мероприятия против малого суслика. Тайпакский р-н. 17 мая 1958 г. Фото Н.М. Окуловой



Фото 23. Приготовление отравленной приманки из овса и фосфида цинка во время истребработ против малого суслика. Калмыково. 17 мая 1958 г. Фото Н.М. Окуловой



Фото 24. Землянка – жилище казахов в пустыне. Тайпакский р-н. Октябрь 1958 г. Фото Н.М. Окуловой



Фото 25. Глинобитный дом – жилище казахов в пустыне. Дата. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 26. Канал у пос. Талды-Кудук. 12 мая 2009 г. Фото Ф.Г. Бидашко.



Фото 27. Заготовка сайгаков. Тайпакский район. 1959 г. Фото Н.М. Окуловой



Фото 28. Ёж белогрудый/ обыкновенный Где? Когда? Фото Ф.Г. Бидашко

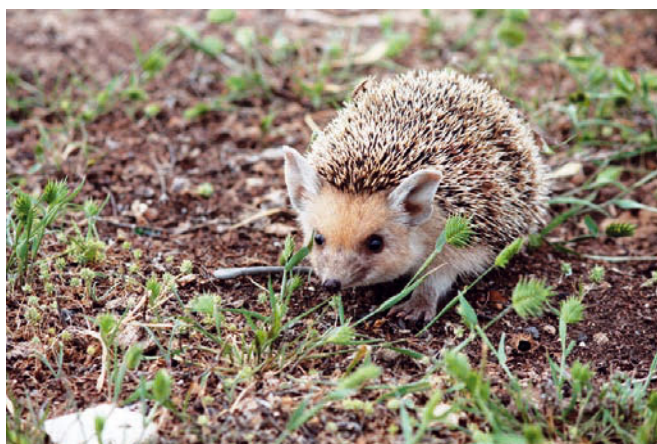


Фото 29. Ёж ушастый. Окр. пос. Фурманово. 12 мая 2009 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 30. Белозубка малая. Пос. Красная школа. 12 сентября 2009 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 31. Пегий пutorак. Потомки зверьков, пойманных в мае 2009 г. в урочище Тау-Тюбе (Красноярский район Астраханской области, запад Волго-Уральских песков). Лаборатория мелких млекопитающих Московского Зоопарка. Фото А. Гаракина



Фото 32. Самка пегого пutorака с выводком. Потомки зверьков, пойманных в мае 2009 г. в урочище Тау-Тюбе (Красноярский район Астраханской области, запад Волго-Уральских песков). Лаборатория мелких млекопитающих Московского Зоопарка. Фото А. Волкова



Фото 33. Поздний кожан. Калмыково. 1959 г. Фото Н.М. Окуловой



Фото 34. Лисица обыкновенная, подвид караганка. Окр. пос. Есенсай. 15 июня 2010 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 35. Ласка. Зимний мех. Талдыкудук. 16 ноября 2012 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 36. Горноста́й поймал птенца завирушки. Заилийский Алатау. Станция селезащиты. 15 августа 2009 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 37. Кабан в заказнике возле пос. Кирсановка. 23 июня 2013 г. Фото Ф.Г. Бидашко

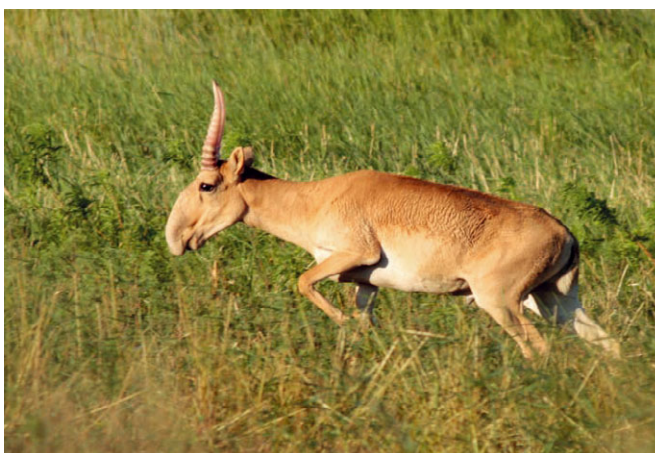


Фото 38. Взрослый сайгак. Окр. пос. Богет.24 марта 2010 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 39. Молодые сайгаки. У пос. Ащеузек. 26 июня 2010 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 40. Жёлтый суслик. Калмыково 14 апреля 2009 г Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 41. Жёлтый суслик после снегопада. Кзыл-Капкан. 11 апреля 2009 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 42. Большой суслик. Есенанкаты 20 апреля 2010 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 43. Малый суслик у норы. Есенсай. 9 июня 2009. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 44. Малый суслик выглядывает из норы. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 45. Степной сурок. Окр. пос. Большая Ичка. 3 июня 2010 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 46. Сурчина. Окр. пос. Большая Ичка. 14 мая 2002 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 47. Погрызы бобра возле пос. Кирсановка. 23 июня 2013 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 48. Степная мышовка. Окр. пос. Быковка. 23 апреля 2012 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 49. Малый тушканчик Бекет. 21 января 2011 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 50. Курганчики малого суслика. Окр. пос. Шмидт. 30 апреля 2013 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 51. Большой тушканчик возле пос. Кордон-1. 8 июня 2012 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 52. Тарбаганчик. Ур. Чагатай. 18 июня 2014 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 53. Мохноногий тушканчик. Ур. Балсантал 13 апреля 2012 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 54. Гигантский слепыш. Каратобе. 28 апреля 2011 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 55. Можжевельно-берёзовые колки на песках в окр. пос. Карагаш. Выбросы гигантского слепыша. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 56. Серый хомячок. Стац. Кзыл-Капкан. 20 октября 2013 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 57. Хомячок Эверсмanna. Окр. пос. Фёдоровка. 12 мая 2012 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 58. Обыкновенный хомяк. Окр. пос. Ембулатовка. 6 октября 2011 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 59. Европейская рыжая полёвка. Пос. Кресты. 21 ноября 2014 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 60. Молодая ондатра. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 61. Степная пеструшка. Окр. пос. Дарьинское 16 ноября 2013 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 62. Обыкновенная /восточноевропейская полёвка. Окр. пос. Зинулла. 8 ноября 2014 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 63. Водяная полёвка. Окр. пос. Джамбейты. 2 ноября 2011 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 64. Общественная полёвка. Ур. Талдыапан. 27 июня 2012 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 65 Слепушонка обыкновенная. Ур. Бекет. 22 октября 2011 г. . Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 66. Выбросы обыкновенной слепушонки. Ур. Бекет. 22 октября 2011 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 67. Взрослая тamarисковая песчанка. Ур. Ескиенды. 7 ноября 2010 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 68. Молодая тamarисковая песчанка. Ур. Оленты. 6 июля 2012 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 69. Городок тamarисковой песчанки. Ур. Токсоба. 9 ноября 2009 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 70. Погрызы терескена тamarисковой песчанкой. Ур. Шауеш, Рын-пески. Сентябрь 2009 г. Фото Т.А. Мироновой



Фото 71. Полуденная песчанка. Ур. Коктау. 12 мая 2010 г. или Окр. пос. Новая Казанка. 26 октября 2010 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 72. Краснохвостая песчанка. Ур. Каскасуат. 15 октября 2014 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 73. Большая песчанка. Ур. Бекет. 1 мая 2010 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 74. Молодая большая песчанка у норы. Окр. оз Индер. Сентябрь 2009 г. Фото Т.А. Мироновой



Фото 75. Колония большой песчанки у оз. Индер. Сентябрь 2009 г. Фото Т.А. Мироновой



Фото 76. Колония большой песчанки крупным планом у оз. Индер. Сентябрь 2009 г. Фото Т.А. Мироновой



Фото 77. Малая лесная мышь. Окр. пос. Дарьинское 29 октября 2014 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 78. Домовая мышь Пос. Джамбейты 2 ноября 2012 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 79. Степная пищуха. Ур. Кабылтобе. 8 июня 2012 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 80. Стожок степной пищухи. Ур. Едыгетогай. 3 октября 2011 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 81. Степной орёл на гнезде. Пос. Грачи. 1 апреля 2009 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 82. Филин. Устрашающая поза. Ур. Таралган. 11 июня 2008 г. Фото Ф.Г. Бидашко



Фото 83. Филин отдыхает днём. Ур. Екпинды. 24 апреля 2010 г. Фото Ф.Г. Бидашко.