

Вопросы
териологии



МЕДИЦИНСКАЯ
ТЕРИОЛОГИЯ

Медицинская териология. М., «Наука», 1979, с. 330.

Монография представляет сводку мировых данных о роли различных видов млекопитающих (грызунов и зайцеобразных) в природных очагах болезней человека и об их эпидемиологическом значении. Рассматриваются распространение и экологические особенности важнейших видов, в первую очередь те, которые определили место вида в биоценозе, его роль как носителя возбудителей и источника инфекции для человека. Рассматриваются особенности ландшафтов как среды обитания животных и функционирования природных очагов инфекций, обсуждается значение различных групп млекопитающих как вероятных источников заражения человека и главные направления профилактики зоонозных инфекций.

Книга предназначена для зоологов, паразитологов и специалистов по зоонозам.

Главный редактор серии
академик В. Е. СОКОЛОВ

Редколлегия

доктора биологических наук: Н. К. ВЕРЕЩАГИН, Н. Н. ВОРОНЦОВ,
И. М. ГРОМОВ, А. П. КУЗЯКИН, В. В. КУЧЕРУК,
доктор географических наук А. А. НАСИМОВИЧ,
доктора биологических наук: Н. П. НАУМОВ, Г. А. НОВИКОВ,
В. Н. ОРЛОВ (ответственный секретарь), П. А. ПАНТЕЛЕЕВ,
кандидат биологических наук Т. Б. САБЛИНА,
доктора биологических наук: К. К. ФЛЕРОВ,
И. А. ШИЛОВ, А. В. ЯБЛОКОВ

Ответственный редактор тома
профессор В. В. КУЧЕРУК

ВВЕДЕНИЕ

Болезни, возбудители которых естественно передаются от позвоночных животных к человеку, называют зоонозами. Сейчас известно более 250 таких инфекций и инвазий. Однако в настоящее время только около 80 из них регулярно поражают человека и лишь 30—40 инфекций и инвазий может быть достаточно подробно охарактеризовано с эпидемиологической и эпизоотологической точек зрения [Кучерук, 1977; Обланенко, Вершинский, 1976].

Некоторое число возбудителей зоонозов имеет в качестве основных хозяев домашних животных, основная же масса зоонозов относится к той категории болезней, которую известный советский ученый Е. Н. Павловский [1939, 1964] предложил называть природноочаговыми.

Природноочаговые болезни — четко очерченная группа инфекций и инвазий, обладающая набором свойственных только им специфических черт. Эта группа не однородна по происхождению. Среди возбудителей природноочаговых болезней есть вирусы (к ним принадлежит абсолютное большинство арбовирусов), разнообразные бактерии, простейшие и гельминты. Однако конвергентное развитие привело к возникновению у этих болезней многих общих черт. Можно сказать, что все патогены, вызывающие природноочаговые болезни, принадлежат к группе экологически близких жизненных форм. Для них характерен ряд общих черт. Возбудители этих болезней постоянно циркулируют в популяциях диких животных. Человек как хозяин не имеет никакого значения для их существования. Он не включается в круговорот возбудителя. Заражение его носит случайный характер и, как правило, служит тупиком для инфекции. В большинстве случаев это объясняется отсутствием характерного для данной инфекции механизма передачи возбудителя в человеческом обществе [Громашевский, 1958]. Но и в тех случаях, когда такой механизм существует, людские эпидемии со временем затухают — самоликвидируются (чума, зоонозный кожный лейшманиоз) или сравнительно легко поддаются искоренению (городская желтая лихорадка). Для возбудителей природноочаговых инфекций паразитирование в организме людей случайно и не имеет

значения. Наоборот, для человека, попадающего в природный очаг (на территорию, где осуществляется постоянная циркуляция возбудителя), опасность заражения достаточно высока, а при некоторых обстоятельствах почти обязательна. При природноочаговых инфекциях отсутствует эпидемический процесс в классическом его понимании. Нет цепочки последовательных случаев заражения людей. Заражения могут происходить либо одновременно, из одного источника — по типу групповой токсикоинфекции, либо каждый заболевший заражается самостоятельно без связи с другими больными. Таким образом, эпидемия природноочаговых болезней — это сумма разрозненных заболеваний, независимо возникающих в разных местах очага, нередко на значительном удалении друг от друга. Больные люди часто встречаются во многих не связанных между собой населенных пунктах.

Большое число компонентов, обеспечивающих циркуляцию возбудителя в естественных биоценозах (как правило, по несколько видов теплокровных носителей и членистоногих переносчиков), обуславливает многообразие форм передачи. Одна и та же инфекция бывает то трансмиссивной, то воздушно-капельной или воздушно-пылевой, то алиментарной, то контактной. Это, в свою очередь, обуславливает полиморфизм клинической картины течения инфекции у человека.

Для большей части природноочаговых инфекций основными хозяевами служат млекопитающие. По Симпсону [Simpson, 1969], из 102 арбовирусов, выделенных от позвоночных, 79 связаны с млекопитающими, 18 с птицами и 5 с рептилиями и амфибиями. С. П. Чунихин [1973] считает, что млекопитающим свойственно 212 арбовирусов, относящихся к 28 антигенным группам, птицам — 39 арбовирусов из 10 антигенных групп и рептилиям — 3 арбовируса двух антигенных групп. Согласно данным Д. К. Львова и А. Д. Лебедева [1974], из 111 арбовирусов, изолированных только от позвоночных, у 91 вируса хозяевами служат млекопитающие, у 17 — птицы и у 3 — амфибии и рептилии.

По бактериальным и протозойным зоонозам подобные подсчеты не опубликованы, но, несомненно, основная масса этих зоонозов принадлежит к инфекциям млекопитающих.

В последнее время был опубликован ряд книг, посвященных болезням, общим для млекопитающих и людей [Animal Disease and Human Health, 1958; Diseases transmitted from animals to man, 1963; Infections diseases of wild mammals, 1970]. Большой интерес к этой проблеме проявила Всемирная Организация Здравоохранения, которая в 1966 г. провела специальный семинар по «Грызунам, имеющим медицинское значение, и их эктопаразитам», а в 1973 г. создала специальную научную группу по «Экологии и борьбе с грызунами, имеющими медицинское зна-

чение». Итоги этих совещаний опубликованы в Женеве в виде специальных изданий [WHO/Vector Control/66.217, 1966; Серия технических докладов ВОЗ, № 553, 1974].

Появились монографии, рассматривающие различные группы членистоногих переносчиков инфекций, их значение как хозяев возбудителей, роль в природных очагах и в передаче инфекции человеку [Иофф, 1941; Петрищева, 1967; Балашов, 1967; Балашов, Дайтер, 1973; Земская, 1973; Бибикова, Классовский, 1974; и др.]. Большое число монографий посвящено конкретным зоонозным инфекциям. В некоторых из них приведены списки позвоночных, которые известны как носители данной инфекции. Есть сводка, рассматривающая роль птиц в инфекционной патологии человека [Павловский, Токаревич, 1966]. В то же время обобщающая литература по важнейшим естественным хозяевам зоонозных инфекций — млекопитающим — чрезвычайно бедна. Первую попытку дать экологическую характеристику отдельных видов грызунов как носителей и оценить их значение в циркуляции возбудителя туляремии сделал А. Н. Формозов [1947]. Эта книга оказала большое влияние на развитие медицинской зоологии в СССР, но к настоящему времени в значительной мере устарела. Затем изобилующий неточностями обзор грызунов -- носителей чумы был опубликован Ю. М. Раллем [1960]. М. В. Шеханов [1970] составил наглядные таблицы результатов изучения носительства возбудителей болезней человека млекопитающими фауны СССР. Специальные главы, посвященные особенностям эпизоотологии у отдельных видов млекопитающих, есть в монографиях по туляремии [Олсуфьев и Дунаева, 1970] и лептоспирозу [Ананьин, 1971]. В. В. Кучерук [1977а] попытался оценить значение представителей различных отрядов млекопитающих как хозяев болезней, опасных для человека. Этим кратким списком практически и исчерпываются публикации, в которых специально рассмотрена роль отдельных видов и групп млекопитающих как носителей болезней человека.

В то же время опубликованы многие тысячи специальных работ, в которых рассмотрены основные экологические черты (биотопическое размещение, численность, популяционная и возрастная структура, подвижность и контакт, поведение и т. д.), географическое распространение и распределение внутри ареала, взаимоотношения с членистоногими паразитами и возбудителями болезней, закономерности течения эпизоотии, формы контакта с человеком отдельных видов и групп млекопитающих, которые определяют их роль в природных очагах и значение как источников заражения человека. Сформулированы отдельные теоретические положения о роли млекопитающих как носителей болезней человека. Особенно большое значение для развития медицинской териологии имели работы Н. И. Калабухова,

Б. К. Фенюка, Н. П. Наумова, Ю. М. Ралля, С. Н. Варшавского, Н. В. Некипелова, А. А. Максимова и др.

Однако этот огромный материал до настоящего времени не был сведен и подытожен. Необходимость издания, в котором накопленные сведения были бы изложены в обобщенном виде, ощущается уже давно. В подобной сводке заинтересованы широкие круги биологов и медиков, практических и научных работников.

В связи с этим Совет Всесоюзного териологического общества включил в план своих изданий подготовку соответствующей коллективной монографии. Уже в процессе подготовки рукописи возникли некоторые трудности. Оказалось, что степень информации по видам и систематическим группам млекопитающих совершенно неравнозначна. Как и следовало ожидать, наиболее значимым носителям болезней посвящено громадное число работ (например, большой песчанке более 4000). Число же публикаций по другим видам, а иногда семействам и отрядам в целом ограничивается единицами. Поэтому возникла необходимость дифференцированного изложения материала. В общем плане он ведется по систематическим группам: отряд, семейство, род, вид. Однако дать описание медицинского значения каждого вида не позволил объем книги. Было сделано исключение лишь для некоторых наиболее важных носителей инфекций, по которым даны развернутые видовые очерки. Например, в чрезвычайно обильном виде семействе хомякообразных такие очерки даны по большой и ливийской песчанкам, обыкновенной и водяной полевкам, ондатре, обыкновенному хомяку. Если группа хотя и имеет медицинское значение, но ей свойственны близкие, экологически сходные жизненные формы, то характеризуется в сравнительном аспекте целиком данная систематическая группа. Например, семейства зайцев, пищух или роды сурков, рыжих полевок и т. д. Подробнее охарактеризованы виды и более крупные систематические категории млекопитающих, распространенные которых захватывает территорию СССР и прилежащих стран.

В настоящей книге приведены сведения о двух близких отрядах млекопитающих, представители которых имеют наибольшее медицинское значение, — грызунах и зайцеобразных.

Отдельные разделы написаны сотрудниками Института эпидемиологии и микробиологии им. Н. Ф. Гамалеи АМН СССР — Ю. А. Дубровским (крысы, пеструшки, слепушонки), Т. Н. Дунаевой (семейство заячьих, обыкновенная полевка, лемминги), Е. В. Карасевой (полевая мышь, полевка-экономка, обыкновенный хомяк), И. Л. Кулик (очерк «Особенности лесных ландшафтов как среды обитания животных», характеристики семейств летяговых, соней, селевиний, мышовок и прыгунчиков, мышинных, подсемейства песчанок, родов серых и высокогорных полевок,

видовые очерки: обыкновенная белка, домовая мышь, краснохвостая песчанка, ондатра, прометеева полевка), В. В. Кучеруком (очерки «Особенности тундры как среды обитания животных», «Особенности степи как среды обитания животных», характеристики отрядов грызунов и зайцеобразных, семейства беличьих, хомякообразных, подсемейств полевок, хомяков, цокоров и хомячков Евразии), Н. А. Никитиной (семейства бобровые, нутриевые, слепышовые, лесные мыши, мышь-малютка), М. В. Шехановым (справочная таблица выделения возбудителей от представителей отрядов грызунов и зайцеобразных), Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР — Д. И. Бибиковым (сурки), П. А. Пантелеевым и А. А. Варшавским (водяная полевка), Института полиомиелита и вирусных энцефалитов АМН СССР — А. Д. Бернштейн (семейство пищухи), Ю. А. Мясниковым и Н. М. Окуловой (род рыжие полевки), Средне-Азиатского противочумного института Минздрава СССР — Г. А. Корнеевым (большая песчанка).

Общая тематика книги, а также схема составления отдельных очерков разработаны В. В. Кучеруком. Им же проделана работа по доработке отдельных разделов и по их объединению в единую монографию. Подготовку книги к печати осуществляла И. Л. Кулик, ею же совместно с В. В. Кучеруком подготовлены карты распространения отдельных таксонов.

Часть I

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗОНАЛЬНЫХ ЛАНДШАФТОВ И ИХ ОЦЕНКА КАК СРЕДЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ЗООНОЗОВ

ОСОБЕННОСТИ ТУНДРЫ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И СРЕДЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СВЯЗАННЫХ С НИМИ ПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМ

Тундровая зона обрамляет северную и северо-восточную окраины материков северного полушария от Мурмана до Камчатки в Евразии и от низменных побережий Берингова моря на Аляске до северо-восточной части Лабрадора в Северной Америке. Тундры занимают около 6% площади суши земного шара, в СССР на долю тундр приходится около 14% площади (свыше 3 млн. км²).

Условия существования животных в тундре весьма специфичны. Для нее характерна крайняя суровость климатических условий. Продолжительная и холодная зима длится 8—10 месяцев. Поступление солнечной радиации в течение года крайне не равномерно: от полного отсутствия прямой радиации в период полярной ночи до круглосуточного солнечного сияния в период полярного дня. Зимой, около 6 месяцев, солнце не показывается над горизонтом. Средняя температура зимних месяцев обычно ниже —20°. Продолжительность снежного периода 220—250 дней. Снежный покров имеет высоту от 20 до 50 см. Он устанавливается в разных районах тундры в первой — второй декаде октября и сходит лишь в июне. Среднее число дней с метелями в разных районах тундры меняется от 130 до 160. Для снежного покрова тундры характерны сильная перевеваемость и уплотненность его ветром, накопление во впадинах больших сугробов и наличие больших выдувов на холмах и грядах, в результате чего весной снег тает и сходит крайне неравномерно.

Лето короткое и прохладное. Период с положительной среднемесячной температурой продолжается всего четыре месяца: с июня по сентябрь. Число суток с положительной средней температурой равно на юге 140, а на севере тундровой зоны лишь 100.

Из них соответственно лишь 52 и 35—50 суток имеют температуру выше 5°. Сумма температур выше 10° равна 800° и менее. Минимальные температуры в любой летний месяц могут падать ниже 0°. В то же время в любой из летних месяцев максимальные температуры в отдельные дни могут подниматься до 23—30°. Число суток с незаходящим солнцем в разных широтах тундровой зоны составляет от 32 до 108. В течение трех летних месяцев на пасмурные дни приходится 60—80%, а на ясные менее 15%. В летний период превышение количества атмосферных осадков над испарением равно примерно слою воды в 70—120 мм. Это приводит к тому, что поверхностный, талый слой почвы в летние месяцы обычно очень сильно переувлажнен. Свыше 85% осадков тратится на сток [Григорьев, 1956]. Глубина оттаивания вечной мерзлоты невелика и обычно варьирует между 30 и 200 см. Особенно слабо ее оттаивание под торфяным покровом в связи с его ничтожной теплопроводностью. Глубже всего оттаивают хорошо дренируемые пески, преимущественно по берегам рек.

Благодаря специфическим особенностям климата для тундровых биогеоценозов характерен своеобразный сезонный ритм их функционирования. Обмен веществ и активная деятельность организмов (за исключением немногих видов позвоночных) практически прекращаются на длительный зимний период и развиваются быстрыми темпами в весенне-летне-осенний период. Быстро тает снег и сбрасываются поверхностные воды, стремительно происходит развитие растений и наполнение тундры животным населением (прилет птиц, миграция с юга оленей), активизируется деятельность почвенных беспозвоночных и микробного населения [Тихомиров и др., 1974].

Для тундр характерен ряд специфических форм неровностей рельефа, в значительной степени связанных с вечной мерзлотой и морозной трещиноватостью. Они обуславливают ярко выраженную комплексность растительного покрова. Значительная часть площади тундры занята постоянными водоемами, а ее низинные участки в связи со слабым испарением и отсутствием просачивания периодически покрываются тонким слоем воды. Болота широко распространены в тундровой зоне. В арктических тундрах господствуют низинные болота, по мере движения на юг увеличивается площадь под сфагновыми торфяниками. Те и другие образуют с тундровыми формациями мозаику различных сочетаний. Болота занимают около четверти всей территории тундр.

Характерной чертой тундрового ландшафта является его безлесие. Только в самую южную часть тундровой зоны по речным долинам заходят узкие полоски пятен еловых и лиственничных рошиц и здесь же развиваются высокорослые заросли ивовых и ольховых кустарников. С этими биотопами связано проникнове-

ние в тундровую зону некоторых полевок (красная, экономка) и землероек-бурозубок.

Растительные сообщества тундрового типа характеризуются сочетанием в разных соотношениях арктоальпийских и бореальных растений (в широком понимании), приспособленных к краткому и прохладному вегетационному периоду и низкой температуре почв. Для тундровых сообществ в зависимости от условий характерны мхи, лишайники, кустарнички, невысокие кустарники или травы — одна из названных групп растений или чаще их сочетания. В тундре по сравнению с другими зональными типами растительности большее фитоценотическое значение имеют лишайники и мхи. Индивидуальная жизнь тундровых кустарничков и трав, а также лишайниковой и моховой дернины исчисляется десятилетиями.

Для сезонного развития тундровых сообществ не свойственна смена аспектов, и разгар вегетации приходится на весьма сжатые сроки. Лишь изредка при благоприятных погодных условиях осени в тундрах наблюдается вторичное цветение некоторых растений.

В тундровой зоне в вегетационный период наиболее благоприятны для развития растительности экологические условия в самом приземном слое воздуха, и чем севернее и более открыто местоположение, тем эта оптимальная для растительности наземная сфера тоньше. Зимний режим (низкие температуры и сильные ветры) местами настолько суров, что существование растительности, не защищенной снежным покровом, или исключается или возможно только в микропонижениях. Под влиянием суммы этих факторов травы и кустарнички в тундре низкорослы и само сообщество одноярусное либо двух-, трехъярусное, но с небольшими различиями в средней высоте каждого яруса. В тундре корни и ползучие стволы кустарничков имеют возможность распространяться лишь в земляно-торфяной дерновине, едва углубляясь в почву. Как правило, корни не проникают ниже 10—20 см от поверхности и стелятся горизонтально.

Многие высшие растения в тундре не в состоянии ежегодно давать семена. У большинства тундровых ягодных кустарничков, а также у морошки массовое ежегодное вызревание ягод наблюдается лишь у южных границ тундры. Многие кустарники и кустарнички, например ерник, голубика, брусника, багульник, на северных границах своего распространения утрачивают способность к половому размножению и целиком переходят на вегетативное размножение. Характерной чертой тундровой растительности является крайне малая семенная продукция. В связи с этим в тундре совсем нет узкоспециализированных видов млекопитающих — семеноедов и очень мало птиц, питающихся в основном семенами.

Многим видам сосудистых растений тундры, чтобы обеспечить себе воспроизводство на будущее лето, приходится уже за год (в начале предыдущего вегетационного периода) закладывать свои почки возобновления (цветочные и листовые). Осенью перед уходом под снег почки эти достигают весьма полного развития, что обеспечивает им возможность быстро распускаться следующей весной. В тундрах широко распространены вечнозеленые многолетники, сохраняющие листья в течение всех сезонов. К таким вечнозеленым растениям, кроме мхов и лишайников, относятся водяника, брусника, ряд камнеломок и грушанок, водяная осока, пушица влагалищная и ряд злаков. У осок и злаков зимой живыми и зелеными продолжают оставаться 30—50% листьев, а иногда даже 60—70%. Зимующие под снегом зеленые части растений полностью сохраняют свои высокие питательные качества [Тихомиров, 1959]. Именно эти особенности тундровых растений обеспечивают регулярное подснежное размножение тундровых леммингов и полевок.

По данным Н. И. Базилевич и соавторов [1970], средняя фитомасса (сухой вес) в тундровой зоне равна 17 т/га, а средняя годовичная продукция составляет 1,6 т/га. Для восточноевропейского севера приводятся довольно сильно отличающиеся показатели продуктивности тундровых биоценозов [Шамурин и др., 1975]. По этим данным, средний запас воздушно-сухой надземной фитомассы в разных подзонах тундр меняется от 0,49 т/га в арктической тундре до 3,16 т/га в южной тундре, а годичный прирост составляет соответственно 0,27 т/га в арктической и 1,14 т/га в типичной тундре. Во всех подзонах от четверти до половины годового прироста дают осоковые — основной корм мелких грызунов тундры.

Среди тундровых насекомых наиболее массовые формы связаны в своем развитии с водной средой. Это Culicidae, Tipulidae, Chironomidae, Limoniidae, Fungivoridae, Trichoptera. Масса почвенных беспозвоночных в типичных тундрах составляет около 90 кг/га, а в арктических тундрах всего 10 кг/га, что примерно в 4,5—40 раз меньше, чем в хвойно-широколиственных лесах. Основу биомассы почвенных беспозвоночных тундр составляют Lumbricidae, Collembola, Nematoda и Enchytraeidae [Гиляров, Чернов, 1975]. По мнению К. С. Ходашовой [1966], средняя многолетняя биомасса позвоночных животных в тундре составляет 126 кг/км² сырого веса. На наш взгляд, эта цифра сильно занижена, ибо в годы высокой численности леммингов на протяжении трех летних месяцев она держится на уровне 20 кг/га, или 2000 кг/км². Таким образом, в «лемминговые» годы их среднегодовая масса не может быть ниже 8—10 кг/га, а средняя многолетняя — соответственно ниже 2—2,5 кг/га.

Фауна млекопитающих тундровой зоны Евразии насчитывает ограниченное число видов, входящих в состав всего пяти отрядов: грызунов (8 видов), хищных (5), зайцеобразных (2), копытных (.1) и насекомоядных (1). Только 7 или 8 из них можно отнести к тундровому фаунистическому комплексу (табл. 1). К этой группе относятся: из грызунов — норвежский, обский, копытный лемминги, полевки Миддендорфа и северо-сибирская; из хищных — песец. С известными оговорками к ней может быть отнесен и северный олень, широко распространенный в таежной зоне. Ареалы млекопитающих этой группы, за исключением северного оленя, практически не выходят за пределы тундровой зоны. Все эти виды широко распространены и многочисленны в зональных тундровых биотопах и определяют облик тундровых биоценозов. Так же обычны и широко распространены в тундровой зоне некоторые транспалеаркты из отряда хищных: волк, горноста, ласка.

Далеко в глубь тундры, почти до ее северных пределов, проникают четыре таежных вида: арктическая бурозубка, заяц-беляк, северная пищуха и росомаха. Арктическая бурозубка, хотя и широко распространена в тундрах, но встречается там в ограниченных по площади местообитаниях, преимущественно в островках леса и зарослях кустарников по долинам рек, берегам озер, в депрессиях рельефа. Заяц-беляк в своем распространении по тундре связан с зарослями ивняков и многочислен лишь в лесотундре и кустарниковой тундре [Шварц, 1964]. Северная пищуха далеко проникает в тундровую зону лишь в восточной части ее. Заходы росомахи отмечены почти до северных пределов зоны, но повсюду в тундре этот зверь малочислен, а достоверные случаи размножения ее приурочены к южной половине тундровой зоны. На значительной части тундровой зоны распространены представители горно-степного, или горно-лугового, фаунистического комплекса. Это узкочерепная полевка, черношапочный сурок и американский длиннохвостый суслик. Первая освоила тундру почти на всем ее протяжении, а черношапочный сурик и американский длиннохвостый суслик проникают в тундры по горным хребтам, расположенным к востоку от р. Лены. Все они избегают зональных тундровых биотопов и заселяют с высокой численностью узкие полосы и пятна луговых формаций в поймах рек, по склонам бугров и гор.

Среди млекопитающих в тундре наиболее многочисленны по числу видов и особей потребители вегетативных частей растений. Как уже отмечалось выше, в тундре нет специализированных семеннойядных форм. Нет и специализированных корнеедов. Ягоды, достаточно обильные в южной части тундровой зоны, не имеют существенного значения в пищевом балансе тундровых млекопитающих. Лишь ранней весной в голодные для песца годы пе-

Таблица 1. Соотношение млекопитающих разных отрядов в фаунистических комплексах Палеарктики

Отряд	Тундровый		Таежный		Широколиственнолесные				Все лесные комплексы вместе с общими видами		Степной	
					европейский		дальневосточный					
	число*	%	число	%	число	%	число	%	число	%	число	%
Insectivora	—	—	7	28	6	20,7	5	21,8	22	23,2	1	3,2
Chiroptera	—	—	1	4	7	24,1	2	8,7	17	17,9	—	—
Lagomorpha	—	—	2	8	2	7,0	1	4,4	5	5,2	2	6,5
Rodentia	5	83,0	10	40	9	31,0	9	39,1	32	33,8	24	77,3
Carnivora	1	17,0	3	12	4	13,7	3	13,0	11	11,6	2	6,5
Artiodactyla	—	—	2	8	1	3,5	3	13,0	8	8,4	2	6,5
Всего . . .	6		25		29		23		95		31	

* Число видов.

резимовавшие ягоды водяники, толокнянки и брусники могут служить ему, на коротком отрезке времени, поддерживающим кормом.

В питании леммингов и тундровых полевок важнейшее значение имеют однодольные тундровые растения- (осоки, пушицы, злаки), которые в массе поедаются как летом, так и зимой. В зимнее время зверьки кормятся зимующими зелеными листьями, листовыми и цветочными почками возобновления. Для обского лемминга, полевок Миддендорфа и северосибирской это излюбленный корм на протяжении всего года [Дунаева, 1948; Тихомиров, 1959].

Многочисленные представители двудольных травянистых растений охотно поедаются многими растительноядными млекопитающими тундры, но только для узкочерепной полевки служат одним из основных компонентов ее пищевого рациона. Листья и молодые побеги кустарничков ив, ерника и куропаточьей травы служат кормом для оленей, зайцев и копытных леммингов, но их удельный вес в питании млекопитающих тундры значительно меньше, чем травянистых растений. Лишайники относятся к одним из основных зимних кормов как диких, так и домашних северных оленей. Мнение Б. А. Тихомирова [1959] о том, что мхи не используются в качестве пищи тундровыми млекопитающими, ошибочно. Зеленые мхи служат важным объектом питания норвежского лемминга [Кошкина, 1970]. По нашим наблюдениям на Ямале, гипновые мхи относятся к числу основных осенних кормов обских леммингов.

Хищные млекопитающие тундры питаются в основном грызунами, лишь в питании волка важнейшую роль играет северный олень. Птицы как объект питания имеют подчиненное значение и широко используются лишь в годы низкой численности грызунов, преимущественно в короткий летний сезон. В противоположность хищным птицам специализированных орнитофагов среди тундровых млекопитающих нет. >

Преимагинальные стадии развития наиболее массовых видов насекомых тундры проходят в воде. Благодаря этому млекопитающие, использующие в качестве корма беспозвоночных, в тундре отсутствуют или крайне малочисленны. Единственный вид — представитель фауны тайги — арктическая бурозубка далеко проникает в тундру, но приурочена здесь к тонкому кружеву весьма специфичных, ограниченных по площади биотопов.

Вопреки утверждению Б. А. Тихомирова [1959], что среди тундровых животных нет видов, запасующих корма, осеннее запасание кормов относится к характернейшим чертам образа жизни тундровых полевок. В массе запасает корневища осок и пушиц полевка Миддендорфа, запасы узкочерепной полевки достигают нескольких килограммов [Дунаева, 1948]. В восточной части своего ареала обширные запасы собирает копытный лемминг. Суммарный вес запасов этого зверька на о-ве Врангеля достигал 165 кг/га [Юдин и др., 1976].

В связи со спецификой освещения млекопитающим тундры свойствен полифазный тип суточной активности с относительно равномерным ее распределением по часам суток. Мелкие тундровые млекопитающие (грызуны и куны) проводят длинную и темную тундровую зиму под снегом. Грызуны строят подснежные гнезда на поверхности земли в участках с глубоким снежным покровом и кормятся зимующими под снегом в зеленом состоянии растениями. Горностаи и ласка используют в качестве убежищ подснежные гнезда грызунов. Видимо, только узкочерепная полевка в значительном числе зимует в подземных камерах нор.

Для крупных видов млекопитающих тундры — северного оленя, волка, россомахи, песца — характерны регулярные и широкие зимние кочевки, связанные с поиском мест, богатых кормом.

Одной из существенных черт экологии тундровых млекопитающих служит раннее размножение. Грызуны тундры регулярно размножаются зимой под снегом. Очень важно отметить, что изменения температурных или световых условий не могут рассматриваться как факторы, стимулирующие начало размножения зверьков. Так же, еще под снегом, приносит потомство основная масса горностаев. Крупные млекопитающие рожают молодых практически зимой, когда тундра еще покрыта снегом. В силу быстрого полового созревания, быстрого роста и развития» молодняка общее число поколений у мелких млекопитающих

Таблица 2. Число входных отверстий и выбросов из нор млекопитающих по природным зонам внетропической Евразии (средняя плотность в годы наибольшей численности, округлено на 1 га)* [по Кучеруку, 1960 а]

Зоны и подзоны	Выходы нор			Выбросы (кучки) из нор без входных отверстий (кроты, слепыши, цокоры, слепушонки)
	мелких зверьков (мыши, полевки, песчанки т. д.)	зверьков средней величины (бурундуки, суслики, пищухи, хомяки и т. д.)	крупных зверей (песцы, лисы, барсуки, сурки и т. д.)	
Тундра	1000	—	0,001	—
Тайга	500	10	0,001	100
Широколиственный лес	100	100	0,01	1000
Луговые степи (лесостепь)	7500	1000	10	1000
Типичные (дерновинно-злаковые) степи	5000	1000	50	?
Пустынные степи	2000	1000	?	5000
Пустыня	1500	100	0,001	100

* Земли, занятые посевами сельскохозяйственных культур, не учитывались.

тундры не ниже (а у отдельных видов выше), чем в средних широтах, а у крупных видов молодняк достигает к" осени достаточного физического развития для благополучной перезимовки [Шварц, 1963].

Млекопитающие тундры широко используют в качестве убежищ естественные пустоты между корнями кустарников, морозобойные трещины, края кочек с нависшей травой и т. д. Роющая деятельность грызунов тундры развита значительно слабее, чем в других безлесных ландшафтах (табл. 2), зверьки не сооружают многоэтажных разветвленных убежищ с большим числом выходов. Основная масса собственных нор и сибирского и кбпытного леммингов представляет тупички со средней длиной 20—40 см и глубиной 10—20 см.

Для тундровых грызунов характерны циклические изменения численности. Продолжительность цикла около четырех лет. Размах изменений уровня численности в разные годы достигает нескольких сотен раз. В период обилия грызунов увеличивается численность питающихся ими песцов, горностаев, хищных птиц, поморников и чаек. Все кормящиеся грызунами животные интенсивно размножаются. Пресс хищников на прочие виды ослабевает, сохранность молодняка многих птиц увеличивается. Грызуны выедают растительность. Некоторые виды растений в следующем за обилием леммингов году не цветут и не плодоносят. На фоне высокой численности грызунов и хищников развиваются массовые эпизоотии.

Колебаниям численности тундровых грызунов и биоценотическим последствиям этого явления посвящена огромная литература. Мы отсылаем интересующихся к соответствующим обзорам [Кошкина, 1970; Чернявский, 1975].

В тундру не проникает ряд важнейших групп кровососущих членистоногих. Многие из них находят здесь северный предел распространения. Они заходят лишь в самые южные части тундры и характеризуются низкой численностью. Только среди комаров и гамазовых клещей имеются специфические тундровые виды.

Блохи на тундровых млекопитающих немногочисленны и представлены по преимуществу видами, свойственными наземному ярусу таежных биотопов. На обских и норвежских леммингах обычно паразитируют *Ceratophyllus penicilliger*, *C. calcarifer*, *C. rectangulatus* — таежные виды, свойственные многим мелким грызунам, преимущественно различным полевым. На узкочерепной полевке в тундрах южного Ямала паразитирует в основном *Amphipsylla kuznetzovi* — вид, характерный для полевков гор Сибири. Видимо, эта блоха относительно недавно проникла в тундру вместе со своим хозяином. Так же следует оценивать паразитирование в тундре на арктической бурозубке *Doratomyia birulai* — вида, широко распространенного и свойственного бурозубкам. К северу численность блох сокращается, и в арктической тундре они практически исчезают [Аксененко, 1962; Юдин и др., 1976].

Иксодовые клещи в тундру не проникают, северным пределом их распространения служат среднетаежные леса.

Гамазовые клещи являются наиболее постоянными и массовыми эктопаразитами мелких млекопитающих тундры. Среди них есть несколько специфических тундровых видов. Для обского лемминга на громадных пространствах от Малоземельской тундры до Чукотки характерно паразитирование специфического вида *Laelaps lemmi*. Копытным леммингам свойствен специфический паразит *L. semitectus*. Недавно из тундр южного Ямала описан *L. petrischevae*, паразитирующий на полевках Миддендорфа и узкочерепной, копытном и обском леммингах. Обский лемминг в массе поражен *L. lemmi* (в разных местах от 33 до 83% зверьков с клещами и индекс обилия от 1,2 до 8,4). В гнездах численность *L. lemmi* не велика, от 0 до 4% гнезд содержат клещей. Вместе со своим хозяином — узкочерепной полевкой — в тундру проник по преимуществу таежный вид *L. clethrionomydis*.

Наряду со специфическими паразитами тундровых грызунов здесь в гнездах зверьков весьма обильны широко распространенные, по преимуществу лесные обитатели гнезд мелких млекопитающих: *Nyrstionyssus isabellinus* и *Haemogamasus ambulans*.

Процент зараженных каждым из этих видов обских леммингов в разных местах колебался от 3 до 50, а индекс обилия от 0,3 до 1,6. Процент зараженных гнезд менялся, соответственно, от 20 до 67, а индекс обилия в гнездах — от 8,5 до 32. Видимо, эти два вида гамазовых клещей находят в тундровой зоне условия, близкие к оптимальным [Земская, 1973; Богданов, 1975; Юдин и др., 1976].

Комары составляют основную массу кровососущих двукрылых тундры, на их долю приходится 98,5% нападающих за сезон насекомых, на долю мошек падает 1,3% и на долю мокрецов — 0,2%. В лесотундре доля мошек увеличивается до 30%. Слепни в тундре малочисленны, и лет их непостоянен.

К типичным представителям тундрового комплекса можно отнести комаров *Aedes nigripes*, *A. impiger* и *A. hexodontus*. В лесотундре самые массовые виды *A. hexodontus* (90% нападающих) и *A. nigripes* (5,6%). Начало нападения приходится на 2—3-ю декаду июня, массовый лет со второй декады июля до половины августа, одиночные комары продолжают нападать до половины сентября. В пик активности на северном олене одновременно питалось до 8500 комаров. Нападение при благоприятных условиях круглосуточное. В кустарниковой тундре к массовым видам относятся: *A. nigripes* (88% нападающих), *A. hexodontus* (4,5%) и *A. impiger* (4%). Начало нападения — в третьей декаде июня, максимум — в первой декаде июля, конец — в начале третьей декады августа. Массовый лет — около месяца. В пик активности на оленя одновременно нападало до 10 000 комаров. В арктической тундре в основном нападает *A. nigripes* (91%). Лет начинается в первой — второй декаде июля и продолжается до второй декады августа. Комары немногочисленны. Средняя тайга отличается наибольшим видовым разнообразием комаров. (23 вида), в северной тайге их число сокращается до 13, в лесотундре до 10—12, в типичной тундре до 6—7 и в арктической тундре до 4. Однако численность кровососов, наименьшая в средней тайге, при движении на север возрастает, достигая максимума в типичной тундре и снова снижаясь в арктической тундре, достигая минимума на арктическом побережье [Мезенев, 1968, 1972, 1976].

Для тундровой зоны характерны следующие зоонозные инфекции: бешенство, бруцеллез, туляремия, лептоспироз, сибирская язва.

Тундре свойственны два вида вирусов группы бешенства: возбудитель классического, уличного бешенства и возбудитель «дикования». Носителем классического вируса бешенства в тундре является волк. Природные очаги этой инфекции чаще проявляются в южной половине лесотундры, где наряду с волком обычна обыкновенная лисица. Основным, а возможно и единственным,

носителем вируса «дикования» служит песец. Наиболее активные природные очаги «дикования» приурочены к районам массового норения этого зверька. Процент вирусоносителей среди песцов в пик эпизоотической волны достигал 69—75%, а в годы депрессии эпизоотического процесса снижался до 0,7—6%. Эпизоотии «дикования» активизируются в годы высокой численности песцов. В пик эпизоотической волны наблюдаются случаи заражения вирусом «дикования» собак, лисиц и северных оленей [Канторович, 1963, 1968].

Среди северных оленей широко распространен бруцеллез, вызываемый особым видом бруцелл — *Brucella rangiferi*. На Таймыре, по данным бактериологических исследований диких оленей, в разные годы бруцеллезом было заражено от 1,4 до 20% их поголовья. При серологическом обследовании 157 диких оленей наличие антител выявлено в 33%. На Аляске зараженность диких северных оленей колебалась от 6,5 до 30%. Кроме оленей бруцеллез обнаружили у волка, песца, россомахи и бурого медведя. По-видимому, хищники заражаются бруцеллезом, поедая больных и павших оленей, а также абортированных эмбрионов. У большинства северных оленей бруцеллезная инфекция протекает бессимптомно. Лишь в 0,5—2% случаев удается наблюдать четкие клинические проявления заболевания. Бруцеллы выводятся во внешнюю среду с мочой, при отеке и абортах. Заражение животных происходит контактным (в том числе и половым) и алиментарным путем [Пинигин и др., 1968; Забродин, 1975].

В последние годы установлено, что туляремия широчайшим образом распространена в тундровых биоценозах Евразии и Северной Америки. Выявлены интенсивные, разлитые эпизоотии среди тундровых грызунов: сибирского и копытного леммингов, полевок Миддендорфа и узкочерепных. Видимо, возбудитель передается через зараженную экскретами воду и почву. Однако механизм сохранения туляремии в тундровых природных очагах на протяжении длительного времени остается не ясным [Некрасова, 1974; Корнилова и др., 1975; Кучерук и др., 1976].

Недавними исследованиями выявлены интенсивные эпизоотии лептоспироза, вызванного *Leptospira grippotyphosa* среди мелких грызунов тундр Южного Ямала. Зараженность лептоспирозом сибирских леммингов достигала 3,5%, а полевок-экономок 2,3%. Серологически лептоспирозная инфекция была выявлена у сибирских леммингов (в разных точках от 6,6 до 13,8% положительных результатов), копытных леммингов (10,5%), полевок-экономок (7,1%) и полевок Миддендорфа. Положительные серологические реакции были обнаружены у 0,7% сибирских леммингов центрального Таймыра [Корнилова и др., 1975; Карасева и др., 1976].

Выделен специфический тундровой тип очагов сибирской язвы, в котором основными хозяевами возбудителя были домашние северные олени, а основными переносчиками инфекции служили комары. В прошлом сибирская язва наносила большой ущерб оленеводству в тундре. Громадный размах эпизоотии среди северных оленей был связан с трансмиссивной передачей инфекции, чему способствовали обилие комаров и высокая плотность животных в оленьих стадах. Регулярные массовые падежи среди оленей приводили к широкому обсеменению почвы спорами сибирской язвы и тем самым компенсировали процесс отмирания спор в неблагоприятных для их существования тундровых почвах. В настоящее время в результате массовой иммунизации домашних оленей сибирская язва в тундрах ни у животных, ни у людей не регистрируется. Сколько-нибудь крупные эпизоотии сибирской язвы среди диких северных оленей не известны [Колопин, 1969].

Кроме перечисленных выше инфекций от тундровых грызунов выделяли листерий и возбудителя псевдотуберкулеза грызунов.

ОСОБЕННОСТИ ЛЕСНЫХ ЛАНДШАФТОВ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И СРЕДЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СВЯЗАННЫХ С НИМИ ПАЗАИТАРНЫХ СИСТЕМ

Леса распространены главным образом в умеренном и тропических поясах земного шара. Наибольшую площадь занимают леса умеренного пояса — тайга и широколиственные леса в Евразии и Северной Америке. Тропические леса сосредоточены в основном в Юго-восточной Азии, западной части Центральной Африки, в Центральной Америке, в северной половине Южной Америки, на северо-востоке Австралии, на о-ве Новая Гвинея. По характеру растительности в пределах умеренного пояса Евразию выделяют несколько лесных областей: таежную, европейскую широколиственную, дальневосточную хвойно-широколиственную, а также средиземноморскую и восточноазиатскую области ксерофитных кустарников [Лавренко, 1950]. В последних двух областях леса почти сведены, и первичная растительность здесь особенно сильно изменена деятельностью человека. Меньше всего изменена тайга.

Тайга и широколиственные леса Евразии занимают территорию с умеренным климатом. Таежные леса приурочены к зоне с достаточным или избыточным увлажнением и с умеренно теплым летом. Индекс сухости равен 0,7, сумма активных температур (больше 10°) до 1800°. Вегетационный период короткий: 60—

120 дней. При избытке влаги и недостаточности тепла биологические процессы здесь протекают замедленно, круговорот вещества сильно заторможен. Широколиственные леса распространены в зоне неустойчивого увлажнения с умеренно теплым летом. Индекс сухости 0,7—1,0, сумма активных температур 1800—3000°. Продолжительность вегетационного периода больше, чем в тайге, — 120—160 дней. Соотношение тепла и влаги здесь наиболее благоприятно (в пределах умеренного пояса) для развития растительности, но оно непостоянно и испытывает резкие колебания. Биологический круговорот вещества протекает более интенсивно, чем в тайге [Ковда, 1971]. Избыточное увлажнение территории таежных и широколиственных лесов проявляется в обилии поверхностных вод, в неглубоком залегании грунтовых вод, в поверхностном заболачивании.

В разных районах евразийской таежной области климат существенно различается. С запада на восток идет нарастание континентальности и суровости зим. В западных районах (Мурманская область) зима относительно мягкая и температура не падает ниже -30° , в бассейне верхней и средней Печоры возможны морозы до -45° , а в Восточной Сибири — до -55° . В Карелии разность самого теплого и самого холодного месяцев 15° , на западных предгорьях Урала 35° , в Якутии 70° . В области европейских широколиственных лесов с запада на восток увеличивается континентальность климата, уменьшается количество осадков, летние температуры возрастают, зимние падают. Климат области дальневосточных широколиственных лесов имеет муссонный характер и отличается прохладным летом, значительным количеством осадков, выпадающих в теплый период года, и холодной малоснежной зимой.

Существенны также различия в характере снежного покрова. На западе таежной области он не превышает 50 см и обычно уплотнен вследствие повторяющихся оттепелей. В бассейне Печоры он достигает 80 см, а у верхней границы леса — 150 см. В Якутии снежный покров небольшой глубины (до 30 см), но отличается рыхлостью и равномерным распределением. Продолжительность периода со снежным покровом также увеличивается с запада на восток: от 70 дней под Ленинградом до 240 дней в Восточной Сибири. В широколиственных лесах снежный покров неустойчив, из-за частых оттепелей становится плотным и распределяется неравномерно. Продолжительность периода со снежным покровом от 40 до 160 дней.

Приведенные показатели климата характеризуют температурные условия существования животных и определяют характер растительности, которая, в свою очередь, оказывает трансформирующее влияние на климат и почвы и представляет основу кормовой базы не только для фитофагов, но и для гетерофагов.

В лесу создаются своеобразные условия для животных [Новиков, 1953а]. Полог леса защищает их от излишней солнечной радиации. В лесу особое освещение, сумерки там наступают раньше, а рассвет позже, чем на открытом месте. Лес понижает скорость ветра. Колебания температуры в лесу меньше, и в общем в лесу холоднее. В глубине леса под кронами деревьев обычно теплее, чем на полянах. Низкая теплопроводность лесной подстилки и мохового покрова защищает от промерзания почву, а мелких животных — от резких колебаний температуры. Полог леса задерживает осадки. Подстилка, благодаря своей гигроскопичности, поглощает много влаги, почва под ней смачивается мало; с другой стороны, лесная подстилка препятствует иссушению почвы. Снежный покров в лесу распределяется неравномерно: под кронами деревьев он обычно менее глубокий. Благодаря отсутствию ветра снег в лесу остается рыхлым. Таяние снега в лесу происходит медленнее, чем на открытых местах, и в разных типах леса продолжается различные сроки. Рыхлый снежный покров защищает животных от морозов и в то же время не препятствует добыванию корма [Формозов, 1946].

Лес увеличивает жизненное пространство для животных. Чем сложнее лесное сообщество, чем больше его ярусность, тем разнообразнее в нем места обитания животных. Степень разреженности насаждений, их возраст, захламленность и другие качества влияют на микроклиматические и защитные условия леса, определяют число убежищ, возможности передвижения животных по земле и в кронах [Новиков, 1953а].

Главное же, что определяет богатство и состав фауны, — это кормовые ресурсы различных типов леса. В лесах накапливается значительная фитомасса, законсервированная в древесине. Кормовые ресурсы определяет ее годовая продукция (ежегодный прирост надземных и подземных органов растений), которая в лесах умеренного пояса относительно невелика. В тайге годовая продукция составляет 8—10, в широколиственных лесах — 10, тогда как во влажнотропических вечнозеленых лесах она достигает 30—50, а в травяно-древесных зарослях долин этой зоны — 300 т/га [Ковда, 1971].

Растительность тайги представлена главным образом хвойными лесами из ели, пихты, кедра, лиственницы с примесью мелколиственных пород (береза, осина, ольха). Местами мелколиственные породы, особенно береза, принимают значительное участие в образовании древостоя. Кроме хвойных лесов для этой области характерны моховые болота и луга, главным образом низинные и пойменные.

В таежных темнохвойных лесах типичны древостой, состоящие из одной, двух или трех темнохвойных пород без существенной примеси других деревьев. Они отличаются монотонностью

видового состава на значительных пространствах и простотой структуры фитоценозов (типичны двух-, трехъярусные ассоциации). В тайге слабо развит подлесок и эпифиты [Воронов, 1966]. Более типичны для нее лесные формации с травяно-кустарничковым и моховым покровом.

Для темнохвойных лесов характерны исключительно мезофильные травы и кустарнички. Большинство трав относится к типу корневищных. Велик удельный вес вечнозеленых и зимне-зеленых кустарничков и трав. В связи со значительным увлажнением почвы в тайге большинство растений имеет поверхностную корневую систему. Затененность под пологом темнохвойного леса неблагоприятна для развития цветов, кроме того, здесь мало насекомых-опылителей (бабочки, пчелы), поэтому у многих растений хорошо развиты органы вегетативного размножения. Существенную роль в лесных биоценозах играют грибы. Большинство деревьев, трав и кустарничков — микотрофы.

Благодаря защитному действию снежного покрова от низких температур почки возобновления у большинства таежных растений находятся или на уровне поверхности почвы (гемикриптофиты) или на высоте 20—30 см (хамефиты). Распределение диаспор ветром под пологом леса затруднено, оно здесь осуществляется главным образом при помощи животных. Поэтому в тайге так обильны всевозможные ягоды и плоды с мягкой вкусной мякотью, которые охотно поедаются млекопитающими и птицами (эндозоохория). Особенно богатые урожаи дают ягодники в северной тайге. В еловом лесу на Кольском полуострове урожай черники составляет 120—140 кг/га (иногда до 1180 кг/га), вороники — более 100 кг/га [Новиков, 1953а]. Обильно плодоносят черная и красная смородины, малина, жимолости, рябина. Урожай рябины в благоприятных условиях зарастающей выруб-ки достигают 400 кг/га [Формозов, 1976].

Вегетация растений в темнохвойном лесу начинается позднее, чем в лиственном или на открытом месте, но продолжается до самых заморозков. У большинства трав и кустарничков закладка почек возобновления и рост побегов будущего года происходят осенью. Под снег уходит много зеленых почек, побегов, а также ягод. Поэтому зимой под снегом оказываются значительные запасы растительного корма, а благодаря рыхлости снежного покрова в лесу, он и в это время года оказывается доступен для животных.

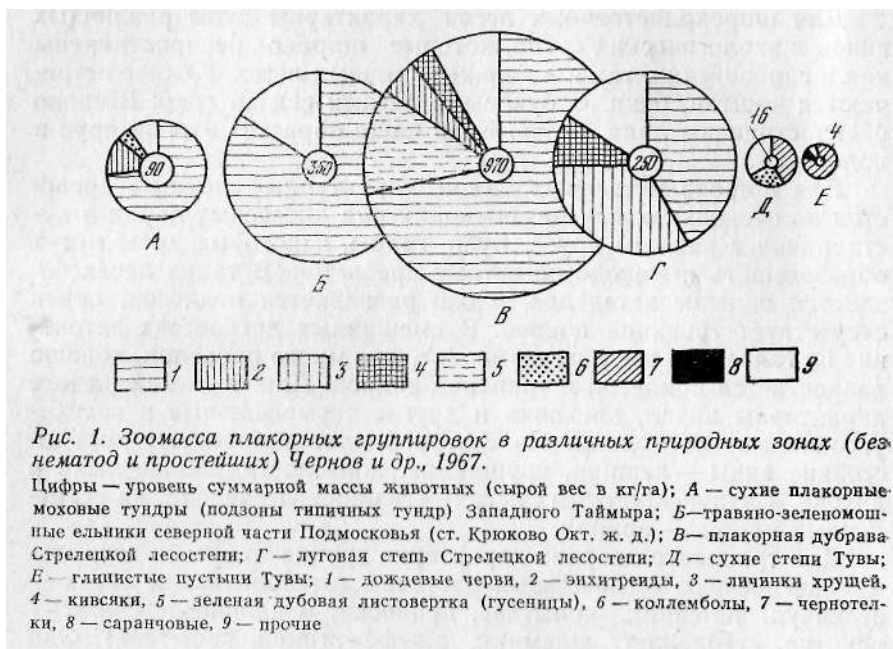
Продукция зеленых кормов в верхних ярусах хвойного леса менее обильна и постоянна. Хвоя нарастает медленно, а урожаи семян хвойных пород бывают не ежегодно. Ель на севере ареала обильно плодоносит через 5—6 лет, в южных районах — через 3—4 года, сосна и сибирская лиственница — через 2—5 лет., кедр — через 2—6 лет [Формозов, 1976].

Для широколиственных лесов характерны дубы различных видов и экологических групп, которые широко распространены как в европейских, так и в дальневосточных лесах. Южнее встречаются каштан, буки. С буковыми лесами связан граб. Широко распространены липа, ясень. Клен чаще образует второй ярус и подлесок.

Для широколиственных лесов характерны сложные древостой из нескольких ярусов, имеющих ряд древесных пород и кустарников в каждом ярусе. Буки, грабы, некоторые дубы могут образовывать и монодоминантные древостой. В таких лесах создается сильное затенение, плохо развивается подлесок, почти отсутствует травяной покров. В смешанных древостоях затенение не такое сильное и равномерное, там много прогалин, хорошо разрастается подлесок и травяной покров. Для подлеска на юге характерны кизил, клекачка и другие термофильные и засухоустойчивые кустарники. На севере подлесок образуют холодоустойчивые виды — лещина, крушинник, жимолость, волчье лыко и другие, в дальневосточных лесах — лещина, леспедеца, на осветленных местах — аралия.

Для травяного покрова характерна группа теневых двудольных эвтрофных мезофильных растений (в европейских лесах — зеленчук, ясменник, копытень, пролеска; в дальневосточных — яснотка, стеблелист, шлемник, джеффергония, копытень). Они развиваются при сильном затенении, но преимущественно весной и осенью; период вегетации у них длительный, в мягкие зимы они продолжают вегетировать. В лесах на богатых почвах при достаточном увлажнении характерны эфемероиды (пролески-цииллы, хохлатки, гусиный лук), во влажных лесах — осоки, папоротники. Злаки в травостое имеют небольшое значение. Мхи произрастают пятнами и не образуют сплошного покрытия [Согава, Семенова-Тян-Шанская, 1956].

В широколиственных лесах запасы растительных кормов значительно больше, чем в тайге. Богатство видового состава деревьев, широкое распространение смешанных древостоев обеспечивает животных разнообразным кормом. Много корма дает хорошо развитый подлесок и травяной покров. Значительны запасы веточного корма. Большинство лиственных деревьев плодоносит чаще хвойных. Ольха, граб, клен, липа, вяз, ясень, акация, тополь, ива плодоносят ежегодно или через год, лещина, каштан, грецкий орех — через 2—3 года, дуб — через 6—8 лет, бук — через 10—12 лет. Урожай их семян намного превосходит урожай хвойных: если сосна приносит 19 кг семян на гектар, ель — 20—65, лиственницы — 4—63, кедр — 30—400, то граб — 2000, дуб — 1500—4000, бук — 2—1450, лещина — 450 [Новиков, 1953а, б; Формозов, 1976]. Но в широколиственных лесах наблю-



даются резкие сезонные изменения запаса и состава кормов, с чем связаны изменения сезонных аспектов фауны.

Значительны в лесах запасы животного корма (рис. 1). Благодаря медленному разложению опада, растительных и животных остатков здесь создаются огромные запасы корма для детритофагов. Поэтому основная масса беспозвоночных сосредоточена в подстилке и поверхностном слое почвы [Чернов и др., 1967; Исаков, Панфилов, 1969]. Среди почвенных беспозвоночных преобладают земляные черви, на долю которых приходится до 85% биомассы [Чернов и др., 1967].

В тайге встречаются все трофические группы насекомых; обилие большинства из них оценивается как «обычные». Многочисленны ксилофаги (потребители древесины), среди которых характерны короеды и древесосеки, а также кровососущие двукрылые с водными личиночными стадиями (комары, мошки), развитию которых благоприятствует наличие множества водоемов. Редки — ризофаги и копрофаги [Панфилов, 1966]. Малочисленны в тайге чешуекрылые, пластинчатоусые жуки, наземные моллюски [Kostrowicki, 1965].

В широколиственных лесах насекомые ризофаги и зоопаразиты становятся обычными; остальные трофические группы многочисленны. Особенно характерны для этих лесов насекомые

филофаги (питающиеся хлорофиллоносными частями растений), карпофаги (потребители семян и плодов), антофилы (собирающие пыльцу и нектар), мицетофаги, некрофаги. Обильны здесь бабочки, моли, крупные жуки, пластинчатоусые жуки, златки, пилильщики, пчелы, комары, слепни. Многочисленны также наземные моллюски [Панфилов, 1966].

Млекопитающие являются консументами — потребителями органического вещества и используют как растительные, так и животные корма. Обилие тех и других кормов в различных лесных областях наряду с прочими факторами определяет состав фауны млекопитающих и разнообразие их трофических групп.

Фауна млекопитающих лесов умеренного пояса Евразии представлена тремя самостоятельными фаунистическими комплексами: евразийским таежным, европейским широколиственнолесным и дальневосточным широколиственнолесным. Каждый из этих комплексов характеризуется специфическим видовым составом и имеет собственную область распространения [Кулик, 1972, 1973, 1974, 1975].

Помимо типичных видов в фауну каждой лесной области входят виды, свойственные нескольким лесным областям, и виды, распространенные широко во многих не только лесных, но и безлесных областях. Кроме того, в периферические районы заходят виды, принадлежащие фаунистическим комплексам смежных ландшафтных областей. Однако основу фауны каждой области составляют виды фаунистического комплекса этой области, на их долю приходится около трети видов. Значительный процент составляют виды, свойственные нескольким лесным областям, и смежных лесных комплексов. На широко распространенные виды приходится около 10% фауны. Виды же, принадлежащие комплексам безлесных областей, хотя и пограничных с лесными, составляют ничтожный процент, так же как и тропические виды (табл. 3).

Для фаунистических комплексов тайги и широколиственных лесов характерны грызуны и насекомоядные, представленные наибольшим числом видов, в отличие от комплексов млекопитающих граничащих с ними безлесных областей — тундры и степей, где подавляющее число видов принадлежит грызунам: соответственно 83 и 77,3% (см. табл. 1). В лесных комплексах грызуны составляют менее половины видов (31—40%), а на долю насекомоядных приходится 20,7—28%. Для широколиственнолесных комплексов наряду с грызунами и насекомоядными характерны также рукокрылые, которые составляют 24% видов. Особенно много рукокрылых в европейском широколиственнолесном комплексе. В таежном этот отряд представлен одним видом (4%).

Таблица 3. Состав фауны млекопитающих лесных областей умеренного пояса Евразии

Область	Общее число	Виды			
		фаунистических комплексов данной области		свойственные нескольким лесным областям	
		число	%	число	%
Тайга	74	26	35,0	14	19,0
Европейские широколиственные леса	86	28	32,6	22	25,5
Дальневосточные широколиственные леса	88	25	28,4	21	23,9
Средиземноморские ксерофитные кустарники	70	19	27,1	19	27,0
Восточноазиатские ксерофитные кустарники	108	49	45,4	18	16,7

Грызуны и насекомоядные, доминирующие по числу видов во всех лесных комплексах, принадлежат в каждом комплексе разным родам и семействам.

В каждом комплексе имеются свои характерные роды и даже семейства. Для евразийского таежного комплекса характерны грызуны подсемейства *Microtinae* (сем. *Cricetidae*) и насекомоядные рода *Sorex* (сем. *Soricidae*). Для европейского широколиственнолесного характерны из грызунов сони (сем. *Muoxidae*) и мыши рода *Apodemus* (сем. *Muridae*), из насекомоядных — выхухоли (сем. *Desmanidae*). Для дальневосточного широколиственного — грызуны сем. *Pteromyidae* и насекомоядные рода *Mogera* (сем. *Talpidae*).

Специфичность систематического состава фаунистических комплексов подчеркивается наличием эндемичных видов, которые составляют в лесных комплексах от 10 до 28%.

При наличии выраженной специфичности и самостоятельности лесных комплексов млекопитающих между ними наблюдается определенная степень сходства. Последнее проявляется как в систематической близости видовых составов, так и в существовании видов, одинаково свойственных двум или всем трем комплексам. Два вида свойственны всем трем лесным комплексам Евразии, один вид — евразийскому таежному и европейскому широколиственнолесному и 15 видов — общи двум широколиственнолесным комплексам. Общие виды связывают также широколиственнолесные комплексы с ксерофитнолесными и евразийский таежный с американским таежным комплексом [Кулик, 1975]. Но имеется только один вид, общий для тундрового и ев-

смежных лесных комплексов		широкораспространенные		комплексов безлесных областей		тропических комплексов	
число	%	число	%	число	%	число	%
21	28,5	7	9,5	5	6,7	1	1,3
23	26,8	9	10,5	3	3,5	1	1,6
29	33,0	8	9,0	2	2,3	3	3,4
19	27,2	8	11,6	1	1,4	4	5,7
16	14,8	6	5,5	1	1,0	18	16,6

риазатского таежного комплексов, а виды, общие степному и лесным комплексам, отсутствуют.

С характером имеющихся в лесах кормов связана кормовая специализация млекопитающих. Для тайги и широколиственных лесов характерна большая группа мелких млекопитающих (бурузубки, кроты), которые питаются в основном почвенными беспозвоночными, обильными в подстилке и верхнем горизонте почвы.

В широколиственных лесах, изобилующих летающими насекомыми и имеющих более мягкий климат, чем тайга, многочисленны летучие мыши.

Животные корма имеют важное значение особенно в тайге, где они существенны для всех млекопитающих. Обилие мелкого животного корма и ограниченность быстро возобновляющегося запаса зеленых кормов определили всеядность или многоядность большинства таежных видов [Новиков, 1953; Ходашова и др., 1967]. В тайге нет строгих стенофагов. Многоядность у таежных животных часто проявляется в форме резкой сезонной смены кормов, что хорошо известно у белки, лося, кабарги, лесных полевок. Изменяется по сезонам даже питание хищных — росомахи, соболя, рыси.

Потребителей растительного корма можно разделить на несколько групп. Животные, питающиеся почками, листьями, молодыми побегами деревьев и кустарников, сережками березы и ольхи, в таежном комплексе представлены практически одним видом — обыкновенной летягой. В широколиственных лесах эта группа более многочисленна: три вида сонь, три вида летяг. По-

требителей веточных кормов — копытных и зайцев — имеется 2 таежных и 7 широколиственнолесных видов. Зеленояды, питающиеся травянистой растительностью, представлены полевками: таежными — пашенной и экономкой и широколиственнолесными — обыкновенной, подземной, восточной, горной японской, а также водяной, последняя широко распространена по долинам рек не только в таежной и европейской широколиственной областях, но и в беслесных — степной и частично тундровой.

Семенами деревьев и травянистых растений питаются в основном широколиственнолесные виды (мыши, белки, полчок, лесная соя), среди которых есть специализированные семенояды — мыши родов *Apodemus* и *Micromys* (5—6 видов). Среди типичных таежных видов специализированных семеноядов нет. Семена хвойных служат основным кормом обыкновенной белки [Кирис, 1973] — вида, свойственного н тайге и широколиственным лесам. Семена хвойных в тайге поедают многие виды: бурундук, красная и рыжая полевки, землеройки, соболь и другие, но кроме семян они потребляют в значительном количестве и другие корма.

Следует отметить также таежные виды, питающиеся специфическими таежными кормами, — лесной лемминг, потребляющий в большом количестве зеленые мхи, и кабарга, основным кормом которой служат древесные лишайники.

Благодаря обилию водоемов и болот здесь многочисленна группа околководных млекопитающих из различных семейств и отрядов. Насекомоядные — выхухоли и куторы — устраивают норы в берегах водоемов и питаются водными беспозвоночными. Прибрежная травянистая растительность и многочисленные осоковые болота обеспечивают существование таких видов зеленоядных полевок, как водяная, экономка и восточная. На тихих лесных речках живет бобр, питающийся листвой и ветками деревьев пойменных мелколиственных лесов. На питании многочисленными околководными грызунами специализирована норка. Наконец, обилие рыбы в реках лесной зоны обеспечивает кормом выдру — вид, широко распространенный от тропиков до тундры.

Для типичных таежных млекопитающих характерна круглогодичная активность, им не свойственна зимняя спячка, широко распространенная среди животных широколиственных лесов и особенно степей. Зимоспящие виды составляют 12% таежных животных (3 из 25). Среди млекопитающих, свойственных широколиственным лесам Евразии, на такие виды приходится 33% (22 из 67), а среди степных — 55% зимоспящих видов (17 из 31).

Зимой в тайге под снегом оказываются значительные запасы как растительного корма в виде корневищ, вегетативных почек, зимнезеленых трав и кустарничков, ягод, семян, так и жи-

вотного корма, а глубокий снежный покров защищает животных от низких температур. Поэтому большинство таежных животных зимой активны. В зимнюю спячку впадают только бурндук, лесная мышовка и северный кожанок, относящиеся к чуждым тайге систематическим группам, в которых явление спячки широко развито (подсем. *Marmotinae*, сем. *Zapodidae*, отряд *Chiroptera*).

В широколиственных лесах зимой резко изменяются условия обитания млекопитающих. Плотный снежный покров делает недоступным зеленый корм на поверхности земли. Деревья, потерявшие на зиму листву, могут обеспечить животных только веточным кормом. Отсутствие зимой летающих насекомых лишает кормовой базы летучих мышей, вынужденных погружаться в спячку или отлетать в более южные районы. Впадают в зимнюю спячку сони, питающиеся зеленым кормом и насекомыми. Из насекомоядных животных остаются активными зимой лишь виды, живущие под землей (кроты) и в подстилке (землеройки). Все менее специализированные виды зимой активны.

Летняя спячка у лесных видов вообще не наблюдается, так как избыточной радиации и слишком высоких температур летом в лесу не бывает, а запасы кормов летом достаточны.

Для каждой зоны характерен свой набор и преобладание убежищ определенного типа. Лесам свойственно многообразие используемых млекопитающими убежищ, здесь встречаются все их типы. В лесах в качестве убежищ наибольшее значение имеют естественные пустоты, представленные в основном дуплами (табл. 4). Более половины обитающих здесь видов пользуются этим типом убежищ [Кучерук, 1960а]. Особенно много дупел бывает в широколиственных лесах, где их использует 28 (41,6%) видов. Это главным образом рукокрылые, сони, белки, некоторые средней величины хищники. Среди таежных животных дуплами пользуются 3 (12%) вида (белка, соболь, северный кожанок).

Наземные гнезда под защитой растительности или бурелома (под валежинами, хворостом, в пнях, траве, осоковых кочках) наиболее часто строят таежные виды (7 видов — 28%) и реже — виды широколиственных лесов (8 видов — 12%). Лесные мыши, рыжая полевка, лесная мышовка устраивают гнезда в пнях, под валежником, в прикорневых пустотах [Кошкина, 1957; Кулик и др., 1968б]. Полевка-экономка, как правило, живет в наземных гнездах, построенных среди травы или внутри осоковой кочки [Карасева, 1971].

Норы в земле — мало характерные убежища для лесных млекопитающих. Из этой категории убежищ в лесу больше распространены примитивные ходы в лесной подстилке, которые прокладывают землеройки, лесной лемминг, частично кроты

Таблица 4. Типы убежищ, используемые лесными млекопитающими

Тип убежища	Положение убежища	Характеристика	Число видов					
			в тайге		в широколиственных лесах		всего	
			число	%	число	%		
Отсутствие постоянных убежищ	—	—	3	12	8	12	11	
Временные (сезонные) убежища	На земле	Логово под укрытием кор-ней и т. п.	2	8	1	1,5	3	
Постоянные убежища естественные пустоты надземные гнезда	На деревьях	Дупла	3	12	28	41,6	31	
	На деревьях	На ветвях	1 (+1)	4	—	—	1 (+1)	
	На земле	В пнях, под валежником, камнями, в траве, кочках осок и т. п.	7	28	8	12	15	
норы	В подстилке	Прямитивные ходы	7	28	8	12	15	
	В земле	Простые норы	1	4	10	14,9	11	
		Сложные подземные ходы	1	4	4	6,0	5	

Такие убежища устраивают 7 (28%) таежных видов и 8 (12%) видов широколиственных лесов. В сложных многолетних подземных ходах живут немногие лесные виды (кроты): 1 (4%) таежный и 4 (6%) обитателя широколиственных лесов. Относительно простые норы в земле роют преимущественно виды широколиственных лесов, главным образом, серые полевки (10 видов — 14,9%) и только 1 (4%) таежный вид — бурундук. Эта особенность, так не характерная для тайги, связывает его с другими представителями наземных беличьих (подсем. *Magotinae*), живущих в норах и распространенных главным образом в безлесных областях.

В тайге входных отверстий нор мелких зверьков в 15 раз, а входов нор зверьков средней величины (бурундуков, сусликов и т. п. животных) в 100 раз меньше, чем в луговых степях, где отмечено наибольшее количество нор различных животных (см. табл. 2). Крупные и средней величины подвижные животные — копытные, зайцы — не нуждаются в специальных убежищах. Они находят защиту от неблагоприятных условий погоды в лесу, а от хищников активно защищаются (лось) или спасаются быстрым бегом. Крупные хищники убежищами пользуются лишь в определенные периоды для выведения и воспитания молодых (рысь, россомаха). Бурый медведь проводит в берлоге зиму, там же у него рождаются молодые. Таким образом, для лесных животных характерно преобладание жизненных форм, относительно мало связанных с постоянными убежищами. Последние в лесу в основном недолговечны, а длительно и многократно используемые имеют небольшое значение, особенно норы.

Среди лесных млекопитающих нет колониальных видов. Большинство их — одиночные животные. Лесные копытные (лось, олень, косуля, зубр) крупных стад не образуют. Летом держатся поодиночке (взрослые самцы) или небольшими семейными группами (самки с детенышами и нерожавшие особи). Олени зимой собираются в стада, не превышающие 20—30 голов. У летучих мышей в лесах также не бывает крупных колоний. В дуплах, за корой деревьев обычно находят одиночных особей или группы из 5—6 зверьков. Даже в немногих пещерах лесной области не бывает такого скопления летучих мышей, как, например, в пещерах Средней Азии и Закавказья.

Численность млекопитающих в тайге относительно стабильна и не испытывает резких колебаний. Животные, впадающие в зимнюю спячку, не достигают высокого уровня численности и не имеют резких спадов и подъемов ее. Поскольку большинство животных размножается один раз в году, их численность нарастает медленно и плавно. Наибольшая амплитуда изменений численности наблюдается у мелких грызунов и землероек, но и

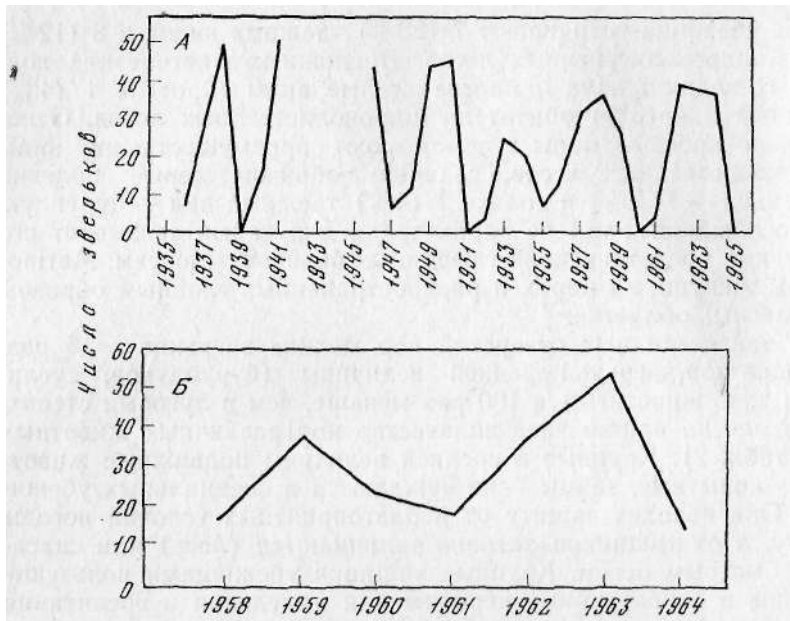


Рис. 2. Особенности многолетних изменений численности мелких млекопитающих в северной (А) и южной (Б) тайге (число зверьков на 100 ловушко-суток) [Кошкина, 1965, 1966].

она в тайге имеет значительно меньший размах, чем в других природных зонах.

В южной тайге численность мелких млекопитающих высокая и устойчивая. На востоке Русской равнины изменения численности всех мелких млекопитающих достигали шести крат. При этом годы высокой и низкой численности чередовались [Туликова, Разумова, 1964; Тупикова, Коновалова, 1971]. Колебания численности отдельных видов лесных полевок в Салаирской тайге не превышали десятков раз [Кошкина, 1967]. В северной тайге амплитуда изменений численности европейских рыжих и красно-серых полевок значительно больше, наблюдаются глубокие депрессии численности, которые отсутствуют в южной тайге, а пики численности наступают реже [Кошкина, 1966; Семенов-Тянь-Шанский, 1970]. Кривые изменений численности мелких млекопитающих в северной тайге Кольского полуострова и в южной тайге Салаира (рис. 2) наглядно иллюстрируют основной характер этого явления.

В широколиственных лесах общая численность животных несколько выше, чем в тайге, но подвержена более резким измене-

Таблица 5. Распределение млекопитающих по ярусам лесных биоценозов

Ярус	Тайга		Широколиственные леса	
	число видов	%	число видов	%
Почвенный (и лесная подстилка)	9	32,1	13	18,5
Травяно-кустарниковый	15	53,6	30	43,0
Древесный	4	14,3	27	38,5
Всего	28		70	

ниям, особенно это относится к мышевидным грызунам. Минимальная численность основных видов — желтогорлой и лесной мышей — в лесостепных дубравах, на Кавказе, в Полесье не бывает ниже 3% (попадания в ловушки). Зато в годы урожая желудей и других семян быстро возрастает во много раз. В безлесных природных зонах колебания численности мелких грызунов имеют огромную амплитуду и низкий уровень минимальной численности (см. соответствующие разделы).

Разным ландшафтам, как показала Т. В. Кошкина [1967], свойственны особые типы динамики численности мелких грызунов. Они складываются в результате взаимодействия внешних факторов среды и внутривидовых отношений зверьков. В южной тайге, где влияние внешней среды более постоянно и запасы кормов почти всегда достаточны, механизмы популяционной регуляции вида (красная полевка) направлены большей частью на торможение нарастания численности зверьков, что осуществляется через снижение интенсивности размножения. Интенсивность размножения, в свою очередь, снижается через регуляцию скорости созревания сеголеток [Тупикова, Коновалова, 1971]. Популяционные адаптации приостанавливают рост численности доминирующего вида еще до начала истощения кормовых ресурсов, сохраняя тем самым высокую жизнеспособность популяции в целом. Благодаря действию этих механизмов поддерживается высокая и относительно устойчивая плотность популяции без истощения кормов и существенных изменений в биогеоценозе.

Лесные биоценозы по сравнению с безлесными отличаются сложностью строения и в первую очередь многоярусностью. Таежные фитоценозы построены более просто и слагаются из немногих ярусов, обычно 3—4. В широколиственных лесах число ярусов может достигать 5—6 [Сочава, 1956]. Большинство таежных видов млекопитающих сосредоточено в нижних ярусах леса (табл. 5). В верхнем ярусе (кронах деревьев) из млекопитающих обитают северный кожанок, летяга, белка, соболь, при-

чем два последних вида достаточно часто кормятся и на земле. Больше всего наземных видов, к которым относятся копытные, хищные, зайцеобразные и грызуны. Многочисленна и чрезвычайно характерна группа млекопитающих, населяющих лесную подстилку и верхние горизонты почвы (в основном насекомоядные). Такое же распределение имеют в тайге и беспозвоночные животные [Чернов и др., 1967; Исаков, Панфилов, 1969]. Как отмечают Ю. А. Исаков и Д. В. Панфилов [1969], концентрация зоомассы животного населения в лесной подстилке и тонком поверхностном слое почвы — характерная черта тайги. В широколиственных лесах в почвенном ярусе и подстилке обитает относительно меньше видов, а число видов верхнего древесного яруса заметно возрастает. Наземные животные — обитатели травяно-кустарникового яруса, как и в тайге, составляют большинство (табл. 5).

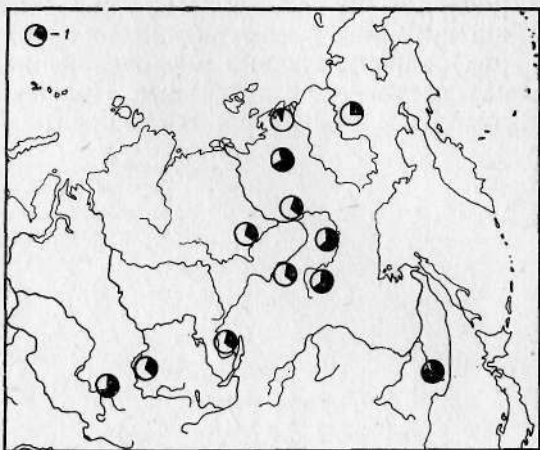
Таким образом, в лесных биоценозах умеренного пояса основное население млекопитающих сосредоточено в нижних, наземных ярусах в отличие от биоценозов тропических и субтропических лесов, где большинство видов животных приурочено к верхним ярусам [Воронов, 1966, 1974].

Для лесов умеренного пояса характерна своя структура животного населения. Особенностью таежных биоценозов является резкое доминирование одного вида в населении отдельных групп животных. Среди грызунов европейской тайги на огромном пространстве доминирует рыжая полевка [Кулик, 1963]. В Кандалакшском заповеднике рыжая полевка составляет более 99% населения мелких лесных млекопитающих [Кошкина, 1957]. В южной тайге Кировской области этот вид также резко преобладает среди лесных грызунов и составляет от 51 до 75% их населения [Туликова, Разумова, 1964]. В лесах Удмуртии на долю рыжей полевки в разных районах приходится от 38,7 до 84,4% мелких млекопитающих [Ковалевский и др., 1969]. В Присурских таежных лесах этот вид составляет более 50% населения мелких зверьков [Кулик и др., 1965]. В Сибири среди мелких грызунов доминирует красная полевка (рис. 3). В широколиственных лесах с усложнением фитоценоза и обогащением видового состава фауны увеличивается число массовых видов [Ходашова, 1966]. Среди мелких грызунов содоминантами в европейских широколиственных лесах становятся желтогорлая и лесная мыши и рыжая полевка. В дальневосточных хвойно-широколиственных лесах доминируют азиатская лесная мышь, полевая мышь и красно-серая полевка.

Как отмечалось выше, для лесов умеренного пояса характерно обилие кровососущих двукрылых. В северных районах, где видовое разнообразие комаров невелико, многочисленность кровососов является следствием одновременной активности

Рис. 3. Доля красной полевки среди мелких млекопитающих в сибирской тайге [по данным Попова, 1962; Реймерса, Воронова, 1963; Кошкиной, 1967; Никифорова, 1968; Ревина, 1968; Тавровского и др., 1971; Матюшкина и др., 1972]

1 — процент красных полевок в населении мелких млекопитающих



сравнительно немногих видов. В тундре встречается наименьшее число видов комаров, в основном рода *Aedes*, среди которых доминируют *A. nigripes*, в тайге распространено 16—18 видов этого рода и добавляются несколько видов других родов. На сфагновых болотах доминирует *A. punctor*, в еловых лесах *A. communis*. Эти два вида доминируют по всей европейской тайге. Небольшое число видов комаров в тундре и северной тайге сочетается с огромным числом особей, период активности которых очень непродолжителен, всего 1,5—2 месяца. Краткость этого периода компенсируется необычайной интенсивностью лета комаров. В смешанных и широколиственных лесах число видов комаров еще возрастает, там встречается 22 вида *Aedes* и виды других родов. Высокую численность имеют четыре вида-содоминанта (*A. communis*, *A. intrudens*, *A. maculatus*, *A. geniculatus*). Продолжительность периода лета увеличивается до 3—4 месяцев [Сазонова, 1959].

В средней и южной тайге и в широколиственных лесах распространены пастбищные иксодовые клещи. В тайге их видовое разнообразие невелико, встречаются два вида одного рода: *Ixodes persulcatus* и *I. trianguliceps* (рис. 4). В широколиственных лесах фауна клещей несколько богаче, там появляются виды родов *Haemaphysalis*, *Dermacentor*, но общее число видов не превышает 7, тогда как в пустынях насчитывается не менее 14 видов 7 родов иксодовых клещей. Прокормителями личинок клещей в тайге и широколиственных лесах служат различные мелкие зверьки — грызуны и насекомоядные, среди которых важное значение имеют рыжие полевки, лесные мыши, местами лесная мышовка. Нимфы выкармливаются на ежах, зайцах, бу-

рундуках, белках, куриных и воробьиных птицах; взрослые клещи питаются преимущественно на копытных (диких и домашних), зайцах, хищных млекопитающих. Все встречающиеся в лесах клещи — треххозяинные. Подавляющее число их паразитирует на многих видах теплокровных, видоспецифических форм

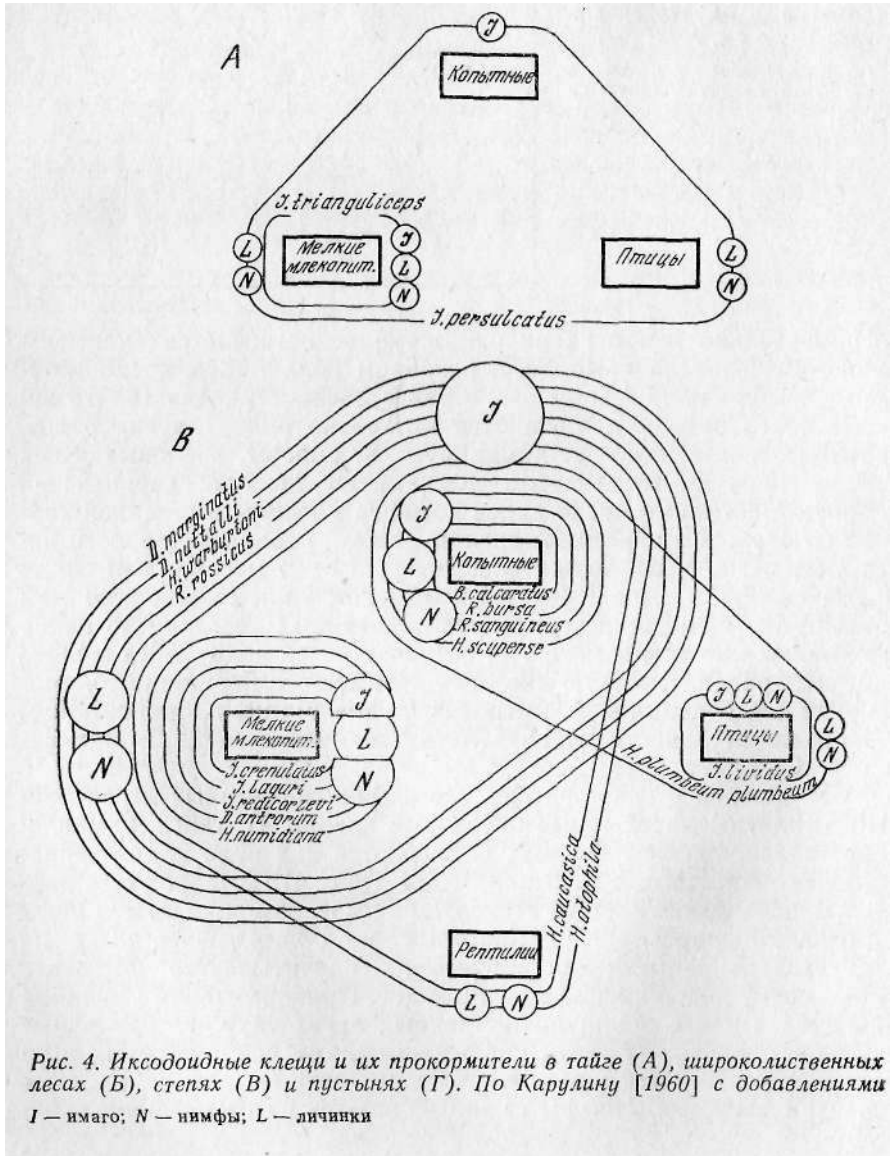
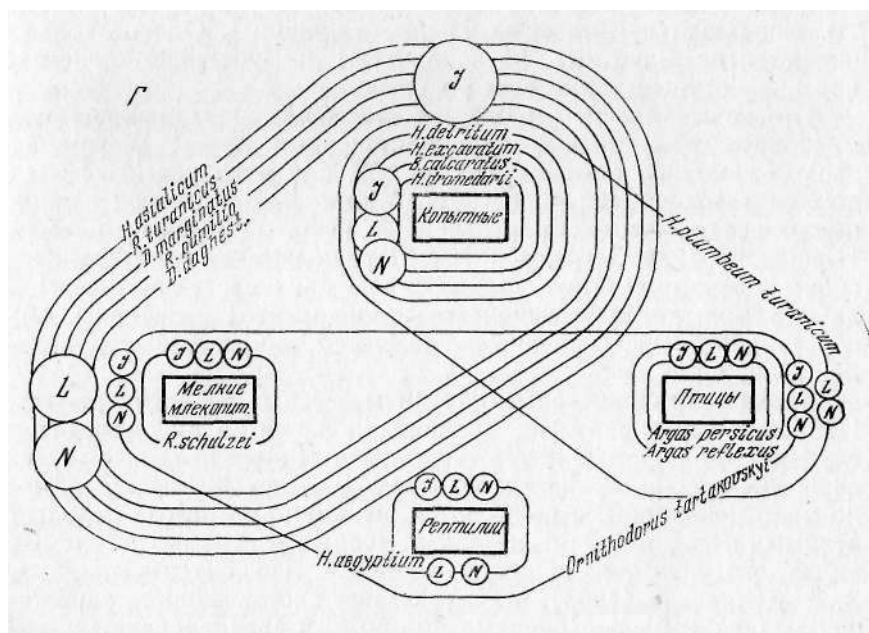
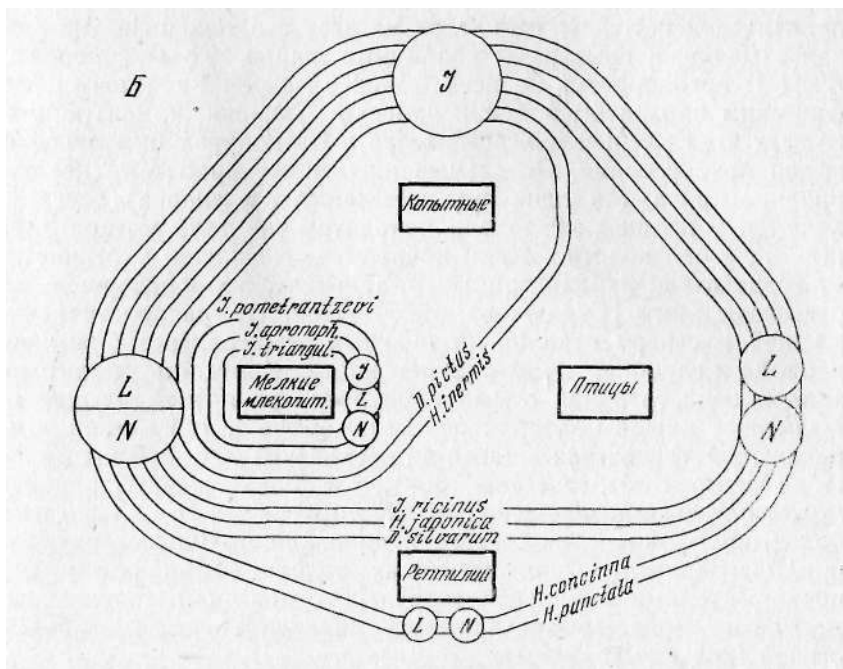


Рис. 4. Иксодидные клещи и их прокормители в тайге (А), широколиственных лесах (Б), степях (В) и пустынях (Г). По Карулину [1960] с добавлениями
I — имаго; N — нимфы; L — личинки



практически нет. *I. trianguliceps* на всех стадиях развития связан с мелкими грызунами различных видов. Только норовый клещ *I. argonophorus* во всех фазах развития является специфическим паразитом водяной полевки. Личинки, нимфы и имаго всех этих клещей присасываются к млекопитающим лишь на время кровососания. Остальные жизненные процессы (переваривание крови, откладка яиц, метаморфоз и линька) осуществляются у клещей, когда они находятся вне тела млекопитающих в лесной подстилке или почве. Там же клещи укрываются от воздействия неблагоприятных абиотических факторов и переживают зиму [Сердюкова, 1956]. Поэтому распространение клещей к северу ограничено низкими температурами зимнего периода и глубоким промерзанием почвы. Краткость теплого сезона и недостаточная сумма температур за летние месяцы не позволяют клещам осуществить метаморфоз за один сезон, и их развитие затягивается в тайге до нескольких лет (в южной тайге до четырех лет; Жмаева, 1969), а в более северных районах может остаться незавершенным. Поэтому иксодовые клещи наиболее обильны в южной тайге и широколиственных лесах, где при благоприятных климатических условиях они обеспечены прокормителями как неполовозрелых стадий (многочисленные мелкие наземные грызуны и насекомоядные), так и взрослых особей (копытные, зайцы).

Более тесно связаны с млекопитающими такие эктопаразиты, как блохи и гамазовые клещи (нидиколы). Они не только питаются на животных, но используют их убежища — гнезда, норы, где осуществляют свое развитие.

Гамазовые клещи — наиболее массовые паразиты мелких млекопитающих тайги и широколиственных лесов. В гнездах лесных грызунов насчитывают до 600, а в выводковых гнездах до 1500 гамазид [Иголкин, 1961]. Многие виды млекопитающих имеют специфических паразитов из числа гамазовых клещей [Брегетова, 1956; Земская, 1973]. Паразитические гамазиды способны к многократному кровососанию и активны круглый год, даже зимой, когда большинство эктопаразитов неактивны. Относительно беден, особенно в тайге, видовой состав краснотелок.

Блохи — нехарактерные паразиты лесных млекопитающих. Наиболее благоприятные условия для развития они находят в глубоких и обширных норах теплокровных животных, где достигают высокой численности. В лесах же млекопитающие обычно мало роют норы, а пользуются больше временными недолговечными убежищами и гнездами. Численность блох на лесных видах грызунов, как правило, невелика. По сводным данным З. Г. Кулаковой [1963], в южной тайге экстенсивность заражения мелких грызунов блохами 20—60%, а среднедекадный ин-

декс обилия блох на зверьках колеблется в течение лета в пределах 0,5—2,0. В гнездах лесных грызунов находили до 50—70 блох [Иголкин, 1961].

С биоценозами лесов умеренного пояса Евразии связаны специфические лесные природноочаговые болезни. К ним отнесены инфекции, распространение природных очагов которых приурочено преимущественно к лесной зоне, а основные носители и переносчики возбудителей принадлежат лесным фаунистическим комплексам. В эту группу лесных инфекций входят клещевой энцефалит, геморрагическая лихорадка с почечным синдромом и водная лихорадка. Кроме того, по всей лесной зоне встречается туляремия, которую нельзя считать чисто лесной инфекцией, так как природные очаги ее распространены гораздо шире и отмечаются не только в лесных областях, но и в безлесных аридных зонах, а основные носители возбудителя принадлежат кроме лесных еще и другим комплексам (например, степному).

Распространение лесного комплекса инфекций в Палеоарктике показано на рис. 5, где проведено совмещение ареалов клещевого энцефалита, геморрагической лихорадки с почечным синдромом и водной лихорадки. Этот комплекс занимает практически всю лесную часть Евразии от атлантического побережья на западе до тихоокеанского на востоке; на севере заходит в тундру, на юге захватывает часть степных районов. Однако территория, где распространены одновременно все три инфекции и которую можно считать оптимальной для лесных инфекций, значительно меньше и протянулась относительно неширокой полосой почти через весь материк. Причем ширина этой полосы непостоянна, в некоторых местах она сильно сужается или почти прерывается [Кулик, 1976].

Комплекс лесных природноочаговых инфекций не однороден по биоценотическим связям возбудителей. Можно выделить две экологические группы инфекций: возбудители одной связаны с плакорными биоценозами, а другой — преимущественно с биоценозами долин и низменностей. В первую группу входят клещевой энцефалит и геморрагическая лихорадка с почечным синдромом, во вторую — водная лихорадка. Ко второй группе долинных инфекций экологически близки пойменно-болотные очаги туляремии.

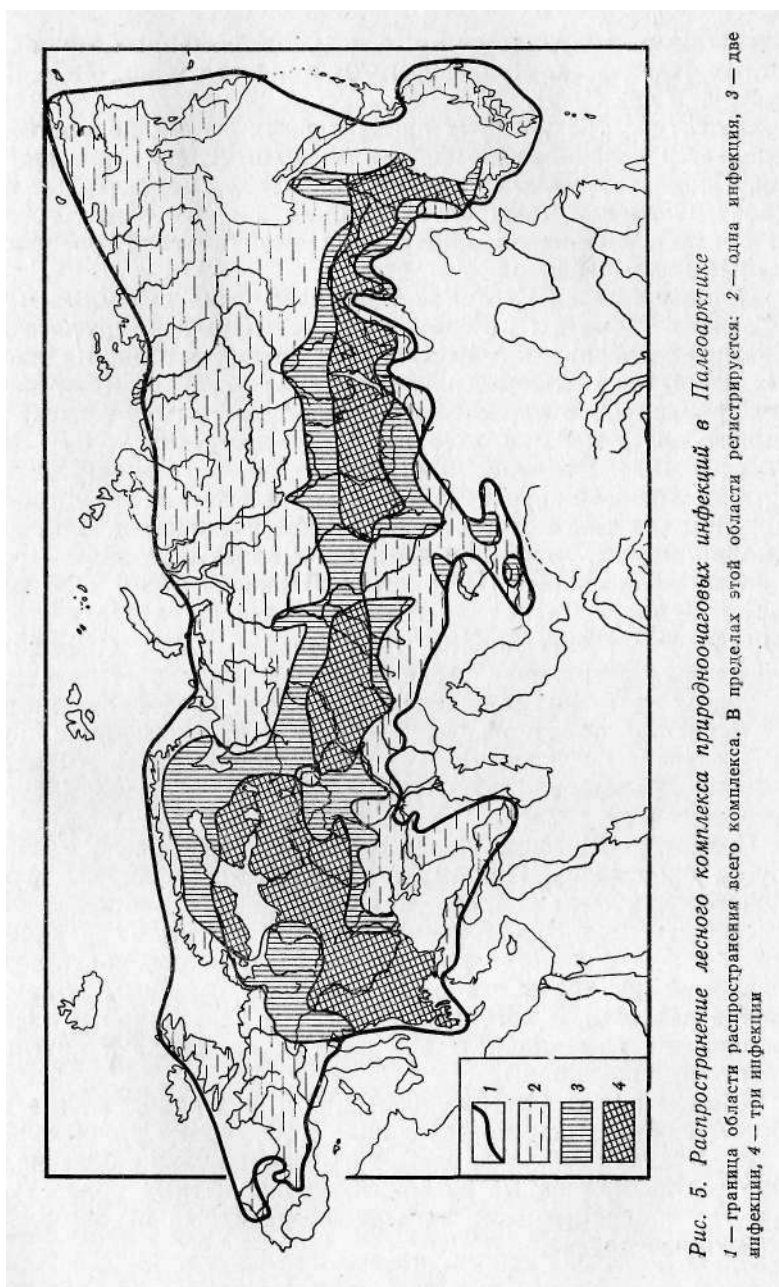
Основные носители лептоспир *grippotyphosa* в очагах водной лихорадки — полевка-экономка, восточная и обыкновенная полевки, а также основной носитель микроба в пойменно-болотных очагах туляремии — водяная полевка являются сочленами луговых и околородных биоценозов, распространенных преимущественно в долинах и низменностях. С долинами рек и низменностями связаны в основном природные очаги водной лихо-

радки и характерный для таежной области пойменно-болотный тип очагов туляремии.

Основные носители вирусов клещевого энцефалита и геморрагической лихорадки с почечным синдромом — клещи *Ixodes persulcatus*, *I. ricinus*, виды рода *Haemaphysalis*, а также полевки рода *Clethrionomys* и мыши рода *Apodemus* входят главным образом в плакорные биоценозы. Соответственно и природные очаги клещевого энцефалита и геморрагической лихорадки с почечным синдромом связаны с возвышенными водоразделами. Это показывают общая конфигурация ареалов, приуроченность групп очагов с более высоким лоймопотенциалом к определенным ландшафтными районам и расположение отдельных очагов этих инфекций. Так, граница ареала клещевого энцефалита обходит низменные заболоченные районы Мещеры и Зейско-Буреинской равнины. Очаги геморрагической лихорадки с почечным синдромом вдоль Приволжской возвышенности и восточного склона Среднерусской возвышенности проникают далеко на юг, образуя в этих местах два выступа ареала и обходя низменные районы Окско-Донской равнины. Группы очагов клещевого энцефалита с высоким лоймопотенциалом приурочены к возвышенностям и районам с пересеченным рельефом [Бируля, Залуцкая, 1959].

Для паразитарных систем, распространенных в лесной части Северной Евразии, характерны (природные очага лишь бактериальных и вирусных инфекций. Заболевания, вызываемые риккетсиями, не свойственны северным лесным областям. Только в некоторые южные районы незначительно заходят ареалы отдельных риккетсиозов, распространенных главным образом в аридных и тропических зонах (риккетсиоз Северной Азии, лихорадка цуцугамуши). Это определяется в основном климатическими факторами. Не характерны для лесных областей умеренного пояса Евразии и болезни, вызываемые простейшими (лейшманиозы, трипанозомозы). Они характерны для тропических, субтропических областей и аридных районов умеренного пояса [Жданов, 1955], что также связано, вероятно, главным образом с температурными условиями этих территорий.

Климатические и фаунистические особенности рассматриваемой территории сказались и на структуре распространенных здесь паразитарных систем. Так, в северных районах таежной области, где отсутствуют иксодовые клещи, распространены природные очаги бактериальных инфекций с двучленной паразитарной системой, т. е. без участия переносчиков. В северной тайге и тундре распространены природные очаги водной лихорадки и пойменно-болотные очаги туляремии, в которых циркуляция возбудителя осуществляется без участия клещей: заражения зверьков происходят главным образом через воду и почву, а возбу-



дитель зимой сохраняется во льду и замороженных трупах животных [Олсуфьев, Дунаева, 1970; Карасева и др., 1974, 1976; Кучерук и др., 1976].

Структура трехчленных паразитарных систем во многом определяется своеобразием фауны млекопитающих этой территории. Поскольку мелкие грызуны — наиболее характерные представители лесных млекопитающих, именно эти виды составляют обязательное звено циркуляции возбудителей распространенных здесь инфекций.

Обилие в лесах Северной Евразии мелких наземных млекопитающих (грызуны и насекомоядные) наряду с другими факторами обеспечивает существование здесь пастбищных иксодовых клещей и связанных с ними арбовирусов. Поэтому клещевые арбовирусы распространены преимущественно в лесах умеренного пояса и не характерны для тропических лесов [Львов, Лебедев, 1974; Воронов, 1974]. В то же время комариные арбовирусы, широко распространенные в тропических и субтропических лесах, в тайге отсутствуют и лишь частично заходят в широколиственные леса Евразии: на Дальнем Востоке — вирус японского энцефалита, [Петрищева, Левкович, 1969], в Западной Европе — вирус Тягиня из группы Калифорния ([Львов и др., 1972; Brummer-Korvenkontio, 1973; Bardos, 1975]. Преимущественное распространение в северной части умеренного пояса лишь клещевых арбовирусов определяется также особенностями взаимоотношений арбовирусов с клещами и насекомыми и, кроме того, зависит от экологии этих групп переносчиков в северных районах [Балашов, 1967; Петрищева, 1967; Жмаева, 1969; Балашов, Дайтер, 1973].

Подавляющее число видов в тайге сосредоточено в нижних ярусах биоценозов. Поэтому и паразитарные системы природноочаговых инфекций здесь также приурочены к нижним наземным ярусам леса. Эта особенность отличает тайгу от тропических лесов, где большинство видов млекопитающих и кровососущих членистоногих обитает в верхних ярусах, главным образом в кронах деревьев, с которыми связаны и паразитарные системы тропических инфекций (лесная желтая лихорадка и другие арбовирусные инфекции).

Кроме типичных лесных инфекций и инфекций, свойственных другим ландшафтам, но заходящих в некоторые районы лесной части Северной Евразии, здесь встречаются также болезни, широко распространенные во многих ландшафтных областях, такие, как сибирская язва, листериоз, эризипелоид, токсоплазмоз и некоторые другие.

ОСОБЕННОСТИ СТЕПЕЙ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И СРЕДЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СВЯЗАННЫХ С НИМИ ПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМ

Область распространения степей приурочена к срединной части Евразийского материка. Степи относительно узкой полосой протянулись от среднего и нижнего Дуная до Северо-Восточного и Центрального Китая. Они занимают пушты Венгрии, равнины и низкогорья Румынии и западной Болгарии, юг Европейской части СССР, юг Западной Сибири и Северный Казахстан, срединную полосу Монгольской Народной Республики, Северо-Восточный Китай и «языком» опускаются в Центральный Китай к верховьям Ляохе. На зону степей приходится около 6% суши земного шара и примерно 14% площади СССР. На западе, севере и востоке степи граничат с лесными областями, на юге постепенно переходят в пустыни. Прерии Северной Америки представляют аналог степной зоны Евразии.

Степями называют более или менее ровные пространства, безлесные, не заливаемые полыми водами, незаболоченные и покрытые в течение всего вегетационного периода более или менее густой травянистой растительностью. Почвы черноземные и каштановые, мощные, относительно плотные, удобные для рытья глубоких нор. Для степей характерны растительные сообщества, состоящие преимущественно из многолетних микротермных ксерофильных (морозо- и засухоустойчивых) травяных растений, большей частью дерновинных злаков. Основные эдификаторы — дерновинные злаки степных сообществ — относятся к родам: ковыль (*Stipa*), типчак (*Festuca*), житняк (*Agropyrum*), змеевка, (*Cleistogenes*), реге мятлик (*Poa*), тонконог (*Koeleria*) и др. Значительно реже эдификаторы степей являются корневищными растениями, как, например, вострец (*Aneurolepidium pseudoagropyrum* Trin.), или относятся к травяному разнотравью: сибирская пижма (*Tanacetum sibiricum* L.), волосистая грудница (*Linosyris villosa* L.) и некоторые другие.

Климат степей характеризуется сухим и жарким летом, длительной, холодной и малоснежной зимой. В связи с малой облачностью количество солнечного тепла, получаемого за три летних месяца поверхностью почвы в степи, соответствует тропическим условиям. Зимой же морозы доходят до -40° и даже -50° . Климат резко континентален. В степях Западной Сибири и Казахстана абсолютная амплитуда температур достигает почти 100° , а в течение одного месяца (апрель) может колебаться в пределах 60° . В степях МНР аналогичные показатели равны, 90 и 48° . Осадки в степной зоне невелики — 200—450 мм в год,

основная масса их выпадает летом. С незначительным количеством преимущественно летних осадков и большой напряженностью солнечной радиации связаны малая глубина и непостоянство снежного покрова и большая сухость воздуха. Средняя высота снежного покрова в степях 10—20 см, число дней со снежным покровом варьирует от 110 до 200 в году, среднее число невыпасаемых дней не превышает 100.

Хотя облик степей остается почти неизменным на всем их огромном протяжении, но с запада на восток наблюдается существенное увеличение континентальности. В Причерноморских степях средняя температура января -6° , июля 22° , годовая сумма осадков 400—450 мм, продолжительность периода с температурой выше 0° равна 260 дням, безморозный период 150—170 дней. В степях Казахстана средняя температура января от -16° до -20° , июля -18° — 24° , годовая сумма осадков 230—350 мм, продолжительность периода с температурой выше 0° около 200 дней, безморозный период 100—140 дней. В степях Монголии средняя температура января от -20° до -30° , июля 18° — 22° , годовая сумма осадков 200—220 мм, продолжительность периода с температурами выше 0° около 180—200 дней, безморозный период 100 дней и менее.

Среди всех природных зон степи претерпели наибольшую антропогенную трансформацию. Европейские, казахстанские и маньчжурские степи практически полностью распаханы, целинные участки сохранились лишь небольшими пятнами на неудобных местах. Значительные массивы плакорных, зональных степей сохранились лишь в МНР. На долю степной зоны падает 71 % всех пахотных угодий СССР. В степях распаханно в среднем более половины площади. Черноземы распаханы на 63—64, а некоторые типы их на 83—85%.

Степи характеризуются относительно небольшим запасом фитомассы, равным в среднем 20 т/га, однако годовичная продукция растительного покрова степи в среднем достаточно высокая — 8,2 т/га, а в луговых степях достигает 13 т/га, превышая соответствующие показатели бореальных лесов [Базилевич и др., 1970]. Наземная масса степных растений изменяется в различных частях степной зоны от 2—5 до 4—15 т/га. Весьма существенно, что степные растения высыхают на корню и, благодаря малому количеству осадков, естественное «сено» длительное время сохраняет свои кормовые достоинства. Животные степи могут почти полностью использовать годичный прирост наземной фитомассы, не оказывая при этом заметного угнетающего воздействия на степные растения. В течение года травоядные животные уничтожают около 75—80% нарастающей за вегетационный период наземной массы степных растений, причем не менее $\frac{2}{3}$ ее составляют живые растения. Обилие и до-

ступность полноценного растительного корма — основная причина того, что для животного мира степей особенно характерно обилие видов и особей млекопитающих (грызунов и копытных) — потребителей свежей зелени и сухого сена, богатого клетчаткой.

Среди жизненных форм растений степи широко представлены группы с мощной корневой системой или с луковицами, корневищами и клубнями, обеспечивающими многолетникам возможность переносить неблагоприятные сезоны года и быстро развиваться весной. Во многих фитоценозах количество живого растительного вещества, находящегося в почве, в десятки раз превосходит наземную зеленую массу. С этим связано обилие в некоторых типах степей обитающих под землей специализированных грызунов-корнеедов (слепышей, цокоров, слепушонок). Семенная продукция степных растений относительно невелика, и большинству степных видов свойственны мелкие и очень мелкие семена. Благодаря этому среди млекопитающих степи практически нет высокоспециализированных семеноедов. Существенную роль семена играют в питании хомячков — зверьков, использующих широкий аспект кормов (семена, зеленые части растений, насекомые). Эти зверьки специфичны для степи, но в большинстве районов сравнительно малочисленны.

В луговой степи зоомасса почвенных беспозвоночных равна 200—300 кг/га, что в 3—5 раз больше, чем в широколиственных лесах. В сухой степи она составляет менее 20 кг/га, что в 30—75 раз меньше, чем в широколиственных лесах, и в 5—15 раз меньше, чем в тайге. Такое явление объясняется резким снижением обилия дождевых червей, вызванным нарастанием аридности климата [Гиляров, Чернов, 1975]. С этим связано отсутствие в степи кротов, малое число проникающих в степь видов землероек и ничтожное число их особей, избегающих зональные биотопы степей.

Из 89 видов млекопитающих, свойственных степной зоне или широко распространенных в ее пределах, наиболее многочисленна группа типично степных форм — 31 вид. Следующая по численности группа — транспалеаркты, или формы, одинаково свойственные нескольким ландшафтными зонам, представлена 18 видами. Пустынно-степных видов насчитывается 14, горно-степных и горно-тундрово-степных — 13—14 видов, млекопитающих, свойственных широколиственным лесам и далеко проникающих в степную зону, насчитывается 9 видов, а далеко заходящих в степь таежных форм — всего 3 вида. Как видно из табл. 1, основную массу эндемичных для степи видов составляют грызуны (24 из 31). К их числу относятся наиболее многочисленные виды млекопитающих степной зоны: сурки, несколько видов сусликов, степная пеструшка и полевка Брандта, слепыши, цокоры. Среди копытных к степным эндемикам относятся антило-

пы: сайга и дзерен, а среди хищников — корсак и степной хорек. Все перечисленные виды характерны для степи и определяют облик степных биоценозов. Наряду с ними в степи весьма обычны и многочисленны некоторые широкораспространенные хищники: волк, лиса, ласка.

Как уже было сказано выше, среди степных млекопитающих подавляющее число и видов и особей относятся к потребителям вегетативных частей травянистых растений как наземных, так и подземных. Большинство степных грызунов избегает суровых условий холодной и малоснежной зимы, впадая в зимнюю спячку или собирая на зиму обширные запасы. Последние делают и пищу степи. Для степных копытных характерны широкие миграции и быстрые перемещения, позволяющие им использовать места с наиболее благоприятным в данный момент для пастьбы снежным режимом.

К потребителям семян в степной зоне могут быть отнесены лишь хомяки, как правило — мелкие зверьки со смешанным питанием (семена, вегетативные части растений и насекомые). Этим грызунам также свойственно запасание кормов на зимнее время. Хотя ряд видов хомячков относится к степным эндемикам, но они везде сравнительно немногочисленны и не принадлежат к доминирующим формам степных биоценозов.

Млекопитающие, использующие в пищу преимущественно беспозвоночных (кроты, землеройки, летучие мыши), в степной зоне крайне малочисленны, а местами и вообще практически отсутствуют. Все хищные млекопитающие степей питаются исключительно или преимущественно грызунами и зайцеобразными. Даже волк и тот летом кормится в степи крупными грызунами.

Равнинность степей, отсутствие или редкость в их пределах естественных убежищ, низкий и сравнительно редкий растительный покров, дающий слабую тень и служащий плохим укрытием, сделали норы для основной массы степных животных единственным средством защиты от неблагоприятного воздействия абиотических факторов и опасности. Этим обусловлено обилие и разнообразие нор в степи (см. табл. 2), тесная и постоянная связь с ними подавляющего большинства степных млекопитающих. Жизнь 72 из 89—90 видов, свойственных степной зоне Евразии, тесно связана с норами. Норы и роющая деятельность млекопитающих стали одним из важнейших факторов, определяющих облик степных ландшафтов. Норы служили основным местом эволюции некоторых крупных и практически важных групп животных (например, отряда блох). И сейчас насчитывается громадное число живых существ, основным, а часто и единственным, местообитанием которых служат норы млекопитающих.

Как уже было сказано ранее, подавляющая масса степных млекопитающих зеленоядна. Высокое содержание в зеленых кормах клетчатки и воды потребовало ежесуточного поедания значительного объема растительной массы, что вызвало необходимость продолжительной кормежки на поверхности земли. Отрицательные ночные температуры на протяжении $2/3$ года, постоянные сильные ветры и малоснежье затрудняют ночную активность млекопитающих с несовершенной терморегуляцией. Это привело к преобладанию дневной активности и появлению особого, меняющегося по сезонам ритма поведения — «степного типа активности». Он заключается в том, что в холодное время года зверьки широко используют тепло солнечных лучей, а летом избегают вредного действия радиации, резко снижая наземную деятельность в середине дня [Кучерук, 1960].

Для большинства степных млекопитающих характерна относительно устойчивая и мало меняющаяся по годам численность. Однако степным полевым (полевка Брандта, узкочерепная, степная пеструшка) и даурской пищухе свойственны циклические изменения численности, захватывающие обширные территории и имеющие громадную амплитуду. Цикл колебаний растянут, и промежутки между двумя последующими подъемами не постоянны.

Степи характеризуются большим числом специфических групп членистоногих эктопаразитов. Благодаря обилию и разнообразному строению нор в степи многочисленны эндемичные виды и даже роды блох — специфические паразиты пищух, сусликов, сурков, хомячков, слепышей, цокоров [Иофф и Скалой, 1954; Иофф и др., 1965]. К числу степных видов относятся такие классические переносчики чумы, как *Ceratophyllus tesquorum*, *Neorpsylla setosa*, *Oropsylla silantiewi*. К числу эндемичных для степи видов относится ряд норовых иксодовых клещей (*Ixodes crenulatus*, *I. laguri*, *I. redicorzevi*, *Rhipicephalus schulzei*). Степным по происхождению является и весь род *Dermacentor*, [Брегетова и др., 1955], представители которого относятся к основным хозяевам и переносчикам риккетсиозов и туляремии. К числу эндемичных для степи видов относятся и гамазовые клещи — специфические паразиты степных зайцеобразных и грызунов: сусликов, слепышей, цокоров, хомячков и полевок [Брегетова, 1956, Земская, 1973].

На эндемичных для степей пищухах, грызунах и антилопах паразитирует несколько специфических видов кожных оводов [Грунин, 1962]. Среди слепней четко выделяется группа видов, относимая Н. Г. Олсуфьевым к степному фаунистическому комплексу. Представители этой группы доминируют в населении слепней степной зоны и местами довольно многочисленны. Численность комаров в степной зоне относительно невелика, хотя и

имеется ряд видов, эндемичных для степей. Мошки в степной зоне малочисленны и вне долин крупных рек практически никакого значения как кровососы не имеют.

Для степной зоны характерны следующие зоонозные инфекции: риккетсиозы, туляремия, чума, лептоспирозы, бешенство.

Основная часть ареала клещевого риккетсиоза Северной Азии приурочена к степной зоне и степному поясу гор. Природные очаги этого риккетсиоза тянутся полосой от степей Западного Казахстана, Западной и Средней Сибири до Забайкалья и остепненных лугов Приморского края. Они широко распространены в горно-степном поясе хребтов системы Тянь-Шаня. За пределами СССР клещевой риккетсиоз обычен в степях МНР и Северо-Восточного Китая. Наиболее активные очаги этой инфекции приурочены к оптимуму ареала степных видов иксодовых клещей: *Dermacentor nuttalli*, *D. silvarum* и отчасти *D. marginatus*. К степной зоне приурочены природные очаги лихорадки Ку, отличающиеся наибольшей интенсивностью эпизоотического процесса.

Существует особый степной тип природных очагов туляремии, свойственный степям Евразии от их западных до восточных пределов [Олсуфьев, Дунаева, 1970].

К степной зоне приурочены природные очаги чумы сусликового типа, в которых на западе основным носителем служит малый, а на востоке — даурский суслик. В степях МНР и Восточного Забайкалья широко распространены природные очаги чумы, в которых основным хозяином инфекции является степной эндемик — монгольский сурок.

В СССР к степной зоне приурочены наиболее активные природные очаги бешенства, связанные с оптимумом ареала обыкновенной лисы, корсака и степного хорька.

* * *

О млекопитающих пустынь и их роли как носителей болезней опубликована серия прекрасных монографий. Общая характеристика пустынь мира дана М. П. Петровым [1973]. Основные черты экологии пустынь рассмотрены Д. Н. Кашкаровым и Е. П. Коровиным [1936]. Растительность пустынь Евразии и Северной Африки описана Е. М. Лавренко [1962]. Пустыням СССР посвящена коллективная монография «Средняя Азия» [1958] и 2-й том серии «Животный мир СССР» [1948]. Адаптации животных к обитанию в пустыне охарактеризовал К. Шмидт-Нильсен [1972]. Особенности существования млекопитающих в пустыне рассмотрены Ф. Боденхаймером [Bodenheimer, 1957], А. И. Щегловой [1976] и В. С. Залетаввым [1976]. Специально грызунам пустынь посвящена монография,

вышедшая под редакцией Пракаша и Гоша [См.: Rodents..., 1975]. В ряде монографий рассматривается роль млекопитающих как носителей специфических для пустынь природноочаговых болезней человека — лейшманиозов [Кожевников и др., 1947; Петрищева, 1961; Дубровский, 1977], спирохетозов [Поспелова-Штрим, 1953; Москвин, 1960], чумы [Ралль, 1965; Наумов и др., 1972]. Перечисленные выше монографии и обзорные статьи снабжены обширной библиографией. Это дает нам возможность в связи с ограниченным объемом публикуемой книги не включать в нее специальную главу об особенностях пустынь.

Часть II

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР
МЛЕКОПИТАЮЩИХ
КАК НОСИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ

**ОТРЯД LAGOMORPHA BRANDT, 1855 —
ЗАЙЦЕОБРАЗНЫЕ**

Отряд объединяет внешне сходных, среднего размера и мелких животных (от 7000 до 100 г весом), распространенных по всему земному шару, за исключением Австралии, южной части Южной Америки, Мадагаскара и некоторых крупных океанических островов. В настоящее время представители отряда (преимущественно обыкновенный кролик и заяц-русак) успешно акклиматизированы во многих местах, в том числе в Австралии, Южной Америке, Новой Зеландии. Согласно современным представлениям, отряд состоит из двух рецентных семейств с 9—12 родами и 59—66 видами.

Все представители отряда имеют большие трубкообразные, или круглые, уши, короткий хвост, относительно более длинные задние ноги, передние конечности с пятью, а задние с четырьмя пальцами, опушенные ступни, в верхней челюсти две пары резцов, расположенных одна позади другой. Все зайцеобразные — передвигающиеся прыжками наземные животные, использующие случайные убежища, строящие наземные гнезда или роющие норы. Отдельные виды могут лазать по деревьям и прятаться в дуплах. Все они растительноядные, используют в пищу вегетативные части растений (траву, ветви и кору кустарников и деревьев). Пищу берут ртом, не прибегая к помощи лап.

Многие виды отряда характеризуются обилием особей и продуцируют значительную долю биомассы животных. В ряде регионов эти зверьки представляют группу основных потребителей растительных кормов и служат объектом массового промысла. Зайцеобразные относятся к основным прокормителям иксодовых клещей, причем на них паразитируют все фазы развития этих членистоногих. На зайцеобразных охотно кормятся многие двукрылые кровососы (мошки, комары, слепни). Этим зверькам свойственны специфические роды блох: зайцам — *Noropsyllus* и *Spilopsyllus*, мышухам — *Amphalius* и *Stenophyllus*. Мышухи являются основными, а иногда и единственными хозяевами подкожных оводов родов *Oestroderma*, *Oestromya* и *Portschinskia* [Грунин, 1962].

Зайцеобразные широко вовлекаются в эпизоотии тех инфекций, для которых основными хозяевами служат грызуны и парнокопытные. Представители этого отряда могут быть отнесены к главным носителям чумы, туляремии, бруцеллеза и клещевого энцефалита [Кучерук, 1977].

СЕМЕЙСТВО LEPORIDAE GRAY, 1821 —
ЗАЯЧЬИ

Семейство объединяет внешне сходных, заячьего облика среднего размера животных, распространенных в Европе, Азии, Африке, Северной и частично Южной Америке (рис. 6). Вес разных видов от 400 до 7000 г. В семейство входит 8—9 родов и большое число видов [Гуреев, 1964]. Наиболее широко распространены и имеют важное хозяйственное значение представители родов *Lepus* (подсемейство *Leporinae*), *Sylvilagus*, *Oryctolagus* (подсемейство *Oryctolaginae*).

Род *Lepus* — собственно зайцы — включает 23—30 видов, распространенных в Европе, Азии, Африке и Северной Америке. Диплоидное число хромосом (2n) равно 48. Род *Sylvilagus* — американские кролики, содержит 11—13 видов, обитающих в Северной, Центральной и северной половине Южной Америки. Диплоидное число хромосом 42 и 52. В роде *Oryctolagus* один вид — средиземноморский (европейский) кролик, естественный ареал которого охватывает Центральную и Южную Европу и Северную Африку. Диплоидное число хромосом равно 44.

Кроме перечисленных в семейство входят роды: *Pentalagus* — 1 вид (Восточная Азия), *Pronolagus* — 4 вида (Африка), *Carpolagus* — 1 вид (Юго-Восточная Азия), *Romerolagus* — 1 вид (Центральная Америка) и *Nesolagus* — 1 вид (Юго-Восточная Азия, Суматра).

В пределах СССР распространены следующие виды: *Lepus timidus* L. (заяц-беляк), *L. europaeus* Pall, (заяц-русак), *L. tolai* Pall, (толай), *L. brachyurus* Temm. (маньчжурский заяц) и *Oryctolagus cuniculus* L. (кролик).

Аналогами евразийских зайцев в Неоарктике является американский беляк *L. americanus*, заселяющий зону хвойных лесов Канады и США. В ксерофитных степях и пустынях Северной Америки обитают зайцы, близкие к толяям, известные под названием *jackrabbit*. Наиболее обычные виды — чернохвостый заяц (*L. californicus*), белохвостый заяц (*L. townsendii*). На североамериканском континенте широко распространены несколько видов кроликов рода *Sylvilagus*, известных под названием коттонтейлей. Коттонтейли — обитатели смешанных лесов, кустарниковых зарослей и открытых ландшафтов типа прерий. Наибольшее хозяйственное, а также эпидемиологическое значение

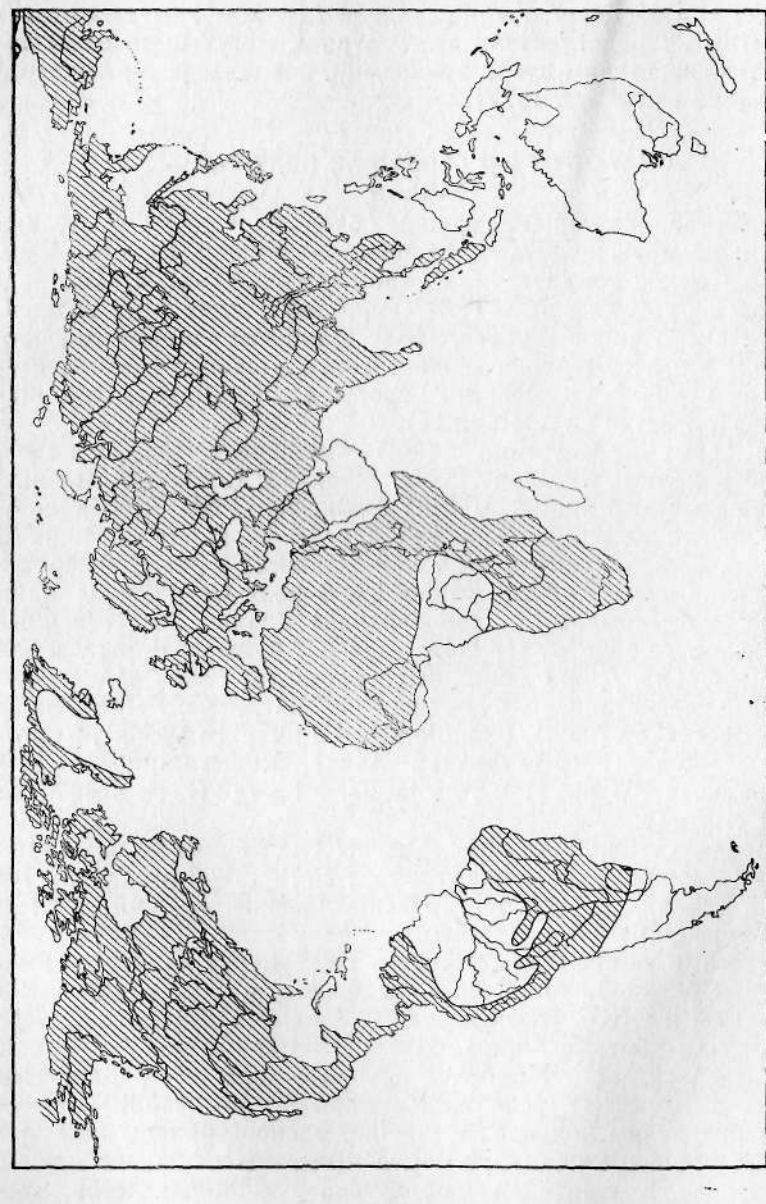


Рис. 6. Естественный ареал сем. *Leroiidae* [по Anderson, Jones, 1967, с уточнениями]

имеют восточный (*S. floridanus*), западный (*S. nuttalli*) и пустынный (*S. auduboni*) коттонтейли. Европейский кролик акклиматизирован во многих странах Европы (до южной Швеции), Азии, Южной и Северной Америке, Австралии и на океанических островах. В нашей стране кролик акклиматизирован на юго-западной Украине, между Днестром и Днепром, в Крыму.

Представители семейства распространены в различных ландшафтах: в открытой безлесной тундре, таежных и смешанных лесах, степях, полупустынях и горах. В нашей стране заяц-беляк — типичный обитатель лесной зоны и тундры. Предпочитает еловые леса, на востоке — лиственничные с хорошо развитым подлеском и травянистым покровом. Обычен на зарастающих вырубках, гарях, в ивняках по берегам рек, болот и в березовых колках лесостепных районов Западной Сибири и Северного Казахстана. Для русака наиболее благоприятны степные и лесостепные районы, где невысок снежный покров, к которому он менее приспособлен, чем беляк. В лесной зоне русак придерживается открытых участков, полей, лугов, лесных опушек. Вырубка лесов и расширение сельскохозяйственных угодий способствуют продвижению этого вида на север лесной зоны. Заяц толай заселяет пустыни и полупустыни Средней Азии, Казахстана, предгорные и горные районы (до 2500 м) Алтая, Киргизии, Таджикистана, степи Забайкалья. Наиболее высока численность толаев в долинах рек, в межбарханных понижениях, по берегам водоемов, в тамарисковых, саксаульных зарослях, на заливных лугах, орошаемых землях. Распространение маньчжурского зайца связано с маньчжурской древесной и кустарниковой флорой; предпочитаемые местообитания — увалы вдоль долин рек с густым подлеском, вырубки, гари, поймы речек [Юдаков, Николаев, 1974].

Приуроченность зайцев к лесным и кустарниковым станциям обусловлена наличием необходимых защитных условий и значительных запасов веточного корма. Кора, ветки ивы, осины, березы, лиственницы составляют основу питания беляка в зимнее время. В питании русака и толая и зимой большое место занимает травянистая растительность, в том числе озимые всходы, но при высоком снежном покрове русаки поедают кору и ветки молодых деревьев, принося этим существенный вред. В многоснежных районах как русаки, так и беляки кормятся у стогов и скирд, выедавая нижние пласты сена. В летнее время основу питания зайцев составляет разнотравье, различные злаки'.

При составлении очерка биологии зайцев — беляка и русака — использованы монографии Д. И. Асписова [1936], С. П. Наумова [1947], А. М. Колосова и Н. Н. Бакеева [1947], В. В. Груздева [1974], ссылки на которых мы в дальнейшем не приводим.

Подвижность зайцев невелика. Ночной ход русака (зимой) составляет 1,4—1,7 км [Львов, 1969]. Беляк за ночь передвигается на 480—2400 м и размер индивидуального участка колеблется в пределах 2—8 га, [Ивантер, 1969; Соломонов, 1973]. Сезонные перемещения зайцев, обусловленные сменой кормовых станций и изменением защитных условий, не превышают нескольких километров. Большинство повторно отловленных меченых зайцев оставались на месте поимки или уходили на 2—3 км. У отдельных особей отмечены передвижения на значительные расстояния: русаки в Польше и Чехословакии были добыты в 20 км от места мечения, а у беляка в Норвегии зарегистрировано передвижение на 58 км за один год [Иванов, Приклонский, 1968].

По типу размножения имеются значительные различия между зайцами и кроликами (*Oryctolagus* и *Sylvilagus*). Зайцы рожают опушенных, зрячих детенышей, способных к самостоятельному передвижению. Беременность продолжается у беляка 48—51 день, у русака — 38—44 дня; у американского беляка 36—40, а у чернохвостого зайца — 41—47 дней. Новорожденные беляки весят 81—140 г, русачата — 87—107, у американского беляка — 85—100 г. Зайчата рождаются в случайных убежищах — под кустами, поваленными деревьями, в логовах, вырытых в земле. Самка кормит зайчат 1—2 раза в день или реже, не различая своих и чужих. В возрасте 8—10 дней зайчата могут есть траву, но подкармливаются молоком более или менее регулярно до 20—30-дневного возраста.

У европейского кролика беременность продолжается 30—40 дней, у коттонтейла (*S. floridanus*) 26—32 дня. Детеныши рождаются голыми и слепыми, весят 30—45 г. Покрываются шерсткой через неделю, глаза открывают на 6—9-й день. Выходить из гнезда начинают на 12-й день. Лактация продолжается до месяца. Европейские кролики селятся небольшими колониями, роют неглубокие, отдельные для каждого выводка, норы. Коттонтейли используют норы других животных или же самка делает гнездо из травы и собственного пуха в небольшом углублении.

Климатические условия в разных частях ареала оказывают большое влияние на сезонность и интенсивность размножения. У беляка сезон размножения продолжается 2—4 месяца. Самка обычно приносит не более двух пометов за сезон, а в северных районах (Якутия, Таймыр) — только один выводок. Половой зрелости достигают лишь перезимовавшие особи. Ограниченность числа пометов компенсируется сравнительно большим числом зайчат в помете, особенно у северных популяций. За сезон самка приносит в среднем от 6,6 до 10,8 зайчат [Соломонов, 1973; Наумов, Шаталова, 1974].

У русаков период размножения продолжается 7—8 месяцев, в южных частях ареала возможно круглогодичное размножение (юг Украины, Болгария, Югославия), Нет четких границ начала и конца сезона размножения, но наиболее интенсивно оно проходит с февраля — марта по июль — август. За сезон размножения все самки приносят по три выводка, четыре помета бывает у 30% самок. Возможно участие в размножении самок в возрасте 7—8 месяцев. В среднем за сезон зайчиха приносит 9,5—12 зайчат.

У толая сезонность размножения выражена более четко, чем у русака. Гон начинается в марте — апреле, заканчивается размножение в июле — августе. У большинства самок бывает два выводка, третий помет приносит около 10% самок. В среднем самка приносит за год десять зайчат.

Европейские кролики при благоприятных климатических условиях размножаются круглогодично. На Украине самки приносят за год 18,3 детеныша, в Англии — от 10,3 до 29,5. В Центральной Европе—15—20, а в Австралии — от 16 до 45 крольчат у одной самки в течение года.

Численность зайцев испытывает значительные циклические изменения. Амплитуда колебаний численности особенно велика у зайца-беляка, изменяясь в 4—6-кратных пределах в таежной части европейского севера и в 3—4 раза в лесостепной зоне. В Якутии численность беляка изменяется в 200—300 раз, а в отдельных районах в 800—2500 раз. Продолжительность цикла (от одного пика до другого) в разных частях ареала составляет от 5—7 лет в центральных областях Европейской части СССР до 8—12 лет — на европейском севере, в Западной Сибири и Якутии.

Колебания численности русака выражены не так резко. В южных частях ареала промежутки между годами высокой численности короче — обычно менее пяти лет, что связано с большой, интенсивностью размножения в благоприятных климатических условиях.

Естественная смертность зайцев чрезвычайно высока, в течение года погибает 60—70% популяции. Темп прироста популяции зайцев определяется в основном выживанием молодняка в первые месяцы жизни. В противоположность показателям интенсивности размножения, которые, особенно у беляка, довольно постоянны, смертность зайчат колеблется от 35 до 75 и даже 90% [Ивантер, 1969; Buhner, 1975].

Соответственно географическому распространению и стациональной приуроченности на зайцах встречаются различные виды иксодовых клещей. На беляках паразитируют лесные виды — *I. ricinus*, *I. persulcatus*, а в лесостепной части Западной Сибири также и луговой клещ — *D. pictus*. На Дальнем Востоке на

беляках найдены *Haemaphysalis japonica*, *H. concinna*, *D. silvarum*. Зверьки прокармливают очень большое число клещей. Индексы обилия *I. persulcatus* в Татарии равнялись в апреле 32,6 (максимально—130 клещей на зайце), в июне — июле — 8,6. В Красноярском крае индекс обилия клещей составлял 25,8 [Никифоров, 1968]. В южной лесостепи Западной Сибири индекс обилия клещей, преимущественно *D. pictus* и, в меньшей степени, *I. persulcatus*, составлял 52 при максимуме 83 клеща на зайце [Дядечко, Метелица, 1970].

На русаках паразитирует большое число видов клещей, особенно в южных частях ареала. Известны находки следующих видов: *D. pictus*, *D. marginatus*, *I. ricinus*, *Rh. rossicus*, *Rh. pumilio*, *Rh. sanguineus*, *H. otophila*, *H. punctata*, *Hyalomma plumbeum plumbeum*, *H. detritum*. На русаках обычно встречается одновременно несколько видов клещей в разных фазах развития. На каждом зайце находят по несколько десятков клещей, а максимальные цифры достигают нескольких сот. Так, в степях Северного Кавказа на русаках обнаруживали до 448—533 клещей *D. marginatus*, *Rh. rossicus*, *H. otophila*. Индексы обилия *H. plumbeum plumbeum* в дельте Волги колебались в разные годы от 115" до 507,9 [Колосов, Бакеев, 1947; Деревянченко, Желдакова, 1958].

На зайцах-толяях паразитируют *Rh. pumilio*, *Rh. rossicus*, *Rh. turanicus*, *H. asiaticum*, *H. detritum*, *H. anatolicum*, *H. sulcata*, *D. daghestanicus*. Индекс обилия клещей *Rh. pumilio* на толяях в долине реки Чу в апреле — июне равнялся ПО, а в тугаях реки Или в апреле — мае — 73, в июле — 24 и сентябре — октябре 43—47 [Калачева и др., 1958; Айкимбаев и др., 1971]. В Узбекистане индекс обилия клещей на зайцах-толяях равнялся 53,9, преобладали личинки, составившие 76,7% от 4029 клещей, снятых с 74 зайцев, [Узаков, 1972]. Нимфы составляли 14,8, а имаго — 8,5%.

На маньчжурском зайце найдены: *H. japonica*, *H. neumanni*, *H. concinna*, *D. silvarum*, *I. persulcatus*, *I. angustus*. На одном зайце находили 1127 клещей, преимущественно нимф *H. japonica*, *H. concinna*, *I. persulcatus*. Индексы обилия колебались от 23 до 56. В зимнее время на зайцах обнаруживали *H. japonica*, при этом встречались зайцы, на которых было 97—289 клещей [Беликова, 1956; Беляев, Солдатов, 1969].

В Северной Америке на зайцах и коттонтейлах паразитируют клещи: *Haemaphysalis leporis-palustris*, *Dermacentor parumaper-tus*, *D. andersoni*, *D. variabilis*, *D. occidentalis*, *Ixodes pacificus*, *Otobius lagophilus* и др. На американском беляке в штате Миннесота клещи *H. leporis-palustris* встречаются с апреля по ноябрь. Максимальное заклещевание приходится на май — октябрь, когда индексы обилия достигают 2000—4777 клещей всех

фаз развития [Олсуфьев, Дунаева, 1970]. На чернохвостом зайце клещей *D. rangaparertus* находили круглогодично (штат Юта). Максимум клещей наблюдали в мае (личинки), апреле — июне (нимфы) и в июне — июле (имаго). Наблюдалось одновременное паразитирование всех фаз развития.

Из других групп членистоногих переносчиков на зайцах находили блох — *Pulex irritans*, *Cediopsylla simplex*, *Hoplopsylla affinis* и вшей *Hoplopleura acanthopus* и *H. lyriocephalus*. На кроликах и коттонтейлах обильны вши *H. ventricosus* и блохи *Spilopsyllus cuniculus*.

Зайцы доступны для нападения кровососущих двукрылых — комаров, слепней, мокрецов, питающихся на мало опушенных длинных заячьих ушах. Это обеспечивает возможность трансмиссивной передачи от больных зайцев возбудителей различных бактериальных (туляремии) и вирусных (вирус Западного Нила, вирус Тягиня и др.) инфекций, а также специфических для зайцев микрофилярий.

У зайцев обнаружена значительная зараженность многими видами гельминтов, относящихся к классам Trematoda (3 вида), Nematoda (25 видов) и Cestoda (11 видов) [Контримавичус, 1959]. Из трематод наибольшее распространение имеет ланцетовидный сосальщик (*Dicrocoelium lanceatum*), встреченный у 2—37% зайцев-беляков и у 42% русаков [Асписов, 1935; Наумов, 1947; Янчев, 1973]. Легочные нематоды (*Protostrongylus kamenski* и *P. terminalis*) встречены у 21—100% беляков. [Наумов, 1947; Ивантер, 1969]. В Чехословакии обнаружены у 26—32% зайцев, найденных в природе мертвыми и [Kostron, Hromas, 1970]. Распространение легочных гельминтов связано с влажными участками, необходимыми для обитания сухопутных моллюсков — промежуточных хозяев паразитов. Кишечные нематоды — *Trichostrongylus retortaeformis*, *T. columbriformis*, *Passalurus ambiguus* обнаруживали у 17—95% добытых беляков и у 14—76% русаков.

Из ленточных глистов у зайцев встречается половозрелая стадия *Mosgovoja (Cittotaenia) pectinata* и личиночные формы — цистицерки *Multiceps serialis*, *M. macrocystis* и др. Цистицеркоз имеет наибольшее распространение в южных районах, что связано с обилием здесь лисиц и пастушеских собак — дефинитивных хозяев паразита. У толаев обнаружена невысокая зараженность специфическими видами гельминтов [Контримавичус, 1959]. Зараженность диких кроликов гельминтами очень высока — более 90%. Преобладают *S. pectinata*, *S. denticulata*, *Grahiidium strigosum*.

Высокая зараженность легочными гельминтами сохраняется в течение нескольких лет максимальной численности зайцев, не вызывая заметного истощения особей или их гибели. Легочные

нематоды, вызывая значительные повреждения легочной ткани, способствуют развитию вторичных бактериальных инфекций — пастереллеза и псевдотуберкулеза. Вайденомюллер [Weidenmuller, 1971 J, на основании 20-летних исследований погибших в природе зайцев, указывает, что бактериальные инфекции составляли 36% причин гибели, а гельминтозы — 42,4%. Клингер [Klinger, 1970] отмечает, что наибольшее значение как причина гибели зайцев-русаков в Швейцарии имело сочетание паразитарных (гельминтозов и кокцидоза) и инфекционных заболеваний, выявленное у 55,8% павших в природе зайцев. Только паразитарные инвазии были отмечены у 12,9% и только инфекции — у 16,1% обследованных за 6 лет 147 трупов зайцев.

Токсоплазмоз (возбудитель *Toxoplasma gondii*) у зайцев выявлен в Дании, Швеции, Финляндии, ФРГ, Чехословакии, Болгарии, Швейцарии, Италии, Японии, СССР. По данным серологического обследования, зараженность русаков токсоплазмозом в разных странах колебалась от 9 до 31% [Токсоплазмоз животных, 1965], а толаев от 13,5 до 41,2% [Постричева и др., 1970]. Токсоплазмоз как причина гибели зайцев в природных условиях выявлен в ряде стран, составляя в среднем около 10% от общей смертности. Гибель от токсоплазмоза имеет выраженную сезонность. В Дании [Christiansen, Siim, 1951] частота обнаружения токсоплазмоза была минимальной в мае — августе, когда инвазия была установлена всего у 14 из 570 больных и павших зайцев (2,6%). В сентябре — декабре токсоплазмоз был причиной гибели 5,7—10% у 970 исследованных зайцев. Наивысшая смертность от токсоплазмоза отмечена в январе — феврале: у 16,9 и 15,7% из 630 исследованных зайцев. В марте — апреле токсоплазмоз установлен у 13,0—10,8% павших зайцев. Такая же сезонность гибели от токсоплазмоза отмечена у русака в Швеции [Vorg, 1960].

Впервые бруцеллез (возбудитель *Brucella suis*) был установлен бактериологически у русака в Силезии в 1941 г., но еще в 1874 г. был описан в Швейцарии по патологическим изменениям под названием «сифилис зайцев». Бруцеллез у зайцев-русаков выявлен в Швейцарии, Франции, Дании, Чехословакии, ФРГ, Румынии, Польше, Австрии, Венгрии. В СССР заражение бруцеллезом установлено у русака и толая [Ременцова и др., 1969]. В США бруцеллез обнаружен у *L. californicus* [Davis e. a., 1970].

Зайцы заражаются бруцеллезом элементарно и, возможно, половым путем. Заболевание протекает доброкачественно, вызывая появление специфических антител в крови и бактерионосительство, продолжающееся 40—60—80 дней [Губина, Исаков, 1957; Нау, 1960; Losinski e. a., 1972]. У зайцев развиваются поражения внутренних органов и особенно часто — генита-

лий. Так, из 342 бруцеллезных зайцев, выбракованных после убоя, воспалительные процессы яичников, матки и молочных желез были отмечены у 75% самок, а орхиты наблюдались у 84% самцов. Некротические поражения, спайки и нагноения были в селезенке у 66% самок и 60% самцов и отмечены также и в других органах—легких, сердце, печени [Tropilo 1967]. Поражения половых органов у зайцев, больных бруцеллезом, отмечали также и другие авторы. При обследовании русаков, добытых живыми, бруцеллез выявлен у 1,1%, а среди павших — у 4,4% ([Tropilo et Mol., 1965]. При осмотре 96 642 тушек зайцев в 1968—1971 гг. выбраковали 205 (0,18%) [Losinski e. a., 1972]. У 86,3% выбракованных зайцев бруцеллез был установлен серологическими исследованиями и у 64,2% выделены бруцеллы типа *suis*.

В ряде европейских стран, импортирующих живых зайцев-русаков, систематически проводится серологическое обследование их на бруцеллез. Экстенсивность поражения бруцеллезом колеблется от долей процента до 16—28%. В СССР положительные серологические реакции отмечали у 2,4—15,4% зайцев-русаков на Украине и в Литве и у 2,7—18,6% толаев в Казахстане ([Ременцова и др., 1969; Постричева и др., 1970; Бараускас и др., 1971]. Бруцеллез, не вызывая значительной гибели зайцев, может оказывать существенное влияние на размножение, вызывая эмбриональную смертность, патологические роды, рождение слабого, молодняка.

В СССР и других странах Европейско-Азиатского континента зараженность туляремией установлена у беляка, русака и толая, а в Японии — у маньчжурского зайца. В Северной Америке туляремия известна у американского беляка, чернохвостого и белохвостого зайцев и коттонтейлей — восточного и пустынного. Зайцы Старого Света высокочувствительны к туляремии, вызываемой циркулирующими здесь штаммами возбудителя (*Francisella tularensis holarctica* и *F. tularensis mediaasiatica*).

В Северной Америке распространены две расы туляремийного микроба — *F. tularensis nearctica* и *F. tularensis holarctica*, имеющие различную вирулентность для некоторых видов семейства заячьих. Коттонтейли, так же как и европейские кролики, малочувствительны к заражению голарктическими штаммами, но высокочувствительны к неоарктическим штаммам. Американский беляк малочувствителен к туляремии, вызванной голарктическими штаммами, но неоарктические штаммы вызывают их гибель. Калифорнийский и чернохвостый зайцы высокочувствительны к туляремии, вызванной неоарктическими штаммами [Олсуфьев, Дунаева, 1970].

У высокочувствительных видов зайцев и кроликов туляремия протекает как острое септическое заболевание, заканчивающе-

еся гибелью на 7—10-е сутки, реже в более поздние сроки. Типична интенсивная септицемия и бактериемия, обеспечивающая дальнейшую передачу возбудителя трансмиссивным и другими путями. Многочисленные экспериментальные данные не подтверждают возможности доброкачественного течения туляремии у зайцев, высказанного на основании обнаружения антител при исследовании заячьих сывороток на юге Украины [Дробинский, 1951]. Антитела закономерно обнаруживаются у зайцев, погибающих позднее 10—12 суток после заражения малыми дозами возбудителя или при смешанной инфекции [Дунаева, 1970].

Массовые серологические исследования показывают, что реакция с туляремийным диагностикумом наблюдается у зайцев очень редко. Так, в Польше отрицательные результаты были получены при исследовании 1185 зайцев, добытых в местности, где в это время наблюдалось заражение людей туляремией от зайцев [Zembrzusi, 1954; Tropilo, Mol, 1975]. Творек, Серокова [Tvorec, Serokova, 1956] нашли антитела к микробу туляремии у 5 зайцев из 733 исследованных (0,68%). У 51 зайца (6,9%) обнаружены антитела к бруцеллезу и у 10 зайцев (1,3%) были антитела к обоим возбудителям. Борг и соавторы [Borg e. a., 1969] сообщают об отсутствии антител к микробу туляремии у 97 зайцев-беляков в Швеции и 40 зайцев, исследованных в Финляндии. Не были обнаружены антитела в сыворотках 35 зайцев-толаев в Казахстане [Постричева и др., 1970]. В Северной Америке в штате Юта были исследованы сыворотки 5168 чернотелых зайцев. Антитела к микробу туляремии обнаружены у 4 особей (0,07%) в разведении сыворотки 1 : 20 — 1 : 40 [Thorpe et al., 1965]. В противоположность этим единичным находкам у американского беляка, малочувствительного к туляремии, вызванной голарктическими штаммами, специфические антитела найдены у 153 из 389 (39,3%) исследованных особей в штате Миннесота [Олсуфьев, Дунаева, 1970] и у 4 из 29 зайцев в Онтарио [Mc Lulich, 1937]. Титры реакции достигали 1 : 1280 — 5120.

В природных условиях зайцы заражаются туляремией через кровососущих членистоногих — иксодовых клещей и комаров. В зимнее время заражение осуществляется алиментарным путем — при кормежке у стогов, в которых протекают эпизоотии среди мелких грызунов.

Интенсивность распространения туляремии в популяциях зайцев можно охарактеризовать следующими данными. В Казахстане в 1959 1961 и 1964 1965 гг. выявлена зараженность 7 толаев из 1067 исследованных — 0,67% [Айкимбаев и др., 1971]. И Западном Казахстане (Уральская область) на протяжении 1962 1964 гг., с сентября по март, ежегодно исследова-

ли около 200 зайцев-русаков и лишь однажды, в январе 1962 г., обнаружили зараженного туляремией (Кондрашкин, личное сообщение). В Закарпатье культура туляремии была выделена от русака в декабре 1966 г., на протяжении 1968—1974 гг. исследование 1633 зайцев не выявило среди них зараженных туляремией (Н. Н. Сакаль, личное сообщение). В Северной Америке (штат Юта) в 1951—1964 гг. было исследовано 5168 калифорнийских зайцев и установлена зараженность 0,34%. В отдельные годы зараженность колебалась от 0,17 до 1,9%. Из 208 исследованных там же коттонтейлей туляремия обнаружена у двух [Thorpe e. a., 1965].

При определенных условиях зараженность зайцев может достигать высоких показателей. Так, на о-ве Бирючем (Херсонская область) при чрезвычайно высокой плотности зайцев-русаков и обилии иксодовых клещей зараженность туляремией выявлена у 7,6% из 223 исследованных зайцев [Бессалов, 1968]. Интенсивные эпизоотии среди зайцев наблюдали в тугайном; очаге реки Чу, где туляремия установлена у 12,2% из 57 исследованных толаев [Айкимбаев и др., 1971]. В этом же очаге весной 1941 г. было найдено 7 трупов толаев, павших от туляремии [Калачева и др., 1958]. Наиболее интенсивно эпизоотии среди зайцев протекают в период пика активности иксодовых клещей.

Эту зависимость наглядно демонстрируют материалы серологического исследования американских беляков, проведенные в штате Миннесота [Green et Schillinger, цит. по Олсуфьеву и Дунаевой, 1970]. После начала паразитирования во второй половине апреля клещей *H. leporis-palustris* число зайцев, имевших антитела к микробу туляремии, повысилось от 12,5% (в апреле) до 45—46% в мае — июле. При этом титры реакции достигали 1:400—1:1280. В августе — октябре процент серопозитивных особей колебался от 27,5 до 34,3. В зимние месяцы было отмечено всего 8,9% зайцев с антителами к микробу туляремии, а снижение титров реакции (в среднем до 1 : 20—40) свидетельствовало об отдаленности времени заражения.

В странах Европы наблюдается совпадение повышения частоты обнаружения туляремии у зайцев с интенсивными эпизоотиями у полевых грызунов [Олсуфьев, Дунаева, 1960, 1970]. Наиболее интересные данные получены в Югославии, где с 1952 по 1968 г. проводилось массовое обследование зайцев [Karlovic, Alegaj, 1973]. Зараженные туляремией зайцы впервые в Югославии обнаружены в 1952 г. и затем регистрировались до 1954 г. На протяжении последующих 10 лет (1955—1964 гг.) туляремия обнаружена лишь у одного зайца из 80 000 обследованных. В январе 1965 г. той же методикой было выявлено 2 больных зайца. В 1967 г. из 157 исследованных бактериологически зайцев у 28 установлена туляремия, и в последующие годы так-

же встречались больные особи. Зимой 1964—1965 гг. во многих районах Югославии была высокая численность грызунов и среди них были эпизоотии туляремии.

Для зайцев-беляков зависимость развития эпизоотии туляремии от эпизоотии среди полевков описана в Швеции, где в июле — сентябре 1967 г. наблюдалась массовая гибель зайцев, которой предшествовала разлитая зимняя эпизоотия на полевках [Borg e. a., 1969]. За исключением этих данных туляремию редко диагностировали при исследовании павших зайцев (табл. 6).

Псевдотуберкулез (возбудитель — *Yersinia pseudotuberculosis*) обнаружен у зайцев (беляков и русаков) в Финляндии, Швеции, Норвегии, Дании, Англии, Венгрии, Чехословакии, Румынии, ФРГ, Швейцарии, Франции, Польше, Югославии [Davis e. a., 1970].

В СССР известны единичные находки псевдотуберкулеза у русаков в Закарпатье [Сакаль, Москалец, 1973] и у беляка в Западной Сибири и Новгородской области [Покровская, 1973]. На американском континенте псевдотуберкулез обнаружен у *L. americanus*, *L. californicus* и *S. floridanus* [Hubert, 1972].

Заболевание у зайцев может протекать в острой, подострой и хронической формах, что зависит от дозы заражения, степени вирулентности возбудителя, найденного в природе у зайцев в пяти различных серотипах, и от физиологического состояния животных. При острой инфекции гибель зайцев наступает в короткие сроки с воспалительными явлениями в кишечнике. Хроническое заболевание может продолжаться несколько недель и заканчиваться гибелью или выздоровлением. Больные зайцы выделяют с мочой и экскрементами палочки псевдотуберкулеза на почву и растительность, что определяет возможность алиментарного заражения здоровых особей.

Отмечено четко выраженное повышение смертности зайцев в природе в ноябре — мае и уменьшение частоты находок псевдотуберкулеза у зайцев, найденных мертвыми, в теплое время года. В Швеции на ноябрь — май приходится 90% зайцев, погибших от псевдотуберкулеза. Инфекция была установлена в это время у 6—11 из 1373 павших зайцев, а в июне — сентябре — у 1—3% из 866 исследованных [Borg, 1967]. В Швейцарии в отдельные годы доля псевдотуберкулеза при исследовании павших зайцев колебалась от 2,1 до 36,9%, в среднем за 10 лет — 22,6%. Из 65 случаев псевдотуберкулеза зайцев, обнаруженных в 1955—1956 гг., 54,6% приходится на январь — март. На второй квартал падает 28%, в третьем квартале всего 3,7% и октябре — декабре — 19,6% случаев [Bouvier, 1967, 1970].

Из других бактериальных инфекций наибольшее патогенное значение для зайцев имеет пастереллез (*Pasteurella multocida*), широко распространенный среди диких и сельскохозяйственных

Таблица 6. Обнаружение у больших и павших зайцев некоторых заболеваний (в %)

Территория	Год исследования	Вид	Число исследованных	Бактериальные заболевания						Протоzoйные заболевания		Автор	
				псевдо-туберкулез	пастереллез	туляремия	бруцеллез	листериоз	стафилококкоз	кокцидоз	токсоплазмоз		
Финляндия	1967	Беляк	258	0,7	1,1	8,5	—	0,38	—	1,1	3,8	Anderson [1967]	
		Русак	91	—	5,4	—	—	1,4	—	12,0	7,6	Borg [1960; 1967]; Nilsson, Borg [1960; 1967]; Nilsson, Karlson [1959]; Borg e. a. [1969]	
Швеция	1948—1966	Беляк	2133	3,9	—	—	—	0,38	—	—	7,9	Borg [1960; 1967]; Nilsson, Borg [1960; 1967]; Nilsson, Karlson [1959]; Borg e. a. [1969]	
		Русак	1735	7,9	—	—	—	—	—	—	12,2	Borg [1960; 1967]; Nilsson, Borg [1960; 1967]; Nilsson, Karlson [1959]; Borg e. a. [1969]	
Дания	1967	Беляк	211	—	—	63,5	—	—	—	—	—	Karlson [1959]; Borg e. a. [1969]	
Дания	1935—1950	Русак	2812	32,3	—	—	—	—	13,0	8,0	9,4—28	Christiansen, 1962; Christiansen, Sittm [1951]	
Франция	—	Русак	1004	26,6	—	—	—	—	—	—	—	Christiansen, 1962; Christiansen, Sittm [1951]	
Швейцария	1949—1969	Русак	1435	19,2	5,1	—	—	—	—	1,8—5,6	25—32	7,6	Bouvier e. a., [1957]; Bouvier [1967, 1970]
		Русак	2591	2,5—21,3	—	0,13	0,3	—	—	—	32,6	0,05—13,1	—
Чехословакия	1954—1962	Русак	2591	2,5—21,3	—	0,13	0,3	—	—	—	—	—	Weldenmuller [1971]
ФРГ	1950—1970	Русак	1307	17,7	8,4	—	1,7	0,2	—	—	—	—	Hay [1960]
Польша	1953—1955	Русак	827	—	—	—	6,5	—	—	—	—	—	—
Венгрия	1953—1956	Русак	250	20,0	10,0	—	6,8	—	—	15,0	15,0	5,0	Szederjety e. a. [1959]

животных. Инфекция может протекать в латентной форме, обостряясь при неблагоприятных воздействиях. Вайденмюллер [Weidenmuller, 1971] считает, что пастереллез у большинства погибших зайцев развивается как вторичная пневмония у особей, зараженных легочными глистами.

Листериоз (*Listeria monocytogenes*) обнаружен у зайцев в Швеции, Норвегии, Финляндии, Дании, Франции, Швейцарии, Италии, Польше, Болгарии [Seeliger, 1968]. В СССР найден у беляка в Западной Сибири [Метелица, Дядечко, 1975], у русака в Калининградской области [Херувимова, Ячменев, 1967], Азербайджане [Ханкишев, 1959] и толая в Казахстане [Гребешок и др., 1972]. В Северной Америке известен у американского беляка и чернохвостого зайца [Davis e. a., 1970]. Большинство авторов сообщают об единичных находках зайцев, погибших от листериоза. Действительное распространение листериоза в популяциях зайцев вероятно больше, чем это известно по бактериологическим исследованиям, представляющим определенные трудности. Зайцы малочувствительны к листериозу. Подкожное введение дозы в 100 млн. микробных клеток не вызывало у беляков гибели. Инфекция протекала в латентной форме. Установлено выделение листерий с мочой [Дунаева, 1970]. Мюррей [Murray, 1962] сообщает, что из 52 американских беляков, отловленных в северном Онтарио, у 26 были антитела к листериозному антигену в титрах 1 : 800 и выше.

Известны заражения зайцев некоторыми риккетсиозами. Серологическими исследованиями были выявлены единичные особи русаков и толаев, имеющие антитела к возбудителю лихорадки Ку — *Rickettsia burneti* ([Постричева и др., 1970; Rascia e. a., 1956]. В Южной Англии носителем риккетсий Бернета установлено у 8% зайцев-русаков [Mc Diarmid, 1965]. В США Ку-риккетсиоз обнаружен у 3,8% на 444 исследованных чернохвостых зайцев в штате Юта и у 3% из 31 коттонтейла [Vest e. a., 1965]. Зараженность зайцев связана с местами, где этот риккетсиоз распространен среди сельскохозяйственных животных. Передача возбудителя осуществляется через иксодовых клещей и алиментарно.

Известно заражение зайцев возбудителем клещевого риккетсиоза Северной Азии, имеющего широкий круг хозяев среди диких млекопитающих и передающегося через иксодовых клещей.

В Северной Америке зайцы вовлекаются в циркуляцию возбудителя пятнистой лихорадки Скалистых Гор. Положительные реакции связывания комплемента обнаружены у 13,4% чернохвостых зайцев в Неваде, 6,9% в Калифорнии, 26,3% в штате Юта и у 4,8% в штате Канзас [Pagan e. a., 1961]. В штате Монтана положительные реакции связывания комплемента выявля-

ны у 55,5% взрослых американских беляков и у 21,9% молодых особей [Burgdorfer e. a., 1962]. Там же положительные реакции обнаружены у 9% коттонтейлей. Зайцы как прокормители многих видов иксодовых клещей могут иметь существенное значение в поддержании энзоотичности этих риккетсиозов.

Природный очаг Ку-риккетсиоза, поддерживаемый дикими кроликами, выявлен в северо-западной Африке. При исследовании 225 кроликов от 15 выделены *R. burneti* и у 31 кролика из 125 (24,8%) заболевание установлено серологическими исследованиями. На кроликах обнаружена масса клещей *Hyalomma excavatum* и *Rhipicephalus sanguineus*, также инфицированных риккетсиями [Blanc, Bruneau, 1956].

В Евразии обнаружено главным образом серологическими исследованиями заражение зайцев некоторыми вирусами, патогенными для человека. Исследования эти, за редкими исключениями, не были значительными по объему, и роль зайцев в поддержании очагов этих заболеваний не выяснена с достаточной полнотой. Известны единичные находки зайцев-беляков и толаев, имеющих антитела к вирусу клещевого энцефалита. У зайцев-русаков в лесостепном ландшафте Краснодарского края вируса нейтрализующие антитела обнаружены у 6 особей из 58 исследованных [Алексеев-Малахов и др., 1975].

У русаков в дельте Волги вируснейтрализующие антитела к крымской геморрагической лихорадке в летний период выявлены у 40% особей, а зимой у 11%. В Ростовской области у 4 из 31 исследованного русака выявлена положительная реакция связывания комплемента и у 2 из 125 зайцев была положительная реакция преципитации в агаре [Кучин и др., 1972]. В эксперименте установлена виремия у зайцев-русаков и передача вируса клещам *H. plumbeum* [Згурская и др., 1975].

Доступность зайцев для летающих насекомых определяет их вовлечение в циркуляцию вирусов, передающихся комарами. В Центральной Европе (ЧССР, Австрия, Венгрия) вируснейтрализующие антитела к вирусу Тягина выявлены у 36,1% из 451 исследованного зайца-русака [Bardos, 1975]. Молодые зайцы при экспериментальном заражении имели виремию, достаточную для инфицирования комаров на протяжении 3—5 суток. У домашних кроликов антитела обнаружены в 9% от 181 исследованного. Виремия у крольчат продолжалась при экспериментальном заражении 3—4 дня, но у взрослых особей в крови обнаружены лишь следы вируса. Вирус выделен в природе от комаров *A. vexans*, *A. cautans* [Danielova e. a., 1966].

В дельте Волги из крови зайца-русака был выделен вирус Западного Нила и у 18,3% из 120 исследованных зайцев обнаружены вируснейтрализующие антитела. Переносчиками вируса являются комары *Culex modestus*.

В Северной Америке вирус калифорнийского энцефалита выделен от американского беляка [Burgdorfer e. a., 1962], в западной Монтане. В этом штате вируснейтрализующие антитела найдены у 5,5% зайцев из 94 исследованных, но в Северной Мичигане, Британской Колумбии и Онтарио [Канада] положительные реакции обнаружены у 69% из 71 исследованных зайцев [Newhouse e. a., 1963]. Вирус передают комары *A. vexans* и *A. canadensis*.

Кроме рассмотренных, у зайцев и коттонтейлей обнаружено, главным образом по серологическим исследованиям, заражение вирусами западного энцефалита лошадей, повассан, сильвервоттер, зайца-беляка, тривиттатус, колорадской клещевой лихорадки и некоторыми другими [Чунихин, 1973]. Эпизоотологическое значение этих вирусов не изучено.

Миксоматоз (*Poxovirus muхомatosis*)—вирусное заболевание, распространенное в Южной, Центральной Америке и в Калифорнии среди коттонтейлей. Вызывает развитие фибром и плоских, мягких кожных опухолей, рассасывающихся через несколько недель. Взрослые коттонтейли мало чувствительны к миксоматозу, но у молодых особей заболевание протекает более длительно и возможна гибель.

Европейские кролики высокочувствительны к вирусу миксоматоза. Болезнь у них протекает в генерализованной форме. Вирус обнаруживают в паренхиматозных органах, крови, экскретах, слизистых отеках, появляющихся вокруг глаз, ушей, в аногенитальной области. Заболевание заканчивается гибелью на 7—12-й день или позже в зависимости от вирулентности штаммов.

Вирус миксоматоза был использован для борьбы с кроликами в Австралии в 1936—1938 гг., но без успеха. В начале 50-х годов вирус был применен для истребления кроликов в Австралии, Чили, Аргентине, на Гебридских островах и в Южной Англии, где были выпущены сотни зараженных особей. Тогда же инфекция случайно была завезена во Францию и другие страны Европы. С 1953 по 1959 г. эпизоотия распространилась в Англии, Шотландии, Ирландии, Франции, Бельгии, Нидерландах, Австрии, Швейцарии, Польше, Чехословакии, ФРГ, ГДР, Швеции и северной Африке [Davis e. a., 1970].

Передача вируса в Австралии осуществляется комарами (*Anopheles annulipes*, *Culex pipiens*). В Европе вирус передают комары *A. maculipennis* и блохи *S. cuniculae* [Mead-Briggs, Vaugham, 1975]. Возможно заражение кроликов при непосредственном контакте, респираторным и менее успешно алиментарным путем. Отмечено снижение вирулентности вируса, вызывающее уменьшение смертности кроликов и удлинение продолжительности заболевания.

Внедрение вируса миксоматоза в популяции диких и домашних кроликов вызвало катастрофическое снижение численности во многих странах. До 1953 г. кролики были распространены в 94% агрокультурных участков Англии и Уэльса, при этом в 47% численность их была высокой. В 1969 г. кролики имелись в 60% участков, но только в 2% наблюдалась высокая численность [Ross, 1972]. В Чехословакии миксоматоз распространен на всей территории. Количество заболевших кроликов в 1969—1971 гг. колебалось от 2066 до 9120. Число новых хозяйств, в которых обнаруживалось заболевание, составляло в 1969 г. 322, в 1970 г.—1592 и в 1970 г.—527. Более 80% заболеваний приходится на август—сентябрь, в июле и октябре зарегистрировано 7,9 и 8,6% заражений. В остальные месяцы наблюдались лишь единичные заболевания [Dvofac, 1973].

Зайцы (р. *Lepus*) малочувствительны к миксоматозу при экспериментальном заражении [Davis e. a., 1970]. В природных условиях единичные зайцы, больные миксоматозом, были обнаружены в Англии, Ирландии, Франции.

Хозяйственное и эпидемиологическое значение зайцев велико. Зайцы служат объектом промысловой и любительской охоты. На Украине в некоторые годы (1934—1935, 1946—1947) заготовки превышали 2 млн. экз. [Груздев, 1974]. В Якутии в годы высокой численности зайца-беляка некоторые охотники добывали до 2000 зайцев за сезон. В США наибольшее значение имеет промысловая и любительская охота на коттонтейлей.

Из всех заболеваний, встречающихся у зайцев, эпидемиологическое значение имеет только туляремия. Заражение людей происходит при снятии шкурки, разделке тушки и алиментарным путем, при употреблении в пищу плохо проваренного мяса. Легкость заражения обусловлена интенсивным обсеменением всех органов и крови высокочувствительных видов зайцев туляремийными бактериями и высокой восприимчивостью людей к туляремии. Характерны семейные и групповые заражения. Известны случаи, когда от одного зайца заражалось более 10 человек: например, 12 детей, поймавших больного зайца, и 4 их матери [Зыкина, Кирьянов, 1962]. В Польше описано заражение 42 человек из 59, питавшихся в столовой, где был приготовлен убитый заяц, большой туляремией [Zembrzuski, 1954].

Заражения от зайцев регистрируются в течение всего года, возрастающая в охотничье-промысловый сезон, а также в весенние месяцы, когда происходит инфицирование зайцев от иксодовых клещей. Ю. А. Мясников и М. И. Царева [1959], анализируя 149 случаев заражения людей туляремией от русаков с 1946 по 1955 г., отмечают два выраженных подъема заболеваемости: в декабре—феврале—40%, в апреле—мае—38,6% зарегистрированных случаев.

Заражения от зайцев в Евразии не носят массового характера, хотя и дают в некоторых западноевропейских странах подавляющую часть людских заболеваний туляремией.

В США нет резких колебаний заболеваемости людей туляремией по годам. Основным источником заражения здесь являются коттонтейли. Подъем заболеваемости имеет резко выраженный сезонный характер, приуроченный к охотничьему сезону. Так, из 3676 случаев туляремии, зарегистрированных в восьми североцентральных штатах за 1934—1939 гг., 89,7% приходилось на ноябрь—февраль [Morgan, 1941].

СЕМЕЙСТВО LAGOMYIDAE LILLJEBORG, 1866 — ПИЩУХИ

Семейство объединяет однотипных по строению зверьков (небольших коротконогих зайчиков с круглыми ушами) мелкого и среднего размера (вес взрослых от 125 до 400 г), распространенных на большей части Азии, в Юго-Восточной Европе и западной части Северной Америки (рис. 7). Семейство включает всего один рецентный род, насчитывающий 14—20 видов.

Род *Ochotona* Link, 1795 — пищухи

В настоящее время можно считать обоснованным выделение следующих видов (для встречающихся на территории СССР приведены русские названия): *O. roylei* Ogil., *O. macrotis* Gtint. — большеухая ($2n=62$), *O. rutila* Sev.—красная ($2n=62$), *O. daurica* Pall.—даурская ($2n=60$), *O. koslovi* Buch., *O. rufescens* Gray.—рыжеватая ($2n=60$), *O. ladacensis* Glint.» *O. pricei* Thos.—монгольская ($2n=38$), *O. alpina* Pall.—алтайская ($2n=42$), *O. hyperborea* Pall.—северная ($2n=40$), *O. tibetana* M. Edw., *O. pusilla* Pall.—малая ($2n=68$), *O. collaris* Nels. ($2n=68$), *O. princeps* Rich. ($2n=6S$).

Систематическое положение ряда форм пищух из Центральной Азии (*O. curzoniae*, *O. erytrotis*, *O. kamensis*, *O. lama*, *O. nepalensis*, *O. thomasi*) остается не ясным. А. А. Гуреев [1964] считает большеухую пищуху подвидом *O. roylei*. Он также объединил в один вид алтайскую, северную и две американских пищухи. Однако оказалось, что эти виды хорошо различаются наборами хромосом (42, 40 и 68).

А. А. Гуреев [1964] вслед за А. Н. Аргиропуло делит современных пищух по типам их специализации на четыре группы: «*roylei*» (*roylei*, *erythrotis*, *kamensis*, *nepalensis*, *rutila*), «*daurica*» (*daurica*, *curzoniae*, *koslovi*, *rufescens*, *ladacensis*, *pricei*) «*alpina*» (*alpina*, *hyperborea*, *princeps*, *collaris*), «*tibetana*» (*tibetana*, *pusilla*, *thomasi*).

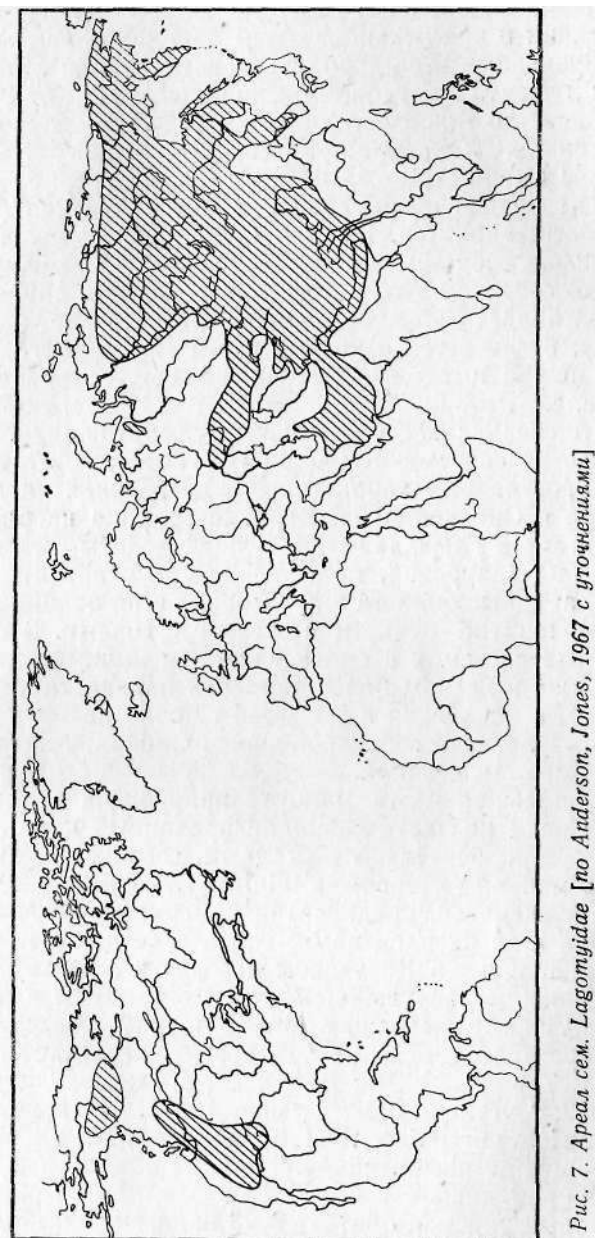


Рис. 7. Ареал сем. *Lagomyidae* [по Anderson, Jones, 1967 с уточнениями]

Основная часть ареала пищух расположена в Центральной и Средней Азии и прилежащих к ним районах Сибири и Казахстана. За пределами этой территории встречаются лишь немногие виды: рыжеватая — в Малой Азии; северная — от Западного Алтая и Енисея до тихоокеанского побережья, включая Камчатку, Сахалин и Хоккайдо; малая — до левобережья Волги; *O. princeps* и *O. collaris* — на северо-западе Северной Америки. Отличительная черта современного распространения пищух — его реликтовый характер. Большинство видов внутри ареала распространены спорадично, отдельные участки изолированы и часто далеко отстоят друг от друга. Монгольская пищуха, помимо основной области распространения (МНР, Тува, юго-восточный Алтай), встречается в южной части Казахского нагорья. Северная пищуха имеет изолированный участок ареала на Северном Урале. Разобщенность отдельных поселений внутри ареала часто связана со стенотопностью зверьков.

Большинство современных пищух — обитатели открытых засушливых пространств, характерных для верхних поясов гор Центральной и Средней Азии. Верхняя граница их распространения достигает в Гималаях 6000 м над уровнем моря. Только немногие виды (даурская, монгольская, рыжеватая) заселяют, кроме того, аридные области в предгорьях и на равнинах, а один вид — малая пищуха — совсем не связан с горами. В периферических горных системах с более влажным климатом пищухи обитают также в лесном поясе (красная и представители группы «alpina»), а алтайская и северная широко распространены в горнотаежных лесах и гольцовом поясе Сибири, Монголии, Китая, п-ва Корея и Японии.

В горах большая часть пищух приурочена к каменистым биотопам. Среди них есть специализированные петрофилы, которые живут исключительно в скалах и осыпях (пищухи групп «goylei» и в меньшей степени — «alpina»). Такие виды, как монгольская и рыжеватая, предпочитая каменистые биотопы, могут существовать и за их пределами, копая собственные норы. Так, монгольская пищуха в Казахском нагорье и Хангае придерживается в основном разрушенных скал, останцов и осыпей, а в Гобийском Алтае и частично в юго-восточном Алтае живет на открытых пространствах в поясе опустыненных степей и полупустынь [П. Тарасов, 1950а; Банников, 1954; М. Тарасов, 1958; Шубин, 1959; Чугунов, 1962; Демин, 1962]. Наконец, третья группа (*daurica*, *curzoniae*, *tibetana*, *pusilla*) — типичные норники, населяющие степные и полупустынные ландшафты как в горах, так и на равнинах.

В некоторых районах обитает 2—3 вида пищух, которые, как правило, имеют разную биотопическую приуроченность. Чаше других встречаются монгольская и даурская пищухи (юго-вос-

точный Алтай, Тува, Монголия). При этом для монгольской характерны относительно опустыненные места обитания с невысоким травостоем, а даурская пищуха в этой части ареала предпочитает сравнительно увлажненные участки с хорошо развитой травянистой растительностью, заросли высокотравья и кустарников. Большое значение в распределении зверьков на этой территории имеет характер залегания снежного покрова: монгольская пищуха избегает участков, где скапливается много снега, затрудняющего ей добычу корма, а даурская, напротив, приспособлена к жизни при глубоком снежном покрове [Тарасов, 1958; Некипелов, 1959а; Лазарев, 1971, и др]. В то же время поселения этих зверьков иногда располагаются в непосредственной близости, так что они могут посещать одни и те же норы. Алтайская и северная пишухи, которые обитают в этих же районах, биотопически более обособлены от монгольской и даурской. Они встречаются только в скалах и осыпях лесного пояса, гольцов и высокогорных тундр.

Монгольская и малая пишухи в Казахском нагорье также имеют различные места обитания: монгольская заселяет в основном скалы и нагромождения камней, а малая — заросли кустарников. В более близкие контакты они вступают только при значительном увеличении численности [Шубин, 1959, 1966].

Пищухи — одна из наиболее многочисленных групп мелких млекопитающих в высокогорьях Центральной и Средней Азии и прилежащих к ним районах. Это отмечали еще первые побывавшие здесь русские путешественники — Н. М. Пржевальский, В. И. Роборовский, П. К. Козлов, которые писали о необыкновенном обилии нор и самих зверьков на Тибете, Наньинане и других высокогорных областях. Все авторы упоминают о том, что зверьки встречаются во множестве в камнях и на открытых пространствах, причем особенно плотные поселения образуют *O. curzoniae* (*melanostomas*), а местами даурская и монгольская. Однако сколько-нибудь точные данные по численности имеются для ограниченного числа видов, в основном для монгольской и даурской пишух. Поселения этих зверьков распределены по территории, как правило, неравномерно и плотность их бывает очень различна. Кроме того, численность обоих видов испытывает значительные сезонные и годовые колебания.

Наибольшая плотность поселений монгольской пишухи отмечена в Казахском нагорье — 46—49 зверьков на 1 га в каменных биотопах [Шубин, 1959], в Туве — до 50—60 зверьков на 1 га по отдельным урочищам [Устюжина, Устюжин, 1971], а юго-восточном Алтае и прилегающих районах Монголии: в Сайлюгемском хребте — 7—44 колонии на 1 га по шлейфам гор в полынно-злаковых ассоциациях и 20—25 колоний по приречным террасам в злако-разнотравных ассоциациях [Демин, 1962], а в

Чуйской степи на участках без постоянного снежного покрова — 8—20 жилых нор на 1 га. В Западной Монголии численность этих зверьков в среднем не превышает 3—4 колонии на 1 га, но местами, особенно на высоте 1500—2000 м над уровнем моря бывает значительно выше — в Гобийском Алтае до 18—30 жилых нор у подножий гор [Чинболд, 1975], в Монгольском Алтае, в польнинной ассоциации межгорной долины — до 25 жилых нор (39 зверьков) на 1 га [Чугунов, 1962], а в Южном Хангае — по оврагам до 30—40, в среднем 10—15 особей [Тарасов, 1950а]. Все эти цифры отражают численность в периоды максимума в оптимальных биотопах. За зиму поголовье пищух сокращается на 60—90%, а на некоторых участках зверьки иногда исчезают полностью. Решающим фактором при этом может быть обилие осадков в зимний период и плотный снежный покров, затрудняющий добычу пищи [Шубин, 1959; Демин, 1962]. Колебания численности монгольской пищухи по годам в большинстве районов не менее значительны. В Монголии и юго-восточном Алтае в годы массовых размножений, длящихся иногда 3—4 года, эти зверьки заселяют обширные пространства, заходя даже в населенные пункты. Депрессии наступают как следствие неблагоприятных погодных условий (в частности, засух) и эпизоотии. Численность при этом падает до 1—2 и даже 0,1 особи на 1 га [Тарасов, 1958; Некипелов, 1959 а; и др]. В то же время за 13 лет наблюдений в Чуйской степи не было заметных депрессий численности, и эпизоотии оказывали влияние только на изолированные поселения.

Поселения даурской пищухи часто занимают большие площади, а динамика ее численности сходна с таковой у мелких грызунов. От весны к осени поголовье зверьков может возрасти от 2—3 до 40—50 и более на 1 га. Годы высокой численности, когда бывает трудно установить границы колоний и жилые норы занимают все подходящие биотопы, сменяются глубокими депрессиями (менее 0,1 жилой норы на 1 га, а на некоторых участках и полное отсутствие их), которые продолжаются 2—3 года и охватывают значительные территории.

Малой пищухе тоже свойственна большая амплитуда колебаний численности [Шубин, 1966].

Виды, строго приуроченные к каменистым биотопам, распределены по территории очень спорадично. Численность их, как правило, ниже, чем у обитателей открытых пространств, но более стабильна, так как меньше подвержена воздействию внешних факторов [Бернштейн, 1963, 1970].

Все пищухи — исключительно растительноядные животные. Видовой состав их кормов очень разнообразен и зависит от характера растительного покрова, а также от видовой, популяционной и индивидуальной избирательности. Зверьки используют

в пищу 30—60 (иногда до 100) видов растений, однако лишь 4—5 из них в каждом отдельном случае играют существенную роль в рационе. Летом основу питания составляют вегетативные части трав. Зимой к ним прибавляются корневища и луковицы, кора и ветки кустарников, мох и лишайники. Суточный рацион взрослых зверьков составляет 80—100% их веса [Шубин, 1959; Бернштейн, 1963].

Одна из характерных черт биологии пищух — их способность к запасанию на зиму большого количества сена, отчего они и получили свое второе название «сенокоски». Величина запасов и способ их хранения различны у разных видов и в разных частях ареала. Наиболее типичные «стожки» до 50—60 см высотой складывают даурская и малая пищухи. У монгольской пищухи способ хранения зависит от характера мест обитания. В Монголии и юго-восточном Алтае зверьки складывают предварительно просушенную траву в защищенные от ветра места — в ниши под камнями, пазухи скал или в специальные камеры под землей у входов в норы. Охотно используют они под кладовые нежилые норы сурков. В Казахском мелкосопочнике «стожки» располагаются не только между камнями, но и открыто — на кустах или остатках старых запасов. Один стожок может весить от 200—300 г до 16—20 кг, если его собирает несколько зверьков [Шубин, 1959; Демин, 1962; и др.]. Обитатели скал и осыпей в более влажном климате (красная, алтайская, северная и др.) хранят запасы только под укрытием камней [Бернштейн, 1963]. Заготовка сена происходит обычно во вторую половину лета. Раньше всех приступает к ней монгольская пищуха, обитающая в местах со скудной растительностью [Банников, 1954].

Все пищухи в холодное время года в той или иной степени используют и подножный корм. Для некоторых видов (*macrotis*, *sigzoniae*) это, по-видимому, единственный источник питания, так как запасы у них не обнаружены. Для большинства других видов сено из запасов может служить дополнительным кормом, а некоторая часть зверьков, особенно в малоснежных районах, обходится совсем без него [Бернштейн, 1970]. В то же время отмечено, что благополучие популяции даурской пищухи зависит от сохранности «стожков» [Некипелов, 1959а]. В аридных областях большую роль в зимнем питании играет полынь, которая лучше других трав сохраняет питательные качества, а в лесном поясе — хвоя и веточные корма.

Данные по основным показателям плодовитости разных видов и популяций пищух приведены в работах А. Д. Бернштейн [1970] и Дж. Миллера [Millar, 1973]. Все пищухи имеют четко выраженный весенне-летний сезон размножения, продолжающийся обычно 3—4 месяца. На севере и в высокогорьях он начи-

нается еще до появления зеленой растительности. Условия обитания заметно влияют на биологию размножения пищух. Наиболее интенсивно размножаются обитатели открытых ландшафтов—даурская, монгольская, малая и некоторые популяции большеухой пищухи. Каждые 100 взрослых особей монгольской пищухи могут дать за сезон 1430—1650 молодых, а большеухой на сыртах Тянь-Шаня—1200—1400. Еще выше потенциальные возможности у малой пищухи, размножающейся по «полевочьем» типу. Во всех этих случаях интенсивность размножения увеличивается за счет большего числа выводков за сезон (3—5) и числа молодых в выводке (в среднем 6—9), и, что еще важнее, раннего созревания молодых. Самки первых пометов приступают к размножению уже в возрасте 1—1,5 месяцев, еще значительно уступая в весе взрослым особям. Высокие темпы прироста стада соответствуют большой смертности. У даурской, малой и в некоторых популяциях монгольской пищухи население почти полностью обновляется к концу лета и очень велик отход среди сеголеток. Кроме того, интенсивность их размножения сильно изменяется в зависимости от условий года. Обитатели каменистых биотопов на склонах гор и в тайге (красная, отдельные популяции большеухой пищухи и все представители группы «alpina») значительно менее плодовиты: 100 взрослых особей могут дать за сезон всего 250—525 молодых. Величина выводка у них меньше (в среднем 2—4,5), а половозрелость наступает только после перезимовки, в возрасте 7—11 месяцев. В то же время они имеют более постоянные показатели размножения в разные годы и большую продолжительность жизни. К концу сезона размножения в популяции остается еще значительное количество взрослых зверьков (20—23, а иногда, вероятно, больше 50%). Продолжительность жизни у красной и большеухой пищух—три года, а, возможно, и больше; у *O. princeps*—7 лет [Бернштейн, Клевезаль, 1965; Millar, Zwickel, 1972]. Такое же сравнительно медленное обновление популяции отмечено у монгольской пищухи в Туве, в отличие от того, что наблюдается на остальной территории [Крылова, 1973].

Беременность продолжается 25—30 дней. У норников (даурская, малая и монгольская пищухи) новорожденные лишены волосяного покрова и не пигментированы, вес их—4,5—4,6% веса взрослых. У петрофилов (красная, большеухая, северная) пигмент и волосяной покров появляется уже на последней стадии эмбрионального развития, новорожденные у них относительно крупнее—6% веса взрослых. Это связано, вероятно, с отличиями режима температуры и влажности в убежищах различного типа. Прозревают молодые разных видов в возрасте от 6 до 13 дней, а к трем неделям начинают выходить на поверхность и приступают к самостоятельной жизни. Размеры и веса взрослых

большинство пищух достигают в 2—3 месяца [Шубин, 1966; Бернштейн, 1970; и др.].

В зависимости от характера мест обитания пищухи или роют норы, или используют естественные убежища. Наиболее типичный норник — даурская пищуха — выкапывает довольно сложные, но обычно неглубокие (20—60 см) подземные галереи с гнездовой камерой 20—40 см в диаметре и многочисленными тупиками, которые используются в качестве уборных. Норы имеют от 4—5 до 20 и более входных отверстий, соединенных хорошо протоптанными тропинками до 4—5 см глубиной. Помимо основных нор зверьки устраивают защитные, с одним—двумя входами. При увеличении численности система нор может сплошь покрывать большие площади, так что установить границы «колоний» бывает трудно [Банников, 1954; Некипелов, 1959а; и др.]. Монгольская пищуха, занимающая участки с хорошо развитым почвенным покровом, устраивает норы сходного строения с большими выбросами земли. В местах совместного обитания она часто поселяется в старых норах сурков. В каменистых биотопах зверьки охотно используют под жилища и уборные естественные укрытия или копают ходы у подножья скал и под камнями. Возле входных отверстий часто бывают собраны кучки из щебня, обломков веток и аргала, которые служат, по-видимому, для маскировки и защиты от ветра. Этим же материалом зверьки забивают ходы, где хранятся зимние запасы корма [Шубин, 1959; Зонов, Евтеев, 1972; и др.]. У малой пищухи неглубокие норы чаще всего расположены под кустами. Представители группы «alpina», как правило, пользуются естественными пустотами в камнях или валежнике, но, кроме того, они могут проделывать ходы в толще мха и под корнями деревьев. Простые норы в грунте делает иногда и рыжеватая пищуха за пределами каменистых биотопов. Наконец, наиболее специализированные петрофилы, относящиеся к группе «goylei», по-видимому, вообще не способны к строительству нор, и свои гнездовые камеры, уборные и кладовые устраивают только в трещинах скал, в пустотах и нишах между камнями [Зими́на, 1962; Бернштейн, 1970; Kawamichi, 1971].

В зимний период большинство пищух, живущих на участках с глубоким снежным покровом, проделывает в его толще ходы и траншеи. Монгольская пищуха в Казахском мелкосопочнике часто перемещается из летних нор на более кормные участки и устраивает там подснежные гнезда [Шубин, 1959].

Все пищухи — зверьки оседлые. За исключением расселяющегося молодняка; они не отходят более чем на десятки метров от своих убежищ. Поселения пищух называют колониями, объединяя под этим именем обитателей одной норы или определенной территории. Отношения между членами такой «колонии»,

так же как детали использования ими территории, изучены плохо и, вероятно, могут быть различны. У некоторых видов (даурской, красной) наблюдаются семейные поселения [Некипелов, 1959а; Бернштейн, 1963]; другие — монгольская, малая, северная и американская пищухи — охраняют свои индивидуальные участки. Наибольшей агрессивностью отличается монгольская пищуха [Тарасов, 1950 а; Шубин, 1959]. Маркировка и охрана территории связана в основном с охраной запасов. Величина участка *O. pinciper* в среднем 320 м² [Broadbooks, 1965]; по другим видам цифровых данных нет.

Звуковая сигнализация особенно хорошо развита у обитателей открытых пространств — даурской, малой, монгольской пищух. Громкие голоса имеют и представители группы «alpina», хотя в изолированных поселениях и в лесу они более молчаливы. Тихие звуки, которые издают красная и большеухая пищухи, не похожи на свист других пищух и вряд ли несут коммуникационные функции [Бернштейн, 1970; Kawamichi, 1971].

Пищухи имеют круглосуточную активность, но на поверхности появляются в основном в светлое время суток. Ритм активности меняется в зависимости от широты и высоты местности, сезона и погодных условий. В теплое время года зверьки наиболее деятельны в утренние и вечерние часы, а зимой — среди дня, в тихую солнечную погоду. Обитатели каменистых биотопов подолгу неподвижно сидят на выступах скал и валунах, откуда есть хороший обзор. Самая большая подвижность наблюдается у зверьков в период запасаания корма.

Хозяйственное значение пищух невелико. Обитатели открытых пространств в местах массовых поселений могут портить пастбища, а в лесной зоне зверьки наносят значительные повреждения деревьям и кустарникам, мешая их возобновлению. Наибольший вред причиняет северная пищуха посадкам кедра. В то же время запасы пищух используют в пищу дикие и домашние копытные, а в Монголии сено из «стожков» даже собирают скотоводы. Кроме того, в некоторых районах пищухи играют существенную роль в питании ценных пушных зверей, в частности соболя. Так, остатки северной пищухи в желудках и экскрементах соболя встречаются в южнокутской тайге в 38,5% случаев [Ревин, 1968], в верхнеленской тайге в 19,3—50%, а на Саянах — в 30—87% [Мельников, Тарасов, 1971]. Особенно часто пищухи становятся добычей этих хищников в годы плохих урожаев кедра и малой численности мелких грызунов.

Наиболее характерные эктопаразиты пищух — блохи. Этим зверькам свойственно не только большое многообразие видов, но и два специфических рода (*Amphalius* с 3—4 видами и *Stenophyllus* с 13 видами). Следующие виды блох специфичны для

пищух [Иофф, Скалой, 1954; Иофф и др., 1965; Lewis, 1975]: *Amphalius clarus* (паразитирует на пищухах большеухой, красной и *O. roylei*), *A. nescorinus* (на американских пищухах), *A. runatus* (на даурской, монгольской, малой), *A. spirataenius* (на *O. tibetana*), *Seratophyllus desertus* (на монгольской), *S. lagomys* (на большеухой и красной), *S. scaloni* (на монгольской), *S. tiflovi* (на рыжеватой), *S. tolli* (на северной), *Chaetopsylla gracilis* (на *O. roylei*), *Stenophyllus armatus* (на алтайской и северной), *St. ashcrafti* (на *O. princeps*), *St. bondari* (на малой и монгольской), *St. conothoe* (на большеухой и красной), *St. hirticrus* (на даурской и монгольской), *St. orientalis* (на *O. roylei*), *St. rigidus* (на северной), *St. rufescens* (на рыжеватой), *St. subarmatus* (на алтайской и северной), *St. tarasovi* (на северной), *St. terribilis* (на американских пищухах), *St. torosus* (на *O. tibetana*), *St. triangularis* (на *O. roylei*), *Echidnophaga ochotonae* (на пищухах Китая), *Rhadinopsylla altaica* (на северных).

На северной и алтайской пищухах паразитирует от 4 (Магаданская обл.) до 15 (Красноярский край) видов блох. Повсюду доминируют специфические блохи пищух, процент зараженных зверьков меняется от 6 до 100, индекс обилия от 1 до 10 [Емельянова, Штильмарк, 1968; Юдин и др., 1976; и др.].

На даурской пищухе в разных частях ее ареала паразитируют от 16 (Юго-Восточное Забайкалье) до 23 (Западный Хангай) видов блох. Доминируют 3—5 видов, из которых 2—4 специфические паразиты пищух, и в разных частях ареала по 1 виду, имеющему широкий круг хозяев (*Frontopsylla luculenta*, *F. hetera*, *Paradoxopsyllus dashidorzhii*). Процент зараженных блохами зверьков колеблется от 45 до 90, индекс обилия на зверьках от 1 до 13, в гнездах от 8 до 52 [Дарская, 1957; Жовтый, Копылова, 1957; Лабунец, 1968; Акиншина, 1959; Летов, Летова, 1971].

На монгольской пищухе в разных частях ее ареала паразитируют от 12 (хребет Гурван—Сайхан, Гобийский Алтай) до 37 видов (северо-западная часть Монголии). Доминируют 2—5 видов, из которых 2—4 специфичные для пищух. Процент зараженных блохами зверьков колеблется от 59 до 95, индекс обилия на зверьках от 1,8 до 26, а на отдельных небольших участках доходит до 150. В гнездах индекс обилия блох колеблется от 9,4 до 44 [Вашенко, 1962; Летов, Летова, 1971; Чинболд, 1975; и др.].

Кроме специфических видов, на монгольских и даурских пищухах паразитируют *Frontopsylla hetera*, *F. luculenta*, *Seratophyllus scaloni*, *Amphipsylla primaris*, *Neopsylla mana*, а с конца лета — *Rh. dahurica*, *Rh. li*, *Par. scorodumovi* и некоторые другие представители этих родов, которые бывают особенно многочисленны в гнездах. В Монголии и Туве на пищухах иногда паразитирует специфическая блоха сусликов *S. tesquorum* — один из

основных переносчиков чумы, а в нижнем поясе гор — блоха песчанок *Echidnophaga oschanini*, индекс обилия которой достигает 60 [Вашенок, 1962]. Все эти паразиты могут обеспечивать эпизоотические контакты в природных очагах чумы. Специфическая блоха сурков *Oropsylla silantiewi* на пищухах практически не встречается.

Численность блох на пищухах и в их гнездах в большинстве районов очень высока. Индекс обилия часто намного превышает таковой у обитающих рядом грызунов [Тарасова, Шамова, 1966]. Столь же высоки показатели встречаемости — до 80—100%. Большинство авторов отмечают два подъема численности блох монгольской пищухи: в июне и в конце лета — осенью. Первый происходит за счет специфических видов, а второй — за счет представителей родов *Rhadinopsylla* и *Paradoxopsyllus*. Особенно многочисленны блохи в нижнем поясе гор, в сплошных поселениях этого зверька [Вашенок, 1962; Летов, Летова, 1971].

На пищухах отмечено паразитирование 13 видов иксодовых клещей 4 родов — *Ixodes*, *Dermacentor*, *Haemaphysalis* и *Rhipicephalus*. Из них 6 видов упоминается в сводке Г. В. Сердюковой [1956]: *I. persulcatus*, *I. crenulatus*, *D. marginatus*, *D. silvarum*, *I. daghestanicus*, *H. concinna*; остальные обнаружены позже: *I. stromi*, *I. apronophorus*, *I. angustus*, *D. pavlovskyi*, *D. nuttalli*, *H. pospelovashtromi*, *R. pumilio*.

В степях и полупустынях на монгольской и даурской пищухах наиболее обычен пастбищный клещ *D. nuttalli* — переносчик клещевого сыпного тифа; реже встречается *I. crenulatus* [Емельянова, Жовтый, 1957; и др.]. В таежных районах на алтайской и северной пищухах чаще других паразитирует *I. persulcatus*. В Восточно-Казахстанской области *O. alpina* — основной прокормитель личинок и нимф этого клеща; индекс обилия выше, чем на остальных теплокровных, — 27,4. На северо-западном Алтае пищухи в местах своего обитания прокармливают до 15% нимф *I. persulcatus*. В горах Средней Азии в местах скопления диких или домашних копытных на болынеухой и, вероятно, на красной пищухах паразитируют предимагинальные стадии *H. pospelovashtromi*.

Кроме того, на пищухах зарегистрировано 19 видов гамазовых клещей, принадлежащих к 12 родам [Брегетова и др., 1955; Летов, Летова, 1971]. Из них только три вида — *Hirstionyssus ochotonae*, *Myonyssus tjanschanicus* (большеухая и красная пищухи, Тянь-Шань) и *Haemogamasus kitanoi* (северная пищуха, Саяны; даурская, северо-восточный Алтай: монгольская, Алтай) можно считать специфическими.

Специфический вид вши *Neoplopleura ochotonae* обнаружен в Забайкалье на даурской пищухе, на Тянь-Шане, по нашим дан-

ным, на болынеухой, в Центральной Азии ea *O. roylei* [Ferris, Stojanogich, 1951] и в Западных Саянах на северной пищухе [Зарубина, Штильмарк, 1969]. Последние авторы отмечают на этих зверьках, кроме того, *H. emarginatus*, а также *H. acantorpus* — переносчика туляремии.

Во многих районах на пищухах встречаются личинки кожных оводов нескольких видов. Специфичными паразитами пищух являются: *Portschinskia loewi* (северная и алтайская пищухи), *Oestroderma schubini* (северная и алтайская), *O. rotanini* (алтайская и, вероятно, центральноазиатские виды пищух), *Oestromya prodigiosa* (даурская и монгольская пищухи). Иногда на зверьках паразитируют по несколько десятков крупных личинок этих мух [Грунин, 1962; Юдин и др., 1976].

Пищухи обладают богатой и очень своеобразной гельминтофауной. Подробный анализ ее дан в работе Е. В. Гвоздева [1962]. Всего зарегистрировано 29 видов паразитических червей, относящихся к 18 родам. Специфичны для пищух 7 родов и 21 вид, большая часть которых относится к нематодам родов *Dermatoxys*, *Pikaeurus*, *Cephaluris* и *Labiostomum*. Большинство этих червей встречаются исключительно у пищух, и лишь некоторые, кроме того, у зайцев, что говорит об общности происхождения этих групп. Гельминтофауна пищух из разных областей Палеарктики и Неарктики сходна. Это еще раз подтверждает наличие единого центра происхождения и сравнительно недавний разрыв ареалов современных пищух.

У пищух и их эктопаразитов установлена спонтанная зараженность семью инфекциями: чума, клещевой энцефалит, клещевой риккетсиоз Северной Азии, псевдотуберкулез, эризипеллоид, туляремия и крымская геморрагическая лихорадка. В настоящее время лучше всего известно значение пищух в природных очагах чумы, которое и будет рассмотрено ниже.

Носительство чумного микроба установлено для монгольской и даурской пищух. Культура впервые была получена от даурской пищухи в Забайкалье [Гайский, Алтарева, 1944], от монгольской — в Южном Хангае. Впоследствии возбудитель многократно выделяли из зверьков и их эктопаразитов во многих частях ареала.

Наиболее заметную роль в очагах играет монгольская пищуха. Эпизоотии среди этих зверьков особенно часто стали регистрировать в последние годы, после истребления сурка на части энзоотичной территории и проведения более подробных обследований в юго-восточном Алтае и северо-западной Монголии. С 1958 по 1972 г. от пищух в Монголии выделено 22,2% всех культур (второе место после тарбагана), а из культур, полученных от эктопаразитов, на долю паразитов пищух приходится 62,0%. Естественная зараженность отмечена у 13 видов блох,

встречающихся на этих зверьках, из которых 5 — массовые паразиты пищух, у двух видов иксодовых клещей (*D. nuttalli* и *I. crenulatus*) и гамазового клеща *H. kitanoi* [Бавасан, 1974]. В настоящее время монгольскую пищуху считают основным носителем инфекции по крайней мере в двух центральноазиатских очагах: Сайлюгемском (Горно-Алтайском) и Гурван-Сайханском (Гобийский Алтай), где эти зверьки определяют существование эпизоотии чумы. На остальной энзоотичной территории, совпадающей с ареалом этих пищух в Монголии и Туве, они выступают в качестве второстепенных (дополнительных) носителей и в той или иной степени вовлекаются в эпизоотии, протекающие на сусликах и сурках.

Активная роль монгольской пищухи в поддержании чумных эпизоотии связана с высокой плотностью ее поселений на некоторых участках и с большой чувствительностью к инфекции. В эксперименте она оказалась высоковосприимчива и высокочувствительна по отношению к возбудителю. При подкожном заражении у зверьков наблюдается интенсивная бактеремия, и они обычно погибают на 2—4-е сутки после введения 50 и более микробных клеток [Шекуиова и др., 1963; Тарасова, Шамова, 1966]. В очагах, где основной носитель — монгольская пищуха, циркулирует алтайский подвид чумного микроба *Y. pestis altaica* [Тимофеева и др., 1974]. Штаммы этого подвида обладают рядом стойких признаков, отличающих их от классических *Y. pestis*, в частности ферментируют рамнозу на 1—2-е сутки, избирательно вирулентны для белых мышей и слабовирулентны для морских свинок. Для монгольской пищухи эти штаммы высоковирулентны, вызывают острые эпизоотии и гибель зверьков. Однако у части особей все же вырабатываются антитела. Из 18 225 экзemplяров, исследованных серологически на территории Горного Алтая с 1970 по 1974 г., у 89 (0,48%) обнаружены антитела [Климов и др., 1975 и др.]. Для других носителей (даурская пищуха, длиннохвостый суслик и алтайский сурок) алтайский подвид возбудителя также средне- или маловирулентен.

Эпизоотии на пищухах впервые отмечены в Монголии в 1955 г. [Некипелов, 1959 б], в Горном Алтае — в 1961 г. [Балабкин и др., 1962]. В дальнейшем они регистрировались в основном на территории Сайлюгемского очага, который в последние 15 лет был многократно обследован советскими и монгольскими противочумными отрядами. В последние годы при помощи серологических методов выделены новые участки и уточнена пространственная структура очага. Это позволило высказать предположение, что данный очаг проявляет активность только в пределах ареала монгольской пищухи [Климов и др., 1975]. Эпизоотический процесс здесь характеризуется локальноочаговым

проявлением и «вялым» (торпидным) течением с активизацией в отдельные годы. Интенсивные эпизоотии на пищухах зарегистрированы на монгольской территории в 1958, 1959, 1960 и 1969—1973 гг. на разных участках, а в Горном Алтае — в 1965 и 1972 гг. [Бондаренко и др., 1975].

Сайлюгемский очаг полигостален. Он существует за счет сочетания в биоценозе высокочувствительной монгольской пищухи, обеспечивающей заражение большого количества блох, и видов, менее чувствительных к местным штаммам, — даурской пищухи, длиннохвостого суслика, плоскочерепной полевки, обеспечивающих более длительное сохранение инфекции на этой территории. Поддержанию эпизоотии способствуют широкие межвидовые контакты зверьков и их паразитов. Большая часть культур (70%) выделена здесь от монгольской пищухи и ее паразитов [Бондаренко и др., 1975].

Второй очаг чумы, где основной носитель — монгольская пищуха, выявлен в 1971 г. в южной части Гобийского Алтая (хребет Гурван — Сайхан). В течение 1971—1974 гг. на территории очага выделена 31 культура, исключительно от монгольских пищух и их блох [Чинболд, 1975].

Интенсивные эпизоотии развиваются, как правило, на фоне повышенной плотности поселений монгольской пищухи — не менее 5 жилых нор на 1 га. К осени численность на таких участках обычно снижается, в то время как на свободной от эпизоотии территории происходит ее подъем. Так, в северо-западной части Монголии во время эпизоотии в 1959 г. численность пищух уменьшилась с 20 до 6 жилых нор на 1 га [Щекунова и др., 1963], а в 1970—1972 гг. — с 12—18 до 0,1 особи на 1 га [Абзал и др., 1975]. По мере снижения поголовья зверьков до 3—4 на 1 га эпизоотический процесс ослабевает и принимает очаговый характер. Некоторое время эпизоотия может поддерживаться за счет блох. Одни и те же норы бывают инфицированы в течение всего сезона, хотя обитатели их меняются. С другой стороны, блохи мигрируют после гибели хозяина, в результате чего повышается индекс их обилия на зверьках, в гнездах и у входов в норы. По данным З. И. Щекуновой с соавторами [1963], зараженность нор пищух во время упомянутой эпизоотии 1959 г. в июне — июле была 20%, а зверьков в норах — 30%. Осенью первый показатель повысился до 40% при почти поголовном заражении обитателей нор. Большую роль в циркуляции возбудителя играют специфические паразиты пищух *A. runatus* и *St. hirticus*, а также блохи рода *Paradoxopsyllus*, которые, как показано в эксперименте, способны к быстрому блокообразованию и передаче инфекции. В холодное время года чумной микроб может сохраняться в блохах *F. hetera* и *N. taipa*, зимующих в норах монгольской пищухи.

Характер эпизоотического процесса на том или ином участке зависит от типа поселений монгольской пищухи. На участках со сплошными поселениями эпизоотии протекают остро и продолжаются не более 2—3 лет; при мозаичном распределении зверьков процесс течет более вяло и бывает намного продолжительней [Абзал и др., 1975]. Сезонный ход эпизоотии в Сайлюгемском очаге выражен не столь резко, как в очагах, где основные носители сурки и суслики. Культуры от пищух и их блох выделяют здесь с марта по ноябрь включительно [Некипелов, 1971; Бондаренко и др., 1975]. Больше всего штаммов от блох получено в период максимальной численности паразитов, который приходится обычно на июнь, а от зверьков — в августе, в связи с увеличением их активности [Абзал и др., 1975; и др.].

Заболеваний людей на территории Горно-Алтайского очага не регистрировалось. Это может быть связано с тем, что человек редко контактирует с пищухами вне строений и, возможно, с меньшей вирулентностью местного штамма. В то же время большинство стоянок пастухов заселено пищухами и их блохами, что представляет определенную эпидемическую опасность [Лазарев и др., 1974].

Даурская пищуха играет в очагах чумы второстепенную роль и входит в число дополнительных носителей инфекции. В отличие от монгольской пищухи она обладает низкой чувствительностью по отношению к чумному микробу, и острых эпизоотии в популяции этих зверьков не отмечено. По наблюдениям Н. А. Гайского и Н. А. Алтаревой [1944], чувствительность даурской пищухи к классическому штамму возбудителя в среднем в 100 000 раз ниже, чем у морских свинок, хотя некоторые экземпляры погибают наравне со свинками. Такую же избирательность проявляют эти пищухи в отношении алтайского подвида чумного микроба: наряду с резистентными особями в популяции встречаются и чувствительные. По данным А. А. Бондаренко с соавторами [1975], в Сайлюгемском очаге бактеремию наблюдали у 20—25% зверьков, зараженных местным штаммом (у монгольской пищухи — 58—100%). Однако восприимчивость даурской пищухи к чумному микробу достаточно велика, и процент особей с антителами выше, чем у большинства других теплокровных носителей — в Горном Алтае 3,9% [Климов и др., 1975]. Сравнительно высокая восприимчивость при малой чувствительности к возбудителю делает даурскую пищуху важным звеном в хранении и передаче инфекции и поддержании чумных эпизоотии. Этому способствуют также широкие межвидовые контакты зверьков и их эктопаразитов в местах концентрации пищух. В то же время малая продолжительность жизни и глубокие депрессии численности, вероятно, препятствуют длительному существованию возбудителя чумы в популяции даурской пищухи.

**ОТРЯД RODENTIA BOWDICH, 1821 —
ГРЫЗУНЫ**

Среди млекопитающих этот отряд — наиболее богатый видами и распространенный на всех материках. На его долю приходится около четверти семейств, 35% родов и 42% видов современных млекопитающих. В настоящее время наиболее целесообразно считать, что отряд грызунов состоит из 35 современных семейств, содержащих 350—370 родов и 1500—1700 видов (табл. 7).

Более определенные цифры заведомо не точны, так как современные ревизии отдельных групп грызунов приводят нередко к прямо противоположным результатам. Так, например, число видов в подсемействе песчанок должно быть сокращено со 106 примерно до 70. Напротив, согласно кариологическим исследованиям, число видов в семействе слепышей должно быть увеличено с 3 по крайней мере до 8, число видов копытных леммингов также должно быть удвоено или утроено и т. д.

Подавляющая масса грызунов — зверьки мелкого размера, от 10 до 150—200 г. Значительно меньше видов среднего размера, весящих от 0,5 до нескольких килограмм, и совсем редки виды, имеющие вес более 10 кг. Самый крупный грызун — южноамериканская капибара весит около 50 кг. В фауне СССР наиболее крупные грызуны — дикобраз и бобр — достигают веса 25—30 кг.

Среди всех отрядов млекопитающих наибольшее значение как хозяева болезней человека имеют грызуны. Такое положение объясняется рядом причин. Этот отряд достиг своего эволюционного расцвета в современную эпоху. Как уже было сказано выше, на долю грызунов приходится более 40% видов современных млекопитающих. В фауне СССР из 332 видов 146 родов и 40 семейств млекопитающих на долю грызунов приходится 132 вида, 51 род и 11 семейств.

Среди млекопитающих, кроме рукокрылых, лишь грызуны сумели заселить все материки и подавляющее большинство океанических островов. Представители этого отряда встречаются во всех пригодных для постоянного обитания млекопитающих биотопах суши. Только они достигают верхних пределов жизни в горах.

В большинстве биоценозов суши эти зверьки относятся к доминирующим формам и составляют основу биомассы млекопитающих. Грызуны образуют большое число жизненных форм и используют самые разнообразные местообитания. Большинство из них — наземные виды, роющие норы или строящие поверхностные гнезда. Среди грызунов есть полуводные обитатели пресных водоемов и болот. Значительная часть видов обитает

Таблица 7. Состав семейств в отряде грызунов и их распространение по С. Андерсону и К. Джонсу [Anderson, Jones, 1967] с изменениями

Семейство	Число		Распространение
	родов	видов	
Sciuridae	38	281	Все материка, за исключением Австралии
Pteromyidae	13	34	Евразия, включая Индонезию и Филиппины; Сев. и Центр. Америка
Geomysidae	8	40	Сев. и Центр. Америка
Heteromyidae	5	75	Сев. Америка и северная часть Южн. Америки
Aplodontidae	1	1	Сев. Америка
Castoridae	1	2	Европа, северная часть Азии, Сев. Америка
Anomaluridae	4	12	Центр. Африка
Pedetidae	1	1	Юго-Вост. Африка
Cricetidae	97	507	Все материка, за исключением Австралии
Spalacidae	2	8	Юго-Вост. Европа, Зап. Азия и Сев.-Вост. Африка
Rhizomyidae	3	18	Юго-Вост. Азия, Вост. Африка
Muridae	98	437	Евразия, Африка, Австралия
Myoxidae	7	23	Европа, Юго-Зап. Азия, Япония, Африка (исключая Сахару)
Platacanthomyidae	2	2	Южн. Азия
Seleviniidae	1	1	Средн. Азия
Zapodidae	4	11	Центр, и Вост. Европа, Внетропическая Азия, Сев. Америка
Dipodidae	10	28	Юго-Вост. Европа, аридная часть Азии, Сев. Африка
Hystriidae	4	15	Африка, Южн. Азия, Южн. Европа
Erethizontidae	4	8	Сев. и Южн. Америка
Caviidae	5	12	Южн. Америка
Hydrochoeridae	1	2	» »
Dinomyidae	1	1	» »
Heptaxodontidae	2	2	Антильские острова
Dasyproctidae	4	11	Центр, и Южн. Америка
Chinchillidae	3	6	Южн. Америка
Capromyidae	3	11	Антильские острова
Myocastoridae	1	1	Юг Южн. Америки
Octodontidae	5	8	Запад Южн. Америки
Stenomyidae	1	26	Южн. Америка
Abrocomidae	1	2	Запад Южн. Америки
Echimyidae	14	43	Сев. половина Южн. Америки
Thryonomyidae	1	6	Африка южнее Сахары
Petromyidae	1	1	Юго-Зап. Африка
Bathyergidae	5	22	Африка южнее Сахары
Ctenodactylidae	4	8	Сев. Африка

на деревьях, есть летающие, вернее планирующие, формы. Встречаются специфические обитатели скал и каменистых россыпей. Есть виды с рикошетирующим бегом и роющие формы, практически всю жизнь проводящие под землей.

Только отряду грызунов свойственно многообразие типов питания. Основную массу среди них составляют фитофаги, в том числе специализированные потребители коры и ветвей, зеленых травянистых растений, корневищ и луковиц, различных семян, мякоти плодов. Среди грызунов есть преимущественно насекомоядные, а также хищные формы, питающиеся как наземными животными, так и охотящиеся в воде за рыбами.

В большинстве ландшафтов именно грызуны являются основными строителями специальных убежищ: разнообразных нор и гнезд [Кучерук, 1960a]. Норы многих видов представляют сложные и глубокие сооружения, сохраняющиеся в течение нескольких тысячелетий [Варшавский, 1962; Динесман, 1968] и имеющие весьма специфический режим температуры и влажности. Этим объясняется то, что именно норы служат основным местообитанием многочисленных членистоногих, в том числе и кровососущих паразитов [Кучерук, 1960a; Жовтый, 1968; Нельзина, 1971]. В убежищах грызунов проходит большая часть жизненного цикла этих членистоногих. С норами связана эволюция ряда групп эктопаразитов млекопитающих [Беклемишев, 1970].

Все перечисленные свойства определяют роль грызунов как главнейших прокормителей большинства видов кровососущих клещей (иксодовые, гамазовые, краснотелки), блох, москитов и некоторых других членистоногих. Среди диких млекопитающих только грызуны стали постоянными сожителями человека, способными обитать в современных городах и постройках. Большое число видов грызунов имеют хороший мех и служат объектом массового промысла. Многие крупные виды широко используются местными жителями в пищу.

Обилие видов и жизненных форм грызунов создают разнообразие путей передачи возбудителя тех болезней, где эти зверьки служат основными хозяевами. Значительное число инфекций (лептоспироз, листериоз, эризипеллоид, геморрагическая лихорадка с почечным синдромом, лихорадка Ласса и др.) передается не трансмиссивным путем: алиментарным, аэрогенным в результате контакта с инфицированной водой. Для клещевого энцефалита, риккетсиозов, туляремии, спирохетозов главными переносчиками служат иксодовые и аргасовые клещи. Лейшманиозы и москитные лихорадки передают москиты. Передача возбудителя болезни Чагаса осуществляется триатомовыми клопами. Некоторым инфекциям свойственно многообразие механизмов передачи. Только болезни грызунов в качестве основных,

а иногда и единственных переносчиков передают блохи (чума, крысиный сыпной тиф), гамазовые клещи (везикулезный риккетсиоз) и клещи-краснотелки (цуцугамуши).

Среди диких млекопитающих лишь синантропные грызуны обеспечивают специфический цикл циркуляции инфекции в населенных пунктах и жилище человека (везикулезный риккетсиоз, крысиный сыпной тиф, лимфоцитарный хориоменингит, чума, геморрагическая лихорадка с почечным синдромом).

Из 35 современных семейств грызунов (см. табл. 7) представители 24 семейств зарегистрированы в качестве хозяев болезней или прямых источников заражения людей. Значительная часть семейств, которые не фигурируют в качестве хозяев болезней человека (*Aplodontidae*, *Seleviniidae*, *Dinomyidae*, *Petromyidae*), представлена каждое лишь одним видом или принадлежат к группам, имеющим весьма ограниченное распространение (*Capromyidae*, *Neptaxodontidae*). Наибольшее значение как хозяев болезней человека имеют семейства грызунов, отличающиеся обилием особей и видовым разнообразием. На долю трех семейств: *Cricetidae*, *Muridae* и *Sciuridae* приходится более 80% современных видов отряда грызунов и около трети видов всего класса млекопитающих. С этих семейств начнем описание.

СЕМЕЙСТВО CRICETIDAE ROCHEBRUNE, 1883 - ХОМЯКООБРАЗНЫЕ

В подавляющем большинстве — зверьки мелких размеров, весящие от 20—30 до 300 г. Значительно реже встречаются виды среднего размера, более 300 г весом. Самый крупный представитель семейства — ондатра — весит до 1800 г. Виды этого семейства распространены на всех материках, за исключением Австралии, и заселяют все типы материковых биомов земного шара, от арктических тундр до пустынь и тропических дождевых лесов. Хомякообразные представлены самыми разнообразными жизненными формами. Наиболее многочисленны наземные виды — строители нор и поверхностных гнезд, потребители зелени и семян травянистых растений, кустарников и виды со смешанным питанием (полевки, хомячки, песчанки). Представители этой группы наиболее массовы и широко распространены. Нередки подземные роющие формы, большую часть жизни проводящие под землей (цокоры, слепушонки, прометеева полевка, некоторые американские хомячки), питающиеся преимущественно подземными частями растений — корневищами, клубнями, луковицами и т. д. Среди хомякообразных есть специализированные полуводные растительноядные формы (*Arvicola*, *Neofiber*, *Ondatra*) или виды, питающиеся животной пищей

(роды *Anotomys*, *Daptomys*, *Ichthyomys*). Многие виды песчанок и хомячков — обитателей аридных областей, по преимуществу насекомоядные животные. Среди хомякообразных есть специфические обитатели скал и каменистых осыпей (некоторые песчанки, снежные полевки и виды рода *Alticola*, хомячки *Calomyscus*, *Chinchillula*, *Phyllotis* и др.). Есть виды, напоминающие внешним обликом и образом жизни настоящих мышей (некоторые американские хомячки и представители подсемейства *Nesomyiinae*). Немногочисленны среди хомякообразных лазающие древесные формы.

Хомякообразные являются важнейшими хозяевами чумы аридной Азии, Африки, Северной и Южной Америки. Они служат основными носителями лейшманиозов, туляремии, лептоспирозов, риккетсиозов, геморрагических лихорадок, энцефалитов и ряда других инфекций.

Семейство хомякообразных разделяется на пять подсемейств: *Gerbillinae* — песчанки, *Microtinae* — полевки, *Cricetinae* — хомяки, *Nesomyiinae* — мадагаскарские хомяки, *Lophiomyiinae* — косматые хомяки.

Первые три подсемейства будут подробно рассмотрены ниже. К подсемейству *Nesomyiinae* относятся 7 родов с 12 видами разнообразного внешнего облика и образа жизни. Распространение их ограничено Мадагаскаром. Есть неопределенные указания на участие видов этого подсемейства в циркуляции возбудителя чумы [см. Серия технических докладов ВОЗ №553. М., 1974]. Подсемейство *Lophiomyiinae* содержит всего один вид, распространение которого ограничено горными лесами Восточной Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО GERBILLINAE ALSTON, 1876 — ПЕСЧАНКИ

Подсемейство песчанок составляют 13 родов, из которых 9 монотипичны и 4 рода имеют более десятка видов каждый (табл. 8).

Песчанки распространены в пустынях Старого Света: в Средней, Передней, Малой и Центральной Азии, Закавказье и Северном Прикаспии, Монголии, Индии, в Шри Ланка, Аравии и почти по всей Африке, за исключением области тропических дождевых лесов в центральной части этого материка [Кучерук, 1977 б] (рис. 8). Наиболее многообразны песчанки в Африке, где распространено подавляющее число видов: 72—77% видов этого подсемейства (табл. 8). Но имеется группа и чисто азиатских видов (17—20%) — Современные песчанки представляют по преимуществу африканскую группу и, вероятно, центр формирования всего подсемейства также лежит в Африке. Из 12—13

Таблица 8. Состав и распространение подсемейства песчанок [Кучерук и др. 1972]

Род	Виды			
	общее число	африканские	африканско-азиатские	азиатские
<i>Ammodillus</i>	1	1	—	—
<i>Brachiones</i>	1	—	—	1
<i>Desmodilliscus</i>	1	1	—	—
<i>Desmodillus</i>	1	1	—	—
<i>Gerbillus</i>	35—37	27—29	3	5
<i>Meriones</i>	14	—	4	10
<i>Monodia</i>	1	1	—	—
<i>Pachyuromys</i>	1	1	—	—
<i>Psammomys</i>	1	—	1	—
<i>Rhombomys</i>	1	—	—	1
<i>Sekeetamys</i>	1	—	1	—
<i>Tatera</i>	14—32	13—31	—	1
<i>Taterillus</i>	6—16	6—16	—	—

современных родов только 3 имеют явно азиатское происхождение (*Brachiones*, *Rhombomys*, *Meriones*). Остальные роды либо чисто африканские, либо из них в Азию проникает ограниченное число форм [Кучерук и др., 1972].

На территории СССР распространены песчанки двух родов: *Rhombomys* (*R. opimus*) и *Meriones* (*M. tamariscinus*, *M. blackleri*, *M. zarudnyi*, *M. persicus*, *M. vinogradovi*, *M. meridianus*, *M. unguiculatus*, *M. libycus*). Песчанки — типичные пустынные грызуны. Они заселяют пустыни и опустыненные ландшафты (степи, саванны) умеренного и тропического поясов — песчаные, глинистые, лёссовые, каменные как равнинные, так и горные [Кучерук, 1977].

Песчанки — очень гомогенная группа видов, сходных по внешнему облику, размерам, характеру питания и образу жизни [Walker, 1964]. Это небольшие зверьки, длина тела до 200 мм (вес до 200 г), как правило, с длинным хвостом, равным приблизительно длине тела. Хвост обычно опущен, часто с кисточкой на конце. Подошвы задних лапок у многих видов покрыты шерстью полностью или частично. Пальцы передних лап имеют удлинённые когти. Наружное ухо хорошо развито. Окраска от желтовато-охристых, песчано-бурых тонов до красновато-коричневых. Нижняя часть тела и конечности обычно светлее, часто белые. Многие виды имеют на передней части тела, главным

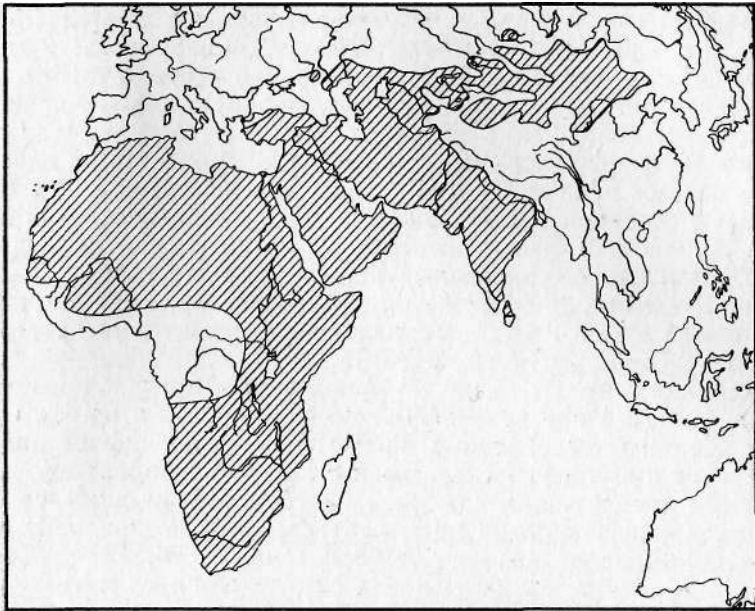


Рис. 8. Ареал подсем. *Gerbillinae*

образом на голове, белые пятна. Коренные зубы, как правило, с корнями, но есть виды и с гипсодонтными зубами.

Большинство песчанок — ночные животные. Активны круглый год, в спячку не впадают. Питаются семенами, плодами, луковичками, корневищами, зелеными частями растений, а также насекомыми.

Живут в норах различного устройства, от простых до очень сложных, достигающих 2—3 м глубины и открывающихся на поверхности земли многочисленными входными отверстиями.

Среди песчанок можно выделить две основные жизненные формы — ночные семяяды и дневные зеленояды. Первую группу составляет подавляющее большинство видов. Все они ночные животные, избегающие отрицательного влияния пустынного климата путем смещения активности на более благоприятное время суток. Они питаются концентрированным кормом — семенами, плодами, луковичками, насекомыми, в связи с чем их индивидуальные участки достаточно велики. Они подвижны, имеют удлиненные задние конечности, длинный хвост, часто передвигаются прыжками. Норы у этих видов простые или более сложные. Многие виды заселяют горные области и устраивают норы под камнями.

Представителем другой жизненной формы является *Rhombomys*, а также, вероятно, *Brachiones* и *Psammomys*. Эти дневные зверьки, питающиеся преимущественно вегетативными частями растений. Малокалорийный корм требует частых приемов «ищи». Осуществить это в условиях пустынного климата при дневной активности этих песчанок дают возможность их сложно устроенные обширные норы. Распространение этих видов приурочено в основном к равнинным частям Сахаро-Гобийской пустынной области, где в относительно мягких грунтах зверьки могут создавать свои сложные норы. Наиболее грандиозные и сложные подземные сооружения устраивает большая песчанка (*R. opimus*) на песчаных равнинах Турана и лёссовых предгорьях Копетдага [Кучерук и др., 1972].

Песчанки играют важную роль в пустынных биоценозах. В ряде биотопов они доминируют по численности и по биомассе среди наземных позвоночных, являются видами-эдификаторами, топические или трофические связи с которыми определяют возможность поддержания высокой численности и даже самого существования в пустыне массы других видов позвоночных животных и микроорганизмов [Дубровский, 1974, 1977]. Такое положение песчанок в биоценозах определяется главным образом их роющей деятельностью. Норы их, как сложные, так и простые, служат убежищем для многих других видов. Животные используют их не только как укрытие от опасности. Благодаря своеобразному режиму температуры и влажности в норах, особенно сложных, создается микроклимат, отличный от наружного и благоприятствующий развитию целого комплекса индицолов и таких паразитов, как блохи, клещи, москиты и др. Из кровососущих членистоногих для нор песчанок особенно характерны блохи, отличающиеся видовым разнообразием, и гамазовые клещи, имеющие наибольшие индексы обилия [Бахаева, 1960; Дудникова, Лукьянова, 1960; Перфильев, 1966; Новокрещенова, 1967; Нельзина и др., 1969; Климова и др., 1970; Артемьев и др., 1972; Дарская, 1977].

Среди песчанок нет промысловых видов. Семяноядные виды песчанок, живущие в простых норах, могут проникать на окраины населенных пунктов и даже в жилища человека. Более влаголюбивые виды поселяются среди полей в насыпях арыков. Устраивая норы в земляных насыпях, песчанки наносят определенный вред ирригационным сооружениям, железным и шоссейным дорогам.

Медицинское значение подсемейства особенно велико. Песчанки являются основными носителями возбудителя чумы в пустынных природных очагах Старого Света на всем протяжении пустынного пояса, от Северо-Восточного Китая, Монголии, Средней, Передней, Малой Азии до Аравии и Мавритании и от

Северного Прикаспия до Северо-Западной Индии и Южной Африки. Песчанки являются основными носителями возбудителей в природных очагах кожного лейшманиоза, клещевого спирохетоза, некоторых риккетсиозных и вирусных инфекций. От них выделены возбудители лихорадки Ку (*Rhombomys*, *Meriones*), цуцугамуши (*Tatera*, *Meriones*), лимфоцитарного хориоменингита (*M. shawi*), листериоза, эризипелоида (*Tatera*, *Meriones*, *Rhombomys*), лептоспироза (*Rhombomys*), сибирской язвы (*M. libycus*), лихорадки Западного Нила, москитной лихорадки и некоторых других [Шеханов, 1970; Davis e. a., 1970; Дубровский, 1977; и др.]. Однако эпидемиологическая роль песчанок, как правило, незначительна, поскольку среди них нет промысловых и настоящих синантропных видов.

***Rhombomys opimus* Lichtenstein, 1823 —**
большая песчанка

Большая песчанка относится к монотипичному роду подсемейства песчанок. От видов рода *Meriones* отличается сравнительно крупными размерами (длина до 20 см), несколько приплюсненной мордой и более короткими ушными раковинами. На верхних резцах имеются по две продольных бороздки. Коренные зубы без корней. $2p=40$.

Ареал большой песчанки охватывает пустыни Казахстана, Средней и Центральной Азии, Иранского нагорья (рис. 9).

Северо-западная граница ареала в историческом аспекте претерпевала неоднократные изменения. Они были обусловлены разными этапами развития Прикаспийской низменности, позволившими зверькам в позднем плейстоцене — среднем голоцене населять Волго-Уральские пески, Калмыкию, Восточное Предкавказье [Громов, 1957; Малеева, 1967, Тропин, 1971]. В периоды крупных трансгрессий Каспийского моря происходило сокращение этой части ареала.

В пределах ареала большие песчанки заселяют практически все типы пустынь, избегая голых такыров и солончаков, щебнистых равнин, развеваемых песков и пухляков, участков с высоким стоянием грунтовых вод [Варшавский, Шилов, 1956; Леонтьева, 1966]. Зверьки предпочитают для норения неровности рельефа с достаточно рыхлыми мелкозернистыми отложениями и с разнообразной неодновременно вегетирующей растительностью. В разных частях ареала освоение большой песчанкой зональных ландшафтов происходит по-разному. На севере в качестве основных биотопов выступают шлейфы песчаных массивов, береговые склоны соров, бессточные понижения с рыхлыми наносами, островки мелкобугристых закрепленных песков, супесчаные всхолмленные равнины аллювиального происхождения, древние дельты, широкие сухие долины и сухие русла рек.

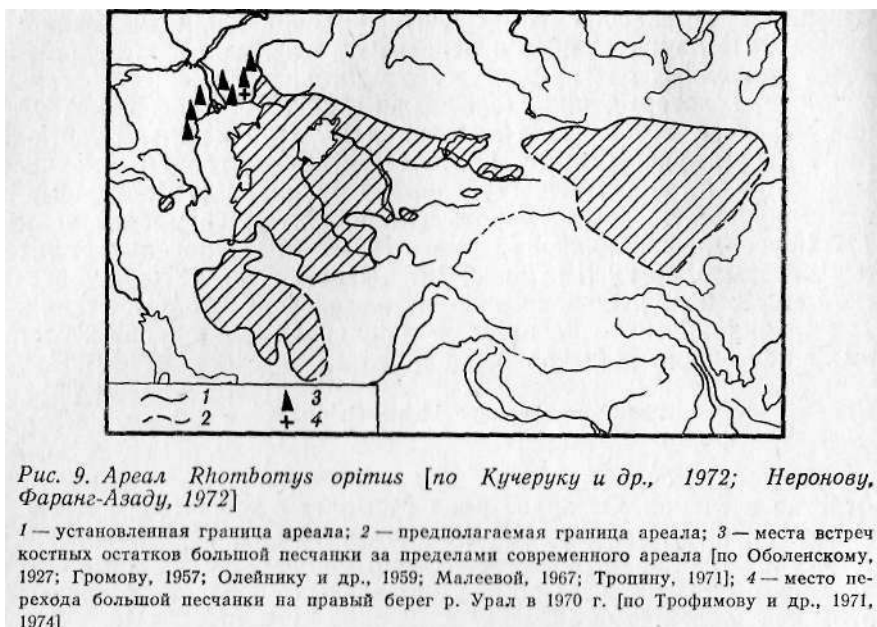


Рис. 9. Ареал *Rhombomys opimus* [по Кучеруку и др., 1972; Неронову, Фаранг-Азаду, 1972]

1 — установленная граница ареала; 2 — предполагаемая граница ареала; 3 — места встреч костных остатков большой песчанки за пределами современного ареала [по Оболенскому, 1927; Громову, 1957; Олейнику и др., 1959; Малеевой, 1967; Трошину, 1971]; 4 — место перехода большой песчанки на правый берег р. Урал в 1970 г. [по Трофимову и др., 1971, 1974]

На юге туранской части ареала, где менее выражено биотопическое разнообразие, зверьки особенно широко осваивают песчаные пустыни и районы с лёссовыми отложениями.

В Центральноазиатской части ареала спорадичность вида обусловлена приуроченностью зверьков к островкам бугристых песков, разобщенных обширными каменистыми пространствами, и к песчаным участкам по днищам озерных котловин [Банников, 1954].

На Иранском нагорье и на Бактрийской равнине в Северном Афганистане основными биотопами большой песчанки являются пологие подножия холмов с хорошо развитыми сероземами на рыхлом делювии, мелкобугристые пески, долины рек и древнеозерные котловины [Елисеев, Келлина, 1963; Акиев, 1968; Неронов, Фаранг-Азад, 1972].

В биоценозах туранских пустынь большая песчанка является фоновым видом. Ее численность в каждом из них в той или иной степени сопряжена с уровнем оптимальности условий обитания вида. В оптимальных местообитаниях, для которых характерна биотопическая мозаичность с относительным постоянством и разнообразием кормов, численность колеблется по годам незначительно (в среднем в 3—4 раза) и составляет обычно 4—12 зверьков на 1 га. Глубоких депрессий в таких местах не наблюдается. В субоптимальных условиях обитания с обширными рав-

номерными в биотопическом отношении пространствами плотность населения большой песчанки испытывает резкие колебания: высокие подъемы чередуются, как правило, с глубокими депрессиями, причем размах изменений численности достигает зачастую 20—50-кратных величин (от 1 зверька на 2—3 га до 30—40 особей на 1 га).

Таким образом, для большой песчанки характерны два основных типа динамики численности: относительно устойчивая численность в оптимальных и неустойчивая — в субоптимальных условиях обитания. Первый более характерен для северных районов ареала.

На многолетнем отрезке времени этим грызунам свойственна 4—6- и 10—11-летняя цикличность обилия [Бурделов, 1959]. При этом периоды высокой численности зверьков в северных пустынях наблюдаются чаще, чем в южных [Кучерук и др., 1972].

Сезонные изменения количественного состава популяций большой песчанки во многом зависят от исходного уровня плотности населения и фазы динамики численности. Так, в Северо-Западных Кызылкумах в результате весеннего размножения в фазы спада, низкого стояния и нарастания поголовье зверьков увеличивалось в среднем на 75, а в периоды пика — на 53%. При пиках и спадах число особей от лета к осени сокращалось на 27—36%, тогда как при низком стоянии и нарастании, напротив, увеличивалось на 25—42%)- Смертность зверьков за ноябрь — февраль в фазах пика и снижения численности составляла 77—97%), а в фазах депрессии и восстановления — лишь 11—17%.

Широко распространено мнение, что численность большой песчанки находится в прямой зависимости от количества осадков, определяющих развитие растительности. При этом в одних случаях решающую роль видят в осадках холодного времени года, в других — весеннераннелетних или в состоянии кормов предшествовавшего года. Между тем наблюдения последних лет не подтверждают зависимости многолетних изменений численности большой песчанки от условий погоды или состояния растительности [Бурделов, 1956; Найден и др., 1965].

Все эти противоречия свидетельствуют о сложном взаимоотношении популяций грызунов с факторами погоды и растительным покровом, когда простые корреляции могут оказаться лишь внешней стороной явления (при наличии параллельно развивающихся событий). Отмечено, например, что воздействие указанных факторов по-разному проявляется даже на смежных участках, если там имеются популяции большой песчанки с собственными ритмами движения численности [Касаткин, 1963].

По типу питания большую песчанку относят к зеленоядам. В этом отношении она близка к группе серых полевок. В разных регионах и ландшафтах наборы ее кормов могут заметно отли-

чаться, причем с юга на север происходит увеличение числа видов растений, используемых грызунами.

Несмотря на широкий спектр кормовых растений, основу питания большой песчанки при сезонной смене кормов составляет обычно ограниченный круг видов, доминирующих в конкретной местности [Камбулин, 1941; Нургельдыев, 1969; и др.]. Весной в кормовом рационе большой песчанки преобладает эфемеретум (мятлик, осока и др.), по мере выгорания которого увеличивается доля полукустарников и кустарников. Среди последних важным объектом является саксаул. Широко поедаются также полыни, астрагалы, солянки. Осенью и зимой преимущественно используются ветки и кора кустарников. Семена и подземные части растений (луковицы, корневища) зверьки употребляют реже; однако эти корма весьма характерны для южных частей ареала [Стальмакова, 1954; Нургельдыев, 1969]. Иногда поедают членистоногих.

На зиму эти грызуны запасают в основном вегетативные части растений, укладывая их в специальных камерах. Запасы могут достигать 50 кг и более; на севере ареала они значительно обширнее, чем на юге [Лобачев, Хамдамова, 1972]. Иногда устраивают стожки на поверхности нор.

Большая песчанка обладает полиэстральным размножением. Основной репродуктивный сезон приходится в южных частях ареала на февраль — апрель, в северных — на март — май. В это время бывает обычно два следующих один за другим выводка. Летом размножение, как правило, резко сокращается (в южных районах часто до полного приостановления). В конце лета и осенью может иногда наблюдаться второй подъем генеративной активности, однако значительно ниже первого [Булыгинская, Поляков, 1958; Нургельдыев, 1969; и др.]. Зимнее размножение, зачастую незначительное, характерно лишь для южных пустынь [Васильев и др., 1963].

В первом весеннем генеративном цикле участвуют практически все перезимовавшие особи. Продолжительность первой беременности — 23—24 дня. Совмещенная с лактацией беременность длится 27—34 дня [Леонтьева, 1961; Щеглова, 1976]. Максимальное число эмбрионов — 14.

Обычно в течение года каждая из перезимовавших самок дает два, реже три выводка, хотя в условиях вивария с апреля по сентябрь они могут приносить по 4 и даже 5—6 пометов [Булыгинская, Поляков, 1958; Леонтьева, 1961]. В летне-осеннем размножении, по-видимому, в абсолютном большинстве участвуют самки текущего года рождения [Бурделов, 1953; Васильев и др., 1963; и др.].

Молодые на 9—10-е сутки полностью покрываются шерстью и на 13—16-е сутки прозревают [Соколов, Скурат, 1969]. До 12—

13-дневного возраста детеныши питаются только молоком матери, а затем начинают переходить на растительную пищу. Общая продолжительность лактации—20—30 дней [Щеглова, 1976]. По*ловой зрелости достигает в возрасте около двух месяцев [Булыгинская, Поляков, 1958].

Максимальная продолжительность жизни больших песчанок в виварии—3—4 года, но уже в трехлетнем возрасте они не размножаются [Соколов, Скурат, 1969; Щеглова, 1976]. В природе эти грызуны также могут доживать до трех лет, но чаще — до 1—1,5 лет [Бурделов, 1958; Кулик, 1959].

Высокая потенциальная плодовитость большой песчанки в разные годы реализуется по-разному, выступая в качестве одного из главных регулирующих численность факторов. Показатели размножения выше в период низкой численности популяций.

В южных районах ареала размножение бывает более растянутым и чаще испытывает резкие изменения по годам; в северных оно относительно стабильно и захватывает, как правило, 7—8 месяцев. По среднему числу эмбрионов у зверьков из разных регионов особых отличий не выявлено.

Нора большой песчанки представляет сложное и обширное сооружение, за что ее часто называют «колонией». Внешне нора выглядит как большая группа отверстий (иногда до нескольких сотен), разбросанных на участке с поперечником до 30—50 м. Суммарная длина подземных ходов достигает 300—400, а глубина—2,5—3 м. В норе имеются поверхностные подземные ходы (обычная глубина 30—50 см), где в основном расположены и камеры для запасов корма; ходы средних ярусов (60—100 см) с небольшими камерами и тупиками; немногочисленные глубокие ходы (глубже 100 см); гнездовые камеры, встречающиеся во всех ярусах. На долю поверхностных ходов приходится, как правило, 80% общей протяженности всех ходов, средних ярусов—14 и глубоких—6% [Кучерук и др., 1972].

Камеры для запасов корма представляют широкие (до 50 см) и высокие (до 40—60 см) пустоты длиной иногда до 1,5—2 м. Гнездовые камеры чаще имеют округлую форму до 15—20 см в диаметре. В самых глубоких камерах зверьки зимуют, собираясь группой в одном гнезде; в таких же гнездах обитают молодняк, рожденный ранней весной. В середине весны и осенью песчанки придерживаются среднего горизонта. Поздней весной и летом выводки размещаются в верхнем ярусе, где в коротких тупичках отдыхают и взрослые особи. Общая схема устройства нор и их использования несколько меняется в разных условиях в зависимости от зональности, ландшафта, местоположения норы, характера грунта (особенно от его плотности).

Важной отличительной чертой нор большой песчанки является их своеобразный микроклимат, в значительной мере опреде-

ляющий возможности существования не только самих грызунов, но и многочисленных паразитов и сожителей. Установлено [Соколов, 1960; Ильинская, 1967; Соколов, Положихина, 1964; Ширанич и др., 1965; и др.], что в верхних отделах нор суточные и сезонные колебания относительной влажности воздуха и температуры в целом совпадают с соответствующими параметрами на поверхности почвы. Однако чем дальше от входа и глубже, тем эти колебания становятся меньше. Наиболее стабилен гигротермический режим в глубинных гнездовых (зимовочных) камерах. Все это позволяет зверькам и их эктопаразитам во все сезоны года находить в разных частях норы оптимальные условия для своей жизнедеятельности.

Для больших песчанок характерен семейно-групповой образ жизни. Семья состоит из самца, самки и их потомства разных генераций. В отдельные периоды жизни популяций могут, кроме того, формироваться простые и сложные семейные группы, которые относительно непостоянны. Простая семейная группа включает самца и двух — трех самок с их выводками, совместно использующими общую гнездовую нору (чаще это наблюдается в условиях избыточной плотности населения или на участках, где жилища лимитированы). В сложной семейной группе самец объединяет несколько самок, обитающих в отдельных гнездовых норах (подобные группы появляются обычно в период пониженной численности). Пребывание посторонних половозрелых самцов на территории семейной группы временно, они, как правило, активно изгоняются хозяином участка.

Парцеллярные группировки у большой песчанки [Наумов и др., 1972], по-видимому, следует понимать как сложные семейные группы. Посещение самцами (реже самками) чужих нор дает зверькам информацию о состоянии охраны соседних территорий и возможности их использования. При этом «индивидуальному» участку ряда других грызунов у большой песчанки соответствует понятие «семейного» участка [Кучерук и др., 1972]. Под семейным участком в данном случае понимают территорию одной или нескольких гнездовых нор и систему защитных нор — «выселков» — при наличии последних. В состав семейного участка может иногда входить 11—12 нор-колоний [Наумов и др., 1972].

Расселение молодняка в период низкой плотности популяций начинается вскоре после перехода его к самостоятельному образу жизни. При повышенной численности, когда пустующие норы на территории практически отсутствуют, молодые длительное время остаются с родителями и зимуют общей группой или, перераспределяясь по территории, могут входить в состав других зимующих групп.

В зимний период активность и подвижность большой песчанки минимальна [Камбулин, 1941; Крылова и др., 1954]. В север-

ных частях ареала зверьки в этот период подолгу отсиживаются в норах и кормятся собранными запасами, в южных — жизнедеятельность особей снижается мало. Эти грызуны активны в течение светлой части суток на протяжении всего года. Суточная активность в холодный период одновершинна с пиком в середине дня, в жаркое время — двувершинна с подъемами в утренние и вечерние часы. Несмотря на дневной образ жизни, отдельные особи большой песчанки могут иногда проявлять активность ночью. Последняя часто связана с периодом расселения молодых [Камбулин, 1941; Марин, Ротшильд, 1961].

В плане природной очаговости болезней и интенсивности эпизоотического контакта важное место занимает подвижность особей и дальность их перемещений. У большой песчанки различают преимущественно два типа перемещений; местные и миграционные [Бурделов и др., 1964]. Передвижения основной массы зверьков (до 85%), включая местные миграции в поисках лучших убежищ, кормовых участков, выселение отдельных семей и их частей на соседние колонии и т. д., происходит в пределах 100—500 м [Кулик, 1955; Наумов и др., 1972].

Миграционные перемещения больших песчанок, связанные обычно с расселением особей, происходят на более далекие расстояния. При этом известны случаи перехода отдельных зверьков на расстояние до 5 и даже до 10—12 км.

В сезонном аспекте можно различать либо три подъема подвижности: весенний, летний и осенний, либо два: весенний и летне-осенний. Весной увеличение подвижности связано с перераспределением особей после зимовки и с периодом гона, в летне-осеннее время — главным образом с расселением молодых.

В норах большой песчанки, благодаря их обширности, глубине и своеобразному микроклимату, создаются благоприятные условия для существования многих эктопаразитов, которые находят здесь оптимальную среду не только для питания, но и размножения. Известно около 30 видов различных кровососущих членистоногих, обитающих постоянно или временно в жилищах этих грызунов [Петрищева, 1972].

Наиболее массовыми эктопаразитами большой песчанки в разных частях ее ареала являются: из клещей — *Haeraaphysalis numidiana*, *Hyalomma asiaticum*, *Ornithodoros tartakovskyi*, *Haemolaelaps angustiscutis*, *H. longipes*, *Hirstionyssus meridianus*, *Eulaelaps stabularis*, *Trombicula autumnalis*, *Leeuwenhoekia major*, *Euschongastia rotundata*; из блох — *Xenopsylla hirtipes*, *X. nuttali*, *X. gerbilli*, *X. skrjabini*, *Coptopsylla lamellifer*, *Ceratophyllus tersus*, *C. olgae*, *Ctenophthalmus dolichus*; из москитов — *Phlebotomus papatasi*, *Ph. sergenti*, *Ph. caucasicus*, *Ph. mongolensis*, *Ph. alexandri*, *Ph. andrejevi*, *Sergentomyia arpaklensis*, *S. grekovi* и др.

Одни виды иксодовых клещей (*H. asiaticum*) паразитируют на большой песчанке в стадии личинки и нимфы, другие (*H. numidiana*) — во всех активных стадиях. Из аргасовых клещей постоянную приуроченность к норам большой песчанки проявляет *O. tartakovskiy*, для которого этот грызун служит основным прокормителем. Все активные фазы развития *O. tartakovskiy* встречаются на протяжении всего года с наибольшим обилием в конце весны и летом.

Из массовых видов гамазовых клещей большой песчанки лишь *H. meridianus* проявляет облигатную гематофагию, являясь гнездовым паразитом. В юго-восточной Туркмении на молодых зверьках, взятых из гнезда, иногда насчитывается до 500 экз. и более этих гамазид [Меледжаева, 1964]. Среди краснотелковых клещей часто доминирует *L. major*, обитающий в основном в периферических ходах нор. Максимальная пораженность зверьков его личинками приходится на весенние месяцы.

Видовой состав блох большой песчанки, их алиментарная и генеративная активность также имеют выраженную сезонную динамику. Особую экологическую нишу в этом плане занимают осенне-зимние виды (*C. lamellifer*, *C. tersus*, *C. olgae*, *Paradoxopsyllus teretifrons*, *C. dolichus*, *Rhadinopsylla cedestis*, *Stenoponia vlasovi* и др.), а также блоха *Echidnophaga oschanini*, пребывание имаго которой приурочено к летнему сезону. Постоянно доминируют по численности блохи рода *Xenopsylla*, паразитирующие круглый год. Разным частям ареала большой песчанки соответствует тот или иной вид блох этого рода. Индексы обилия на зверьках изменяются от единиц до десятков, в норах — от десятков до многих сотен блох.

Сезонный ход численности *Xenopsylla* в южных и северных подзонах пустынь заметно отличается. Период низкой численности этих блох в теплое время года в южной подзоне более продолжителен, чем в северной. При этом количество блох в норах зверьков в северной части пустынь во все сезоны намного выше, чем в южной. Так, в Северо-Восточном Прикаспии показатели численности *Xenopsylla* превосходят таковые на более южных территориях летом в 8—10, зимой — в 2—3 раза. Кроме того, в северных пустынях на протяжении года численность блох меняется в 3—4 раза, а не в десятки раз, как в более южных районах.

Обычным местом обитания *Xenopsylla* в теплое время года являются камеры для запасаания корма и поверхностные ходы. В последних они рассредоточиваются преимущественно летом, когда песчанки часто меняют использование отдельных участков норы. С наступлением холодов блохи перемещаются в средние и нижние ярусы нор. В теплое время года эти членистоногие часто мигрируют к устьям нор, что усиливается после гибели хозяина.

Помимо рассмотренных групп эктопаразитов в норах боль-

шой песчанки обильны и кровососущие двукрылые, особенно москиты [Петрищева, 1946, 1961; и др.]. В жилищах этих грызунов происходит массовый выплod москитов, главным образом рода *Phlebotomus*, для которых большая песчанка — основной объект питания.

Заметный рост численности *Phlebotomus* в южных районах приходится, как правило, на конец весны, а затем новый подъем — на середину или конец лета. В одной гнездовой камере песчанок может выплываться более 500 москитов [Петрищева, 1961]. В период массового лёта *Phlebotomus* на отдельных норах-колониях в юго-восточных Каракумах за ночь ловили до 9000 этих насекомых [Кулик и др., 1973]. Наибольшая активность москитов начинается в сумерках и продолжается до полуночи. Для кровососания обычно используется верхний край ушной раковины зверьков.

Пребывание москитов внутри норы больших песчанок связано с теми ее участками, где зверьки находятся во время дневного и ночного отдыха [Кулик и др., 1968a]. При этом скопления насекомых наблюдаются в центральных ходах.

Некоторые другие виды кровососущих двукрылых, в частности, комары, мокрецы, мошки, могут временно использовать норы зверьков как убежища от дневной жары, непогоды и, возможно, для зимней диапаузы. В период своей активности эти насекомые иногда питаются и на хозяевах норы. Например, на большой песчанке установлено кровососание 14 видов комаров [Петрищева, 1972].

Таким образом, на Основе трофических и других связей в жилищах большой песчанки может формироваться очень богатый многовидовой комплекс различных кровососущих членистоногих. По своей сложности и обширности он не уступает соответствующим комплексам нор дикобраза [Петрищева, 1961, 1972] и, по-видимому, намного превосходит группировки эктопаразитов у всех остальных видов грызунов.

Большая песчанка является носителем возбудителей широкого круга инфекций. В ее популяциях установлены эпизоотии пастереллеза, эризипелоида, сальмонеллеза, листериоза. Отмечена зараженность зверьков пироплазмозом и спирохетозом, токсоплазмозом, кокцидиозом, лептоспирозом, бруцеллезом и патогенными энтерококками [Шеханов, 1970; Дубровский, 1977].

В отдельных частях ареала большие песчанки в массе поражены альвеококком и филяриями. Известно также носительство большой песчанкой возбудителей Ку-риккетсиоза, клещевого риккетсиоза Северной Азии, москитной лихорадки, лихорадки Западного Нила, орнитоза, сибирской язвы, псевдотуберкулеза и ряда других заболеваний. В эксперименте выявлена высокая чувствительность зверьков к туляремийному микробу [Мартин-

невский и др., 1961]. Однако особо важное значение на территории туранских пустынь эти грызуны имеют в природных очагах чумы и кожного лейшманиоза.

Первые сведения о зараженности больших песчанок возбудителем чумы относятся к 1924—1926 г. В дальнейшем установлено существование обширного Среднеазиатского равнинного очага чумы, где эти грызуны выполняют роль основного носителя, а главными переносчиками являются их блохи рода *Xenopsylla*. Границы очага во многом совпадают со среднеазиатско-казахстанской частью ареала этого грызуна.

По отношению к микробу чумы большая песчанка обладает широким диапазоном индивидуальной чувствительности. Однако при высоких дозах заражения вирулентными штаммами выживает в среднем 50—60% особей, что дает основание рассматривать этот вид, как весьма резистентный к чуме [Петрунина, 1951; и др.].

Основной путь передачи возбудителя происходит по схеме грызун — блоха — грызун. Важное значение в этом имеет длительность и выраженность у зверьков бактериемии. По результатам многих исследователей, бактериемия у большой песчанки наступает в основном на 4—6-е сутки и длится обычно от 3 до 24 часов. Наблюдаются и затяжные формы болезни, приводящие иногда к обострению инфекционного процесса [Петрунина, 1951; Левина, 1960; и др.].

Сезонные сдвиги в чувствительности больших песчанок к возбудителю чумы наблюдались лишь при заражении подкожным методом (шприцем). При этом большинство авторов отмечают пониженную резистентность зверьков весной и осенью [Акиев, Вологина, 1960; Левина, 1960]. Однако при заражении заблокированными блохами существенных сезонных различий в инфекционной чувствительности особей не установлено [Новокрещенова и др., 1969; и др.].

В природе наблюдаются также колебания в чувствительности большой песчанки к чуме в разные годы. Обычно эти колебания сопряжены с соответствующими фазами динамики численности особей. Выявлено, например, что большие песчанки более устойчивы к заражению в начале фазы высокой численности, чем в конце [Корнеев и др., 1971]. Еще более выраженная резистентность этих грызунов наблюдается в период нарастания плотности их популяций и, напротив, значительное повышение чувствительности к микробу чумы происходит во время снижения численности. В данном случае результаты экспериментов и полевых наблюдений совпадают. Есть основания полагать, что выявленные отличия инфекционной чувствительности особей в разные периоды движения численности непосредственно связаны с общей динамикой неспецифической резистентности популяций.

Развитие эпизоотии чумы среди больших песчанок имеет сезонный и многолетний ритм, отличающийся в разных подзонах пустынь. Общей закономерностью для всего среднеазиатского пустынного очага считается двухвершинный характер эпизоотической кривой с весенним и осенним подъемами [Федоров и др., 1955 и др.]. Однако в северной подзоне пустынь зачастую наблюдается летнее обострение эпизоотического процесса [Ермилов и др., 1970]; в южной подзоне этого обычно не происходит, но имеется возможность зимнего течения эпизоотии [Федоров и др., 1960; Солдаткин, Северова, 1970]. Это обусловлено особенностями экологии основных носителей и переносчиков в разных частях очага.

Наиболее резкие отличия между указанными подзонами касаются многолетнего ритма эпизоотического процесса. Так, в северных частях очаговой территории (Северо-Восточный Прикаспий, Северное Приаралье) средняя продолжительность перерывов между эпизоотиями на конкретных участках составляет около двух лет, а в южных (Каракумы, Южные Кызылкумы) — семь лет. При этом площадь участков синхронного протекания эпизоотии на юге в 3—4 раза больше, чем на севере очага [Руденчик, Ермилов, 1975].

Интенсивность эпизоотии и их территориальное распространение в популяциях большой песчанки зависят от широкого круга факторов, среди которых основное значение имеют уровень численности зверьков и их блох, уровень активности и подвижности особей и их физиологическое состояние. Все это в значительной мере определяется условиями обитания популяций.

В оптимальных условиях обитания песчанок эпизоотии чумы регистрируются с большим постоянством, но часто носят локальный характер; зараженность зверьков в пробах обычно не поднимается выше 3—4%. В субоптимальных условиях эпизоотии относительно кратковременны (обычно 2—3 года), возникают периодически, иногда с длительными перерывами (до 10 лет и более). Развитие массовых заболеваний в этих случаях приурочено, как правило, к высокому уровню или началу спада численности грызунов, что можно связать с рассмотренным выше изменением инфекционной чувствительности особей по годам. Эпизоотии в таких местах отличаются широким распространением и интенсивностью (до 10% и более зараженных зверьков). Первый тип эпизоотии чумы более характерен для северных районов очага, второй — для южных.

Естественная пораженность кожным лейшманиозом большой песчанки впервые установлена Н. И. Латышевым. Позднее эти грызуны были признаны основными носителями лейшманий (*Leishmania tropica major*), а главными переносчиками — москиты *Phlebotomus*, в первую очередь *Ph. papatasi*, *Ph. caucasi-*

cus, *Ph. andrejevi* и *Ph. mongolensis*. Важное значение в природной очаговости кожного лейшманиоза большая песчанка имеет и в пределах Иранского нагорья [Елисеев, Келлина, 1963; Nadim, Faghiih, 1968; Farhang-Azad, 1970].

Первоначально полагали, что кожный лейшманиоз приурочен только к южным пустыням. Однако в настоящее время доказано, что природные очаги этой болезни существуют значительно севернее и практически совпадают с распространением большой песчанки в среднеазиатско-казахстанской части ее ареала [Дубровский, 1974]. При этом только один вид москитов — *Ph. mongolensis* достигает северных районов обитания этих грызунов.

Лейшманиомы у песчанок развиваются чаще всего на ушных раковинах. Длительность инкубационного периода составляет от 13—15 дней до 2—4 месяцев, а общая продолжительность заболевания может варьировать от 2—4 до 39 месяцев [Шишляева-Матова, 1966; Елисеев, Стрелкова, 1970]. Большинство зверьков болеет хронически: в среднем 11 месяцев при заражении весной от москитов I генерации и почти 24 месяца при заражении в конце лета от москитов II генерации [Шишляева-Матова, 1966]. Сезонные и ландшафтные различия в микроклимате нор большой песчанки могут существенно влиять на формирование лейшманиом. Последние, как правило, сильнее выражены в популяциях, обитающих в ландшафтных условиях с более оптимальным для носителей и переносчиков температурным режимом [Елисеев, Стрелкова, 1966].

Сезонный ход эпизоотии кожного лейшманиоза имеет обычно двухвершинную кривую и связан в основном с двумя пиками численности москитов. Число зараженных песчанок возрастает зачастую к середине лета, а затем после некоторого спада — к середине осени. В другое время года ход изменения зараженности зверьков может варьировать в зависимости от конкретных условий разных лет [Сидорова, 1961; Дубровский, 1974].

Интенсивность эпизоотии при лейшманиозе имеет свои особенности не только в отдельные сезоны и годы, но и в разных ландшафтах. Так, для Теджен-Мургабского междуречья установлено, что интенсивные эпизоотии (больных особей в среднем около 40%) приурочены к приподнятой волнистой песчаной равнине с лучшей сохранностью нор в период депрессий численности грызунов, вялые эпизоотии (больных в среднем 9%) характерны для грядово-бугристых песков. Однако в других районах картина может быть более мозаичной.

В ландшафтах со сложной структурой выявлены участки, отличавшиеся как по уровню зараженности зверьков, так и по степени постоянства циркуляции возбудителя. Одновременно такие места отличались по уровню и характеру изменения числен-

ности больших песчанок, по видовому составу и обилию москитов. Все это позволяет на конкретных территориях выделять участки постоянной циркуляции возбудителя, участки его временного пребывания и участки, где он отсутствует [Дубровский, 1974],

Несмотря на то, что большая песчанка была рекомендована как пушной вид [Гептнер, 1930, 1931], промыслового значения она не приобрела. Общепризнанной является ее роль в качестве серьезного вредителя естественных пастбищ и саксаульников [Камбулин, 1941; Стальмакова, 1954; Нургельдыев, 1969; и др.]. Несомненен вред этого грызуна в искусственных насаждениях, в нарушении стенок ирригационных каналов и арычной сети, насыпей железных дорог, трубопроводов и т. п. Отсюда различные формы контакта человека с большой песчанкой: от простого посещения ее поселений в природе до прямого соприкосновения с норами при ликвидации повреждений, вызванных роющей деятельностью зверьков, и т. д.

Особо важное значение большая песчанка приобретает в эпидемиологическом плане как один из непосредственных источников заражения человека возбудителями различных заболеваний. Наиболее тесен контакт с песчанками отдельных контингентов (чабанов и членов их семей, гидромелиораторов, геологов и т. п.), проживающих и работающих в пустынных районах. При этом крайнюю настороженность и принятие соответствующих мер должны вызывать случайный подбор трупов или поимка больных зверьков, что не исключено, например, в играх детей. Вероятность заражения человека во много раз увеличивается во время интенсивных эпизоотии, охватывающих иногда большие по размеру территории.

Кроме непосредственного контакта с инфицированными зверьками может произойти заражение через укус кровососущих членистоногих (в частности, клещей, блох, москитов), в обилии населяющих норы грызунов. Даже относительно кратковременное пребывание человека вблизи колоний большой песчанки оказывается достаточным для нападения на него этих членистоногих—переносчиков возбудителей многих природноочаговых заболеваний. Все сказанное заставляет проводить широкий комплекс санитарно-профилактических мероприятий и рассматривать большую песчанку как вид, подлежащий строгому ограничению численности, а местами — полному истреблению.

***Meriones libycus* Lichtenstein, 1823 —
краснохвостая песчанка**

Длина тела до 170 мм, длина хвоста до 172 мм (приблизительно равен длине тела). Подошвы покрыты сероватой шерстью, за исключением небольшой полоски, идущей от пятки до их се-

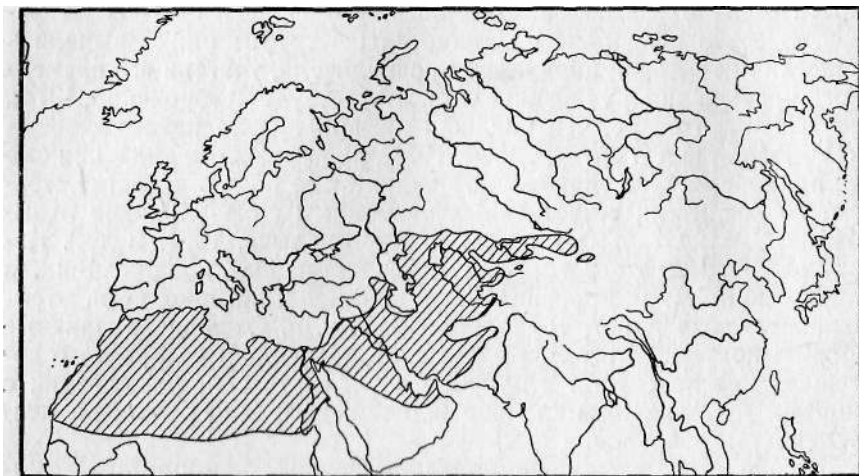


Рис. 10. Ареал *Meriones libycus*

редины. мех на спине буровато-песчаный, темнее, чем у других видов рода; шерсть на брюшке с темными основаниями. Хвост песчано-рыжий, резко отличающийся по окраске от верха спины, с мелкой из черно-коричневых волос. На передней поверхности резцов одна продольная бороздка. Коренные зубы с корнями, третий верхний коренной (M^3) много меньше предыдущего. $2p = 44$. [Громов и др., 1963; Орлов, 1974].

Распространена в Передней, Средней, Центральной Азии на восток до западной окраины пустыни Гоби, на запад ее ареал простирается до северо-западной Африки (рис. 10).

Заселяет эфемеровые и предгорные полупустыни, а также пустыни с лёссовидными и лёссово-песчаными грунтами и закрепленные пески. Она поселяется по кромке и шлейфам песчаных массивов, в саксаульниках, в сухих разнотравно-злаковых долинах, по морскому побережью, в кустарниках близ тугаев, в поймах крупных рек. В земледельческой полосе обитает по насыпям арыков, орошаемым полям, богарным залежам, на посевах люцерны и зерновых, на огородах и т. п. Проявляет склонность к синантропизму, регулярно встречается в постройках человека как в надворных, так и в жилых [Вологин, 1961].

На большей части ареала распространена спорадично, не образуя крупных сплошных поселений. Наибольшая численность наблюдается в Закавказье и Западной Туркмении. В Южном Казахстане и Узбекистане численность ее значительно ниже [Фенюк и др., 1954; Гладкина, Поляков, 1956; Бакеев и др., 1959].

У северной границы ареала численность краснохвостых песчанок относительно невысока, но довольно постоянна и резких увеличений ее не наблюдается. В Западной Туркмении и Закавказье, где уровень численности выше, наблюдаются ее резкие изменения. При массовом размножении краснохвостых песчанок в Западной Туркмении (1951—1952 г.) плотность населения их достигала в среднем 60—80, а в оптимальных местообитаниях — до 200 особей на 1 га. Вслед за таким подъемом наступила глубокая депрессия, численность сократилась до 0,1—0,01 зверька на 1 га. В Закавказье изменения численности краснохвостых песчанок наблюдались в пределах от единичных до 100 зверьков на 1 га. В периоды массовых размножений краснохвостые песчанки широко расселяются и занимают значительные территории, в периоды же депрессий заселенная ими площадь резко сокращается и они сохраняются лишь на ограниченных участках. Так, в Азербайджане в 1948 г. песчанки заселяли площадь в 500 тыс. га, а в 1949 г. — лишь 1% этой площади [Фенюк и др., 1954; Гладкина, Поляков, 1956; Бакеев и др., 1959].

В питании краснохвостых песчанок основную роль играют концентрированные корма: семена, луковички. Они составляют больше 80% рациона. Зеленые части растений краснохвостые песчанки потребляют постоянно, но главным образом как источник влаги. Поедают также насекомых, особенно весной, когда семенного корма мало. Созревание семян привлекает песчанок, и они совершают миграции на такие участки (например, на посевы зерновых). На зиму делают запасы корма. Находили запасы семян весом до 9 кг. В одной норе было обнаружено 12 кг метелок проса.

Норы краснохвостых песчанок устроены сложнее, чем у других мелких песчанок, но значительно проще, чем у большой песчанки. Нора имеет от 5 до 20 входных отверстий, диаметром 4—7 см, расположенных близко друг от друга (на площади в несколько квадратных метров). Подземные ходы достигают глубины 1—1,2 м. В такой норе имеются камеры с гнездом и запасами. Встречаются также более просто устроенные норы. Внешне нора краснохвостой песчанки напоминает таковую больших песчанок, но меньшего размера и с более кучным расположением входных отверстий. Зверьки, кроме собственных нор, охотно заселяют колонии больших песчанок. В Узбекистане из обловленных 67 нор большой песчанки в 53 (80%) были пойманы также и краснохвостые песчанки (Гладкина, Поляков, 1956; Бакеев и др., 1962]. Краснохвостые песчанки активны круглый год, ведут преимущественно ночной образ жизни.

Размножение зверьков происходит обычно в теплые сезоны года: с февраля — марта по октябрь — ноябрь включительно. В Западной Туркмении и Азербайджане в особо благоприятные

годы оно может продолжаться круглый год. На севере ареала (Северное Приаралье) сезон размножения корочек: апрель — сентябрь. За период размножения у перезимовавших самок наблюдается до трех пометов. В выводке от 2 до 12 детенышей. Беременность продолжается 22—24 дня. Молодые при благоприятных условиях в возрасте 2,5—3 месяцев достигают половозрелости. У самок, родившихся весной, в этот же год бывает до двух пометов. Иногда достигают половозрелости в тот же год и зверьки, родившиеся летом. В природе песчанки могут переживать три и даже четыре зимы [Клевезаль, Повалишина, 1970].

Для всех мелких песчанок рода *Meriones*, в том числе и краснохвостой, характерен сходный набор паразитирующих на них блох из родов *Xenopsylla*, *Ceratophyllus*, *Coptopsylla*, *Stenoponia*, *Rhadinopsylla*. В Средней Азии наиболее массовыми видами блох краснохвостой песчанки являются *Xenopsylla conformis* и *Ceratophyllus laeviceps*. В Азербайджане встречаются главным образом четыре вида: *X. conformis*, *C. laeviceps*, *Stenoponia insperata*, *Rhadinopsylla ukrainica*. Но основными паразитами песчанок являются *X. conformis*, составляющие в весенне-летние месяцы до 97—100% всех блох, а также осенне-зимняя блоха *C. laeviceps*. В Западных Каракумах на краснохвостой песчанке отмечено 11 видов блох, из которых наиболее-массовыми являются три вида: *X. conformis* (32,6% всех блох), *X. hirtipes* (27,7%) и *C. turkmenicus* (25,8%). *X. conformis* доминирует с мая по октябрь, *X. hirtipes* — в марте — апреле, а *C. turkmenicus* — в декабре — январе. Размножение этих видов определяет сезонные изменения общего индекса обилия блох [Федина, Ширанович, 1950; Дудникова, 1960; Бакеев и др., 1962; Дарская, 1977]. В Иране на краснохвостой песчанке отмечено 24 вида блох. Из них 17 видов — блохи песчанок, среди которых есть виды, доминирующие в других частях ареала песчанки (*X. conformis*, *C. laeviceps*, *C. lamellifer*, *C. turkmenicus* и другие), и виды, характерные для Ирана — *X. bixtoni*, *C. mofidii*, *C. iranica*, *N. (Cer.) baltazardi*, *St. tripectigiata*, и другие [Farhang-Azad, 1970; Farhang-Azad, Neronov, 1973].

Краснохвостая песчанка является основным носителем инфекции в природных очагах чумы Азербайджана и Иранского Курдистана [Baltazard et al., 1952; Мамед-Заде и др., 1959; Эйгелис и др., 1970]. В других очагах, например, в среднеазиатском равнинном, она только при определенных условиях вовлекается в эпизоотии чумы и является второстепенным носителем [Фенюк и др., 1960]. Так, в 1948—1954 гг. во время массового размножения краснохвостых песчанок в Туркмении они включились в эпизоотии чумы, широко расселились и распространили инфекцию на большую территорию. При этом эпизоотии чумы протекали в популяциях этой песчанки очень интенсивно [Федоров и др.,

1960]. На полуострове Мангышлак при массовом размножении краснохвостых песчанок в 1948 г. большие чумой зверьки в популяциях этого вида составляли 1,9%, а в популяции больших песчанок только 0,6%. В 1953—1954 гг. в Центральных и Южных Кызылкумах, где в эти годы тоже наблюдалась высокая численность краснохвостых песчанок, процент зараженных чумой зверьков был 0,1—0,9, т. е. был того же порядка, что и у больших песчанок [Усов и др., 1959].

Эпизоотии чумы среди краснохвостых песчанок протекают с большой гибелью зверьков, чего никогда не наблюдается во время эпизоотии на больших песчанках. Однако иногда эпизоотии и среди краснохвостых песчанок протекают вяло, без выраженного падежа зверьков.

В очагах кожного лейшманиоза краснохвостые песчанки могут быть носителем возбудителя, а в некоторых районах, где отсутствует большая песчанка, они выполняют роль основного носителя лейшманий [Дубровский, 1974].

У краснохвостых песчанок установлен клещевой спирохетоз, известны случаи выделения сибирской язвы, туляремии, а серологические данные показывают, что она контактирует с возбудителем бруцеллеза, лептоспироза, токсоплазмоза, лихорадки Ку[Шеханов, 1970].

ПОДСЕМЕЙСТВО MICROTINAE MILLER, 1896 — ПОЛЕВКИ

Подсемейство состоит из 17 родов, объединяющих более 100 видов (табл. 9), распространенных в Северной Америке (на юг до Флориды и южной Мексики), внетропической Евразии (на юг до Гималаев, Кашмира и северной Бирмы) и на средиземноморском побережье Африки. По преимуществу зверьки мелкого размера, менее 200 мм длиной и 150 г весом. Только три околводных вида (водяная полевка, флоридская ондатра и ондатра) имеют более крупные размеры и достигают соответственно веса в 300, 350 и 1800 г. Подавляющее большинство видов живет на поверхности земли и относится к зеленоядным формам, питающимся травянистой растительностью. Есть роющие формы, специализированные корнееды (слепушонки, прометеева полевка). Снежные полевки и виды рода *Alticola* обитают в скалах и каменистых россыпях. Рыжие полевки наряду с зеленью питаются семенами. Некоторые виды охотно залезают на деревья и кустарники и кормятся на ветвях, но настоящих древесных форм среди полевок нет.

Полевки являются одними из наиболее многочисленных млекопитающих и в ряде регионов относятся к основным потребителям растительных кормов. Многие виды принадлежат к глав-

Таблица 9. Число видов (цифры в скобках) в разных родах подсемейства полевков

Род	Распространение
1. <i>Dolomys</i> (1)	Балканы
2. <i>Clethrionomys</i> (6)	Лесные части внетропической Евразии и Северной Америки
3. <i>Phenacomys</i> (4)	Северная Америка
4. <i>Prometheomys</i> (1)	Кавказ
5. <i>Ondatra</i> (1)	Северная Америка
6. <i>Eothenomys</i> (5)	Восточная Азия
7. <i>Hyperacrius</i> (2)	Гималаи
8. <i>Microtus</i> (более 50)	Внетропическая Евразия, Северная Америка, Киренаика (Ливия)
9. <i>Aiticola</i> (5)	Горы Сибири, Средней и Центральной Азии
10. <i>Arvicola</i> (2)	Внетропическая Евразия
11. <i>Neofiber</i> (1)	Флорида
12. <i>Lagurus</i> (3)	Аридная часть Азии и запад Северной Америки
13. <i>Dicrostonyx</i> (5)	Тундры Евразии и Северной Америки
14. <i>Lemmus</i> (4)	Преимущественно тундры Евразии и Северной Америки
15. <i>Myopus</i> (1)	Таежная зона Евразии
16. <i>Synaptomys</i> (2)	Лесная часть Северной Америки
17. <i>Ellobius</i> (3)	Аридная часть Евразии

ным вредителям посевов сельскохозяйственных культур и естественных пастбищ.

Полевки имеют существенное значение как хозяева болезней и непосредственные источники заражения людей.

Нам не удалось найти указаний на медицинское значение представителей семи современных родов полевков, а именно: *Dolomys*, *Phenacomys*, *Prometheomys*, *Hyperacrius*, *Neofiber*, *Myopus*, *Synaptomys*. В Японии виды рода *Eothenomys* зарегистрированы как носители возбудителя лихорады цуцугамуши. Более подробные сведения по остальным родам приведены ниже.

Род *Microtus* Schrank, 1798 — серые полевки

Обширный род, включает до 10 подродов и более 50 видов [Громов и др., 1963].

Зверьки небольших размеров. Длина тела от 100 до 200 мм, вес от 20—30 до 150 г. Глаза умеренной величины, у приспособленных к норному образу жизни — маленькие (подрод *Pitymys*), у форм с дневной активностью — сравнительно крупные (подро-

ды *Phaiomys*, *Lasiopodomys*). Размеры наружного уха от небольшого скрытого в шерсти до крупного, достигающего половины длины головы. Хвост всегда длиннее задней ступни, опушенность его умеренная. Подошвы обычно голы, реже в задних отделах покрыты волосами. Окраска верха одноцветная от темной черно-коричневой до охристо-буроватой различной интенсивности и светлой желтовато-палевой.

Зубы без корней, отложения цемента во входящих углах развиты хорошо или умеренно. Свободные концы верхних резцов отклонены внутрь.

Ископаемые остатки известны с позднего плиоцена (*Microtus*, *Pitymys*, *Phaiomys*) или с плейстоцена. Распространены в Старом и Новом Свете (рис. 11). В Северной Америке — к югу до Мексики, в Евразии — до северного берега Средиземного моря, Передней и Малой Азии, северной Индии и центральных частей Китая; в Африке небольшой участок по средиземноморскому побережью. Заселяют все ландшафтные зоны от тундры в умеренном поясе до северных частей тропического пояса. В субтропическом и тропическом поясе встречаются преимущественно в горных районах, где достигают высоты 4500 м над уровнем моря.

Во всех ландшафтных зонах предпочитают биотопы с развитым травяным покровом: в тундре—луга в долинах рек, травяные болота, осоковую тундру; в тайге —разреженные леса с травяным покровом, опушки, вырубки, поляны, гари, луга и травяные болота; в широколиственных лесах — участки с хорошо развитым травяным покровом, кустарники, луга; в степях и пустынях—более мезофильные участки; в горах—все высотные пояса вплоть до альпийских лугов и горных тундр. Всюду встречаются в долинах рек и на сельскохозяйственных землях.

Большинство равнинных форм роет норы. Они относительно неглубокие (до 1 м, чаще до 20—50 см), но у некоторых видов имеют сложное строение (полевка Брандта, общественная и обыкновенная). Отдельные виды устраивают более простые норы под корнями кустов и деревьев, в кочках, а также сооружают поверхностные гнезда среди травы (пашенная, малоазийская, экономка и др.). Горные виды часто живут среди россыпи камней (подрод *Chionomys*), подобно азиатским высокогорным полевым рода *Alticola*.

Наибольшего видового разнообразия и высокой плотности населения достигают в безлесных ландшафтах умеренного пояса.

Многим видам свойственны значительные колебания численности, периодические подъемы которой могут достигать уровня массового размножения или «нашествий». Это определяет их экономическое значение. Ряд видов являются серьезными вредителями сельскохозяйственных культур и пастбищ (полевки — обыкновенная, общественная, узкочерепная, Брандта).

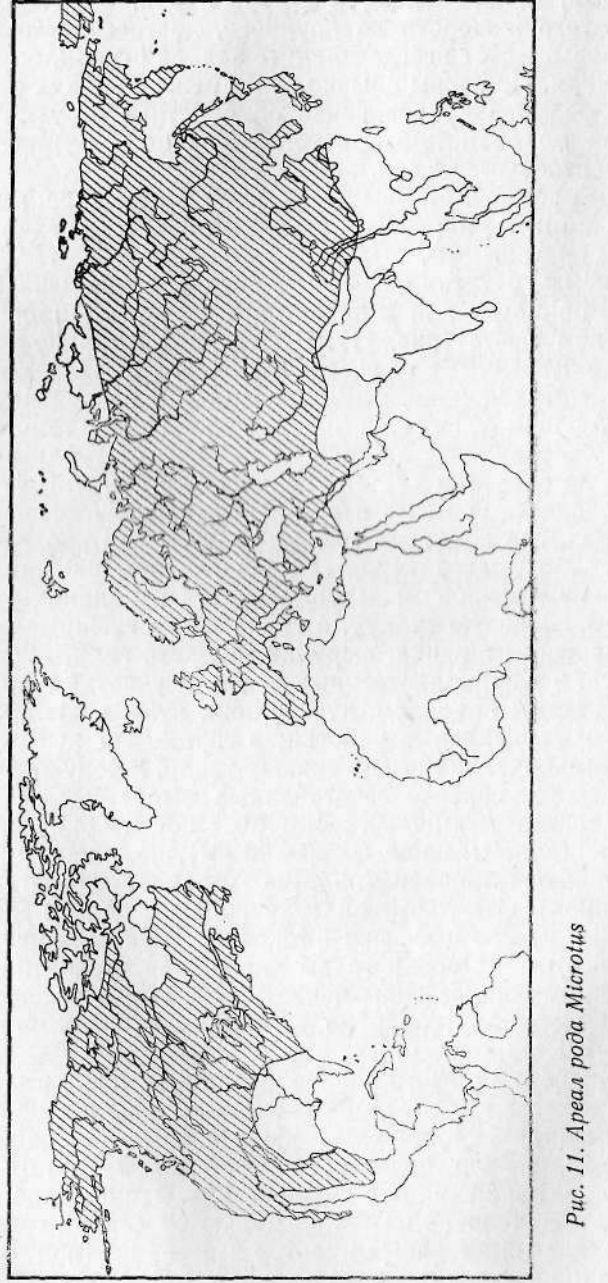


Рис. 11. Ареал рода *Microtus*

Полевки этого рода известны как основные и второстепенные носители возбудителей опасных для человека и домашних животных болезней: туляремии — обыкновенная, узкочерепная, уйгурская, Миддендорфа, экономка, кустарниковая в Евразии, калифорнийская, горная, пенсильванская, экономка в Северной Америке; чумы — обыкновенная, общественная, узкочерепная, Брандта, арчевая (в Евразии), калифорнийская, горная, *M. townsendii* (в Северной Америке); лептоспироза — экономка, обыкновенная, пашенная, уйгурская, узкочерепная в Евразии, пенсильванская в Северной Америке; риккетсиозов — японская, сахалинская, большая, обыкновенная, узкочерепная, общественная, экономка, пашенная, арчевая и ряда других инфекций [Ралль, 1960; Свешникова, 1968; Федорова, 1968; Олсуфьев, Дунаева, 1970; Кулагин, Тарасевич, 1972].

Надвид *Microtus arvalis* Pallas, 1779 —
обыкновенная полевка

На основании кариологических исследований и результатов гибридизации показана самостоятельность пяти видов обыкновенных полевок, входящих в надвид *M. arvalis*. Морфологически виды сходны по строению черепа и окраске, но отличаются по числу и строению хромосом. Диплоидное число хромосом у *M. arvalis* Pall, равно 46, у закаспийской полевки *M. transcasicus* Satun.—52, у тяныпанской *M. ilaeus* Thos.—54, у монгольской—*M. mongolicus* Radde—50 и у *M. subarvalis* Meyer, Orlov, Skhol—54. Последняя отличается от тяныпанской полевки строением хромосом и числом плеч (78 и 56) [Орлов, 1974].

Наиболее широко распространены и симпатричны—в Восточной Европе, на Урале и Закавказье *M. arvalis* и *M. subarvalis* виды-двойники, не различающиеся морфологически, но в местах совместного обитания образующие обособленные поселения [Малыгин, Орлов, 1974; Малыгин, 1974].

В обширном ареале обыкновенной полевки (*M. arvalis* и *M. subarvalis*) (рис. 12) Н. В. Башенина [1962] выделяет три основные зоны, различающиеся по численности полевок, характеру ее динамики и вредности этих зверьков. Зона доминирования, где обыкновенные полевки составляют более 50% населения мелких грызунов и около 80—90% населения культурных земель. Зона охватывает большую часть Европы, всю среднюю полосу Европейской части СССР на восток до Урала, на север до южных районов Вологодской, Кировской и Пермской областей, лесостепные области до Предкавказья и увлажненных лугостепей и высокогорных лугов Закавказья. В зависимости от распространенности свойственных полевке биотопов — лугов, травянистых пойма, лесных полей и оврагов—различаются подзоны абсолютного и от-

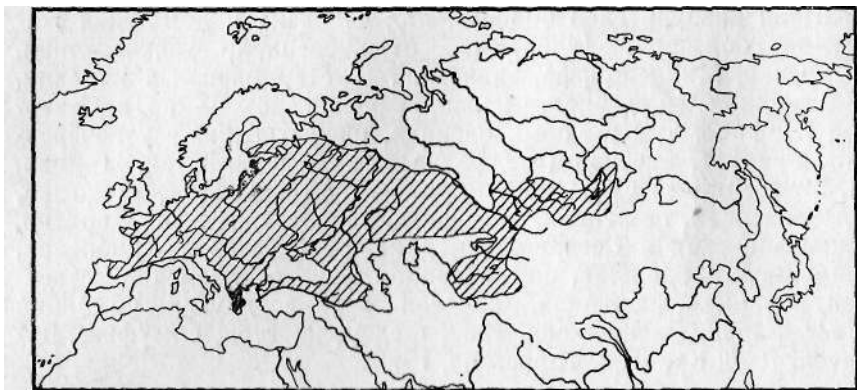


Рис. 12. Ареал *Microtus arvalis*

носительного доминирования. Последняя располагается по северной и южной границам зоны. Зона средней численности, где полевка составляет менее 50% населения мелких грызунов и даже в открытых биотопах занимает второе — третье место при массовых размножениях, уступая первенство домовый мыши, общественной полевке или степной пеструшке. Эта зона занимает часть Среднего и Нижнего Поволжья, лесостепные и степные местности восточной части ареала, засушливые районы Предкавказья и равнинные степи Кавказа, низовья Дона, юго-восток Украины, Крым, Полесье. Такой же характер заселения свойствен северному Казахстану и юго-западной Сибири, где преобладающим видом является уекочерепная полевка. В зоне спорадического распространения полевки заселяют лишь ограниченные, оптимальные для существования участки и не имеют существенного значения в составе фауны мелких грызунов. Эта зона охватывает северные и северо-восточные окраины ареала, засушливые степи юго-востока СССР.

Заселяя разнообразное местообитания, полевки, проникают на север в таежную зону по вырубкам, пашням, лугам, предпочитая более возвышенные, сухие места и избегая увлажненных, заболоченных участков. На юге, в степной зоне полевки заселяют понижения рельефа, где имеются разнотравные более влажные участки [Формозов, 1947; Башенина, 1962]. На всем ареале полевки охотно заселяют хозяйственные постройки — зерновые склады, овощехранилища, животноводческие фермы, парники, оранжереи, заселяя окраины даже таких крупных городов, как Москва. Большое значение в жизни полевков имеют скирды, ометы и стога сена, заселяемые зверьками с осени и используемые

также весной во время снеготаяния. Часть полевок зимует в подснежных гнездах, прокладывая под снегом ходы, по которым происходит передвижение полевок и обмен населения открытых стаций и ометов.

Полевки роют неглубокие норы, часто приуроченные к кочкам, пням, кустарникам. На пашнях норы недолговечны. В горах на каменистых склонах норы полевок сохраняются в течение нескольких лет.

Полевки чрезвычайно плодовиты. Наступление половой зрелости возможно у самок в возрасте 13—18, у самцов—45—50 дней. Продолжительность беременности 16—18 дней. Число детенышей в помете колеблется от 1 до 15, в среднем бывает 5—6 молодых. За сезон размножения самка приносит 2—3, реже 4 выводка. В природе продолжительность жизни полевок не превышает 8—10 месяцев, причем до этого срока доживает только 7 особей из 1000 [Наумов, 1948, 1953]. В условиях сельскохозяйственного ландшафта возможно круглогодичное размножение полевок, обусловленное тем, что зимой они обитают в скирдах и ометах, обеспечивающих их в изобилии кормом и защитой от низких температур [Кулик, 1951]. В различные годы реализация потенциальной плодовитости происходит по-разному. Ограничивают размножение полевок летние засухи, зимние холода. При высокой численности полевок задерживается половое созревание молодых особей. Продолжительность интенсивного размножения может изменяться от 3 до 8 месяцев.

Лабильность интенсивности размножения и высокая смертность определяют непостоянство численности полевок. В разных частях ареала ее изменения имеют разный характер. Наибольшая амплитуда колебаний свойственна зоне доминирования, где благоприятные условия существования на обширных сельскохозяйственных угодьях обуславливают возможность чрезвычайно высоких подъемов численности, охватывающих громадные территории. Пики численности, характеризующиеся как «массовые размножения» полевок, сменяются резким снижением числа зверьков, сохраняющихся в ограниченных участках — стациях переживания: лугах, вырубках, кустарниковых опушках, посевах многолетних трав и т. п. Различия в показателях обилия полевок в этих условиях достигают нескольких сот и даже тысячекратных размеров [Башенина, 1962; Максимов, 1964; Домбровский, 1971].

Ведущее значение для движения численности полевок имеют климатические условия, определяющие периоды «больших волн», наблюдающихся одновременно на обширных пространствах со сходными природными условиями. Высота пиков численности корректируется хозяйственной деятельностью человека. Промежутки между пиками численности не имеют правильной перио-

личности. Так, например, в Московской области массовые размножения полевков наблюдались в 1894—1895; '1901—'1902; 1913—1914; 1923—1924; 1933—1934; 1937—1938; 1941—1942 гг., т. е. через 5, 10, 8, 8, 3 и 3 года [Башенина, 1962]. В последующем высокая численность полевков отмечена в 1948 г., а затем в 1963 г.—через 14 лет. Но следующий пик численности наступил уже в 1966—1967 г. [Домбровский, 1971]. Менее высокие подъемы численности—«малые волны» — наблюдались в некоторых районах Московской области 3—4 раза за десятилетие (1947—1956 гг.), а в других — 1—2 раза. Периоды депрессии численности в одних районах продолжались 1—2 года, в других—3—4 года или на протяжении 7—8 лет. Сходное движение численности полевков наблюдалось в 1948—1970 гг. и в Тульской области [Мясников, 1976].

Смертность полевков определяется различными факторами: деятельностью хищников, неблагоприятными метеорологическими условиями, болезнями.

Воздействие хищников-миофагов на полевков является постоянным, но изменяется в соответствии с различиями в плотности населения полевков и сезонными отличиями в распределении по станциям и образе жизни. Полевков истребляют четвероногие хищники—лисицы, мелкие куньи и различные пернатые. Воздействие хищников усиливается в некоторые сезоны, когда полевки лишаются надежных укрытий — во время жатвы, сенокоса, весеннего снеготаяния, при разборе и перевозке стоящих в поле ометов, куч соломы и т. п. В это время их отлавливают птицы, собирающиеся крупными стаями (врановые). В ометах и скирдах полевков истребляют ласки, следы их деятельности в год высокой численности полевков находили в 66—90% осмотренных ометов, и число полевков с осени до весны понизилось более чем в 200 раз [Рубина, 1960].

Из известных для полевков заболеваний наиболее существенное значение как фактор смертности имеют эпизоотии туляремии, развивающиеся в местах зимнего скопления полевков — так называемые «скирдовые эпизоотии». Туляремийные эпизоотии могут иметь локальное распространение или охватывать обширные территории. Имеется несомненная зависимость интенсивности эпизоотии от обилия полевков, но не каждый, даже высокий, подъем численности сопровождается широким распространением инфекции.

Важным фактором, снижающим численность полевков, являются неблагоприятные условия погоды — малоснежные зимы с резкими сменами температуры, дождями и гололедицей, а в летнее время — засухи.

Большинство исследователей считают, что ни один из факторов смертности не может быть назван основной причиной, вызы-

вающей снижение численности полевков после года пика. В разные годы и при разных условиях на первое место могут выступать различные причины гибели. При этом очевидно, что интенсивно размножающаяся популяция способна противостоять воздействию различных факторов смертности (кроме стихийных бедствий), восполняя гибель высокой плодовитостью. Прекращение размножения, проявляющееся как при неблагоприятных погодных и кормовых условиях, так и при перенаселении, определяет уменьшение численности. Совокупность нескольких факторов смертности при низкой интенсивности размножения полевков приводит к катастрофическому падению численности.

На обыкновенных полевках паразитирует большое число видов, блох, относящихся к семействам *Stenophthalmidae* — 44 вида и *Ceratophyllidae* — 32 вида. Большинство видов блох легко переходят с одного хозяина на другого, а полевки, заселяя разнообразные местообитания, широко обмениваются блохами с различными видами грызунов и насекомоядных. В лесной зоне специфическим паразитом полевков является *Stenophthalmus assimilis*, составляющая 80—90% в сборах блох из гнезд полевков и 37—73% блох, снятых со зверьков [Сазонова, 1963]. Второе место по численности занимает *Amphipsylla rossica* — блоха шерсти, на долю которой приходится 10—21% собранных блох.

В равнинных степях и лесостепных ландшафтах преобладают *Ceratophyllus consimilis*, *Stenophthalmus orientalis*, *St. wagneri*, *A. rossica* [Мионов и др., 1965]. В горных степях, субальпийских и альпийских лугах Закавказского нагорья преобладающими видами являются *St. teres* и *St. wladimiri*, составляющие 67—80% сборов блох со зверьков и их гнезд. Специфичные для полевков *C. consimilis*, *C. caspius*, *A. rossica* и *Frontopsylla elata caucasica* составляют 3—10% собранных блох [Петров и др., 1966].

На полевках паразитируют вши — *Noplopleura asanthopus*, составляющие 97—100%, и единичными экземплярами встречаются *Polyplax serratus*, *P. spinulosa*, *P. borealis*, *Noplopleura affinis*, *N. longus* [Высоцкая, 1950].

Микроклимат гнезд обыкновенных полевков благоприятен для обитания и размножения гамазовых клещей и обычно 80—100% гнезд бывает заселено различными гамазидами (более 60 видов). Среди них наиболее обычны представители семейств *Haemogamasidae* и *Laelaptidae*, а именно: *Haemogamasus nidi*, *H. hirsutus*, *Haemolaelaps glasgovi*, *Laelaps hilaris*, *Hyperlaelaps arvalis*, а также *Hirstionyssus isabellinus* [Дубинин, 1953; Брегетова, Высоцкая, 1949; Земская, 1973].

На обыкновенных полевках прокармливаются предимагинальные стадии развития пастбищных иксодовых клещей и все стадии некоторых гнездовоноровых видов. В различных частях ареала установлено паразитирование следующих видов: *Derma-*

centor pictus, *D. marginatus*, *Haemaphysalis otophila*, *H. concinna*, *H. punctata*, *Rhipicephalus rossicus*, *Rschulzei*, *Ixodes ricinus*, *I. redikorzevi*, *I. apronophorus*, *I. trianguliceps*, *I. laguri*, *I. persulcatus*.

В лесной зоне полевка является наряду с обыкновенной буро-зубкой основным прокормителем лугового клеща — *D. pictus*. В луговых и кустарниковых стациях встречаемость предимагинальных стадий развития клеща на полевках достигала, по данным Н. Г. Олсуфьева [1953], 54—74%, индекс обилия личинок — 3,8—9,6, а нимф — 1,5—5,7. На полевках, населяющих поля, встречаемость составляла 15—21% при индексах обилия личинок 0,1—0,9 и нимф 0,3—0,7.

В степных и лесостепных ландшафтах число видов клещей, паразитирующих на полевках, значительно больше. Наиболее многочисленны личинки и нимфы *D. marginatus*, *H. otophila* и все фазы развития *I. redikorzevi*. Важно подчеркнуть, что все фазы развития последнего встречаются на полевках круглогодично. Максимум обилия личинок и нимф приходится на теплое время года (июнь — октябрь), а имаго на октябрь — ноябрь. В зимних гнездах полевок встречаемость клещей достигала 43—63% при индексе обилия 4,5—5,2. Максимально в одном гнезде находили до 150 клещей [Пилипенко, Щекина, 1970].

На полевках найдены личинки 38 видов краснотелковых клещей (по материалам картотеки Н. И. Кудряшовой). Наиболее обычен *Hirsutiella zachvatkini*, распространенный преимущественно в лесной и лесостепной зонах. В южных районах (Молдавия, Закарпатье, южная Украина, Крым, Армения, Азербайджан) встречаются *Neotrombicula autumnalis*, *N. talmiensis*, *N. dubinini*, *N. japonica*, *N. minuta*, *N. vulgaris*, *Trombicula odesana*. Пораженность обыкновенных полевок краснотелками невелика, и индекс наиболее распространенных и многочисленных видов значительно уступает показателям пораженности обитающих в лесу рыжих полевок.

В сводке, составленной В. Н. Калякиным [1971], указано, что в различных частях ареала у обыкновенной полевки обнаружено 19 видов простейших, а именно: *Trypanosoma* (*Herpetosoma*) *microti*, *Trichomonas muris*, *Lambliia* (*Girardia*) *muris*, *Hepatozoon lavieri*, *Toxoplasma gondii*, *T. microti* (М-организм), 8—9 видов кокцидий (*Eimeria arvalis*, *E. dereneica* и др.), *Sarcocystis* (*muris*), *Babesia microtia*, *Encephalitozoon* (*cuniculi*?), *Pneumocystis carini*.

Сведений о характере взаимоотношений полевок и найденных у них простейших нет, и эпизоотологическое значение паразитов не выяснено.

На территории СССР, по данным Л. П. Шалдыбина [1972], у обыкновенных полевок обнаружено 55 видов гельминтов. Из них

7 видов дигенетических сосальщиков (Trematoda), 22 вида ленточных червей (Cestoda) и 26 видов круглых червей (Nematoda). Значительное число этих видов паразитирует также у других видов грызунов, а некоторые — и у представителей других отрядов млекопитающих.

В природных условиях обнаружено заражение обыкновенных полевок туляремией, чумой, псевдотуберкулезом, листериозом, эризипелоидом, пастереллезом, бруцеллезом, различными сальмонеллами, стрептококками [Шеханов, 1970]. Туляремия известна у полевок на большей части ареала — во Франции, Бельгии, Норвегии, Австрии, Чехословакии, Румынии, Польше, Турции и СССР [Олсуфьев, Дунаева, 1960, 1970].

Полевки высокочувствительны к туляремии и погибают на 4—10-е сутки при любых способах и дозах заражения с интенсивным обсеменением органов и крови туляремийными бактериями. Количество бактерий в 1 мл крови достигает в предагональный период 10—100 млрд, что обуславливает инфицирование различных кровососущих членистоногих, паразитирующих на полевках.

Иксодовые клещи являются наиболее активными переносчиками туляремийного микроба, так как у них во время кровососания происходит размножение возбудителя, обеспечивающее его проникновение в слюнные железы и передачу через укус. Гамазовые клещи не передают туляремийные бактерии при кровососании, но полевки могут заражаться туляремией счесывая или поедая инфицированных клещей. В эксперименте передача инфекции таким путем прослежена на протяжении полутора месяцев. Блохи не являются переносчиками туляремии и довольно быстро освобождаются от бактерий.

Паразитирующие на полевках вши (*H. asanthopus*) в эксперименте передавали туляремийные бактерии здоровым полевкам. Возможно, что высокая пораженность полевок вшами в зимнее время имеет значение для распространения туляремии при скирдовых эпизоотиях.

Участие полевок в эпизоотическом процессе неравноценно в разных частях ареала. В зоне доминирования полевок являются основными хозяевами туляремии в распространенных здесь очагах луго-полевого типа. Южнее, в зоне относительного доминирования, полевки имеют важное значение в поддержании очагов степного типа. Разлитые эпизоотии здесь совпадают с годами высокой численности полевок [Пилипенко и др., 1959; Пилипенко и Шекина, 1970]. Ведущее значение в эпизоотиях туляремии имеют полевки в высокогорных очагах Азербайджана и Армении.

В теплое время года полевки заражаются туляремией от нимф иксодовых клещей, инфицировавшихся ранее в стадии личинки. В луго-полевых очагах, где на полевках прокармливаются фактически только *D. pictus* и период паразитирования личинок

и нимф ограничен тремя летними месяцами, обычно обнаруживают лишь единичных больных полевок при исследовании нескольких тысяч особей. В степных очагах в годы высокой численности полевок зараженность выявляют у 2—2,6% исследованных зверьков. Это связано с большей интенсивностью эпизоотического процесса, поддерживающегося комплексом мелких млекопитающих и передачей возбудителя несколькими видами пастбищных иксодовых клещей, сроки паразитирования предимагинальных стадий развития которых налагают друг на друга. Важное значение имеет круглогодичное паразитирование на полевках норового клеща *Ixodes redikorzevi*.

Во время зимних скирдовых эпизоотии распространение инфекции осуществляется в основном алиментарно, преимущественно при каннибализме или некрофагии. Интенсивное обсеменение органов погибших полевок и длительное (месяцами) сохранение возбудителя при отрицательной температуре обеспечивает возможность заражения большого числа особей.

Вовлечение обыкновенных полевок в эпизоотии чумы, вызванные «классическими» штаммами *Y. pestis pestis*, наблюдалось в северо-западном Прикаспии, Волго-Ахтубинской пойме и в низовьях Урала [Фенюк, 1944; Фенюк и др., 1959, 1962]. Заражение полевок происходило лишь в годы массового размножения этого и других видов (домовых мышей, степных пеструшек) и было связано с эпизоотиями у основных носителей — малых сусликов, полуденных и больших песчанок. Самостоятельного значения в поддержании чумной эпизоотии полевки не имели, что объясняли резкими колебаниями их численности и кратковременностью сохранения блох полевок в неглубоких, быстро разрушающихся норах.

В альпийских и субальпийских лугах Закавказья полевки являются одним из членов триады природного очага чумы, в котором циркулируют штаммы особого подвида чумного микроба.

Полевки малочувствительны к заражению как полевоочьими, так и классическими штаммами возбудителя. При подкожном введении часть особей погибает от доз 10—1000 микробных клеток, но выживает при заражении более массивными дозами [Сардар, 1956; Давтян и др., 1964]. При алиментарном заражении (поедании органов полевок, павших от чумы в эксперименте) погибало от 13 до 41% особей [Овасапян и др., 1968].

Эпизоотии среди полевок обнаружены в Ленинканском, Присеванском и Зангезуро-Карабахском участках Закавказья [Бабеньшев и др., 1960]. С 1958 по 1969 г. было выделено 1263 штамма, из них 1241 от обыкновенных полевок и их блох [Мкртчян и др., 1972]. Эпизоотии выявлены с апреля по декабрь (время обследований), чаще в теплое время года, что связано с большей активностью в это время полевоочьих блох. Заражен-

«ость полевок, по многолетним данным, колебалась от 0,09 до 0,98%, но в отдельных участках достигала 30%. Инфицированность блох невелика — от 0,014 до 1,11%. Возбудителя выделяли преимущественно от отловленных полевок и лишь изредка от трупов. Вялость эпизоотического процесса связана с незначительным контактом отдельных поселений полевок в условиях расчлененного горного рельефа, малой инфекционной чувствительностью полевок, определяющей невысокий уровень бактериемии, и сравнительно небольшой численностью основных переносчиков — блох *C. caspius* и *C. consimilis*. Эти два вида составляют всего около 10% в сборах блох с полевок и их гнезд [Петров и др., 1966]. Наиболее многочисленные блохи полевок *St. wladimiri*, *St. teres*, а также *A. rossica* и *Fr. elata saucasica* не способны к передаче инфекции, так как у них в преджелудке не образуется блока из чумных бактерий [Розанова и др., 1972].

В противоположность равнинным поселениям в горных условиях жилые (и нежилые) колонии полевок сохраняются до 3—4 лет, что обуславливает возможность переживания в них блох. Так, к середине мая в нежилых колониях сохранилось более 14% *C. caspius*, помеченных осенью радиоактивными изотопами, и 2,7% *C. consimilis* [Елкин и др., 1969; Косминский, 1970].

Эпидемиологическое значение полевок не было установлено, несмотря на тесный контакт местного населения с грызунами на летних пастбищах.

Псевдотуберкулез, листериоз, эризипелоид и сальмонелезы могут быть рассмотрены как группа инфекций, имеющих сходные эпизоотологические особенности. Их объединяет широкое (все-светное) распространение, обширный круг хозяев, наличие антропоургических очагов, связанных с сельскохозяйственными млекопитающими и птицами и синантропными грызунами.

Полевки малочувствительны к этим инфекциям. Минимальная смертельная доза при подкожном введении бактерий псевдотуберкулеза, листерий и эризипелотрикссов равняется десяткам тысяч микробных клеток, а полная смертельная—1—10 млн и более [Олсуфьев и Дунаева, 1951; Огнева, 1964]. Алиментарное заражение (поедание органов полевок, павших от листериоза) вызывало заболевание около 50% полевок, при этом только часть из них погибла. Поедание массивно инфицированных органов вызвало заражение эризипелоидом у 42—100% полевок [Овасяня и др., 1968].

В природе зараженность полевок листериями колеблется от 6 до 16 на 1000 исследованных. Псевдотуберкулез обнаруживали у 1,3—4,5, а эризипелоид у 3—22 зверьков на 1000 [Олсуфьев, Дунаева, 1951; Ульянова, 1961; Херувимова, Ячменев, 1967]. У полевок, обитающих на городских окраинах, зараженность возбудителями ряда инфекций выше, чем у синантропных грызу-

нов, что указывает на важное значение их в формировании и поддержании этих очагов [Ющенко, 1970].

Лептоспироз у обыкновенных полевков известен в СССР, Голландии, Дании, Чехословакии, ГДР, ФРГ, Польше, Венгрии, Болгарии, Швейцарии [Ананьин, Карасева, 1961]. На территории СССР заражение полевков установлено во многих точках, от Псковской, Ленинградской и Вологодской областей на севере до низовьев Дона, Терека, Кубани и горных степей и лугов Армении на юге, а также в Западной Сибири, Казахстане и Киргизии. Заболевания полевков вызывает лептоспира серологического типа *grippothyphosa* — возбудитель водной лихорадки (безжелтушного лептоспироза) у человека. К этому серотипу относится 80,3% штаммов, выделенных от полевков рода *Microtus*, и 90% штаммов, выделенных от обыкновенных полевков. Лептоспироз у полевков протекает хронически, поражая почки. Выделение лептоспир с мочой прослежено в эксперименте до 110, 200, 265 и 377 дней, т. е. пожизненно [Ананьин и Карасева, 1961]. Передача инфекции осуществляется через инфицированную выделениями больных особей влажную почву и субстраты — через слизистые и кожные покровы.

Экстенсивность заражения полевков зависит от их стациального распределения, численности и контакта с основным носителем — полевкой-экономкой, а в Центральной Европе — пашенной полевкой, обитающими в более увлажненных стациях, благоприятствующих сохранению и циркуляции лептоспир [Rosicky, Sebec, 1974].

В годы повышенного увлажнения интенсивность эпизоотического процесса увеличивается и зараженность обыкновенных полевков может достигать 12—37% и более высоких показателей. Такие интенсивные эпизоотии, развиваясь на заболоченных лугах и увлажненных пахотных угодьях, были причиной «покосных» и «жатвенных» всплесков водной лихорадки в Центральной Европе [Ананьин, 1971].

Кроме описанных заболеваний у полевков обнаруживали носительство вирусов клещевого энцефалита и лимфоцитарного хориоменингита [Kaweckı, Wysozynska, 1958; Шеханов, 1970]. Значение полевков в поддержании и распространении этих вирусов незначительно.

Хозяйственное и эпидемиологическое значение обыкновенной полевки очень велико. В сельскохозяйственных ландшафтах Европейской части СССР этот вид является одним из наиболее вредных полевых грызунов. Полевки повреждают посевы хлебных злаков на всех стадиях вегетации и в местах первичного хранения убранных урожаев. В годы массовых размножений вредная деятельность полерок приносит колоссальный ущерб сельскому хозяйству на больших территориях. Тесный контакт по-

левок с человеком определяет их значение как источников заражения некоторыми инфекциями. Наиболее велика роль полевок в эпидемиологии туляремии. Сельскохозяйственные вспышки туляремии до введения вакцинации имели массовый характер и охватывали громадные территории средней полосы РСФСР. Заболевали лица, соприкасавшиеся с зерном, сеном, соломой, корнеплодами, загрязненными выделениями больных грызунов и их трупами. Механизм заражения аспирационный, реже алиментарный.

Масштаб наблюдавшихся ранее вспышек характеризуют следующие данные: во время массового размножения обыкновенных полевок (и домовых мышей) в Ставропольском крае в 1940 г. в течение октября — декабря заболевание туляремией диагностировано у 8783 человек [Майский, 1960].

Анамнестическое обследование, проведенное при помощи аллергической пробы в 1946—1948 гг. на юге Московской области, выявило среди взрослого населения 21—28,6% переболевших туляремией, а среди детей — 8,7—11,5%. В Тульской области переболевшие составляли 3—15% обследованных [Майский, 1960].

Загрязнение полевыми буртов сахарной свеклы обуславливает возможность заражения туляремией рабочих сахарных заводов. Так, зимой 1948—1949 гг. на Украине заболело туляремией более 3600 человек. На некоторых заводах переболело более 23% рабочих, преимущественно работавших в моечном цехе. Преобладала легочная форма туляремии [Майский, 1960]. В настоящее время вакцинация надежно предохраняет людей от заболевания.

***Microtus oeconomus pallas*, 1779— полевка-экономка**

Типичный представитель рода *Microtus*. От близких видов полевок (обыкновенной, пашенной) отличается относительно длинным хвостом, равным примерно половине длины тела, и имеет лишь три зубца на наружном крае переднего нижнего коренного зуба. Кариотип: 2n = 30.

Широко распространена в пределах северного полушария. Ареал (рис. 13) охватывает главным образом лесную зону от центральной части Западной Европы до Аляски.

Полевка-экономка — обитатель сырых заболоченных биотопов, наиболее многочисленна в лесной зоне. Здесь зверьки населяют главным образом открытые травянистые болота, преимущественно осоковые, встречаются по окраинам гипновых болот, по сырым гарям и лесосекам, в приозерных котловинах, в редколесье, вдоль ручьев и рек [Кошкина, 1957; Карасева, 1971; Ивантер, 1975]. В лесотундру и отчасти в тундру полевки-экономки проникают лишь по поймам рек [Кошкина, 1957; Карасева

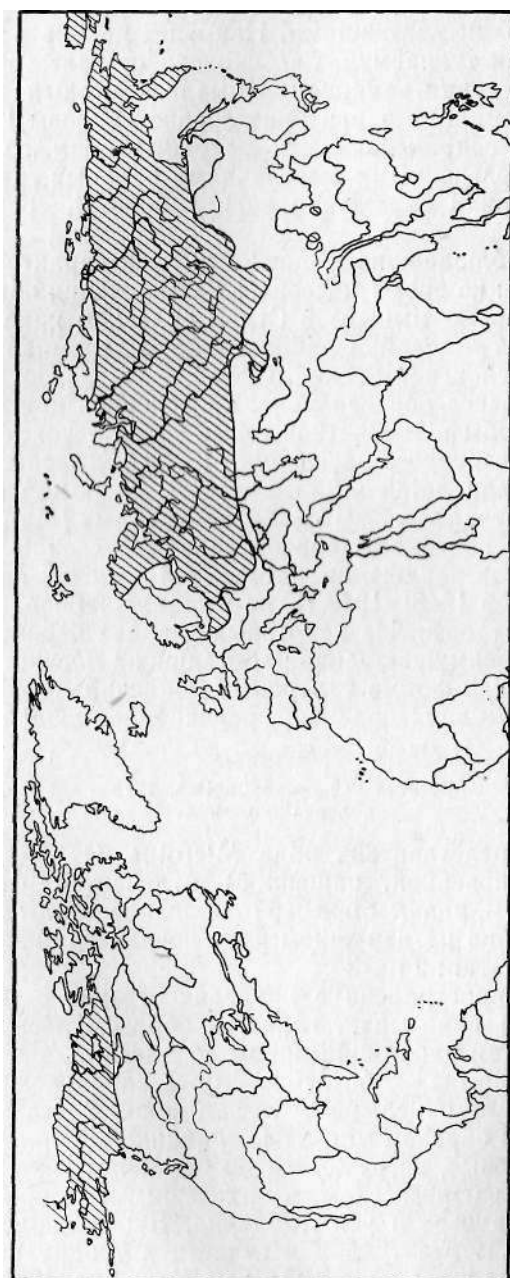


Рис. 13. Ареал *Microtus oeconomus*.

и др., 1976]. На севере Дальнего Востока этот вид встречается также по берегам озер и на увлажненных склонах всхолмленной осоково-пушицевой тундры междуречий. Наибольшего обилия эти зверьки достигают в сырых участках тундры с низкорослым кустарником [Юдин и др., 1976]. В лесостепной и степной зонах по берегам рек полевки-экономки встречаются относительно редко. В лесостепи Европейской части СССР они распространены мозаично по небольшим, преимущественно кочкарниковым болотцам [Карасева, 1971; Литвин, 1975]. В Северном Казахстане этот вид живет в блюдцеобразных котловинах пресных озер с густой прибрежной растительностью. В горах заселяют сырые биотопы всех высотных поясов. Например, на Алтае они встречаются на приречных лугах в черневой и лиственничной тайге, заходят в горные тундры и даже проникают в гольцовый пояс [Карасева, 1962a].

Численность полевок-экономок, как и других полевок, динамична. В оптимальных биотопах плотность населения может достигать в поймах рек тундровой зоны в осоково-пушицевых ассоциациях 136 зверьков на 1 га [Карасева и др., 1976], в лесной зоне на осоковом кочкарнике приозерных котловин—150 особей на 1 га [Карасева и др., 1957], а в лесостепи по наиболее увлажненным берегам пресных озер — всего 70. При этом в лесотундре и особенно в лесостепной зоне общая площадь пригодных для обитания полевок-экономок биотопов мала, емкость их незначительна и, следовательно, невелико и общее обилие зверьков [Литвин, 1975]. Сезонные изменения численности полевок весьма заметны и определяются как режимом водоемов, вблизи которых обитают зверьки, так и интенсивностью вегетации растений, составляющих основу питания и служащих для них укрытием. В приозерных котловинах лесной зоны зимой и ранней весной наибольшее число полевок-экономок из года в год отмечалось в зарослях кустарников. После снеготаяния зверьки выселяются в заросли тростника, которые изобилуют в это время молодыми проростками. Позже, по мере весеннего подъема воды, полевки вытесняются со значительной площади котловины и поселяются на незаливаемых участках (в это время на суходольных лугах их можно встретить в норах обыкновенных полевок). Летом, с прекращением интенсивной вегетации, тростниковые заросли уже не представляют оптимальных для полевок биотопов. В это время наибольшая плотность населения зверьков обычно отмечается в кочкарниково-осоковых болотах. Осенью в годы высокой численности наблюдается выравнивание плотности населения полевок разных биотопов и равномерное распределение зверьков по территории. Полевки заселяют тогда и менее благоприятные для них биотопы, например заросли хвоща, кустарников и пр. [Карасева и др., 1957].

Многолетние колебания численности полевков-экономок в значительной степени зависят от метеорологических факторов, определяющих уровень воды в водоемах. Годы подъема численности характеризуются также благоприятными условиями перезимовки, ровной, без оттепелей и гололедов зимней погодой, высоким и рыхлым снежным покровом [Ивантер, 1975]. Снижению численности полевков-экономок способствует малоснежная зима, поздняя холодная весна, плохая вегетация растительности летом и ее раннее усыхание осенью [Юдин и др., 1976].

Строгая приуроченность полевков-экономок к сырым биотопам в значительной степени объясняется спецификой их питания. Зверьки едят преимущественно надземные вегетативные части растений, предпочитая проростки и молодые побеги околородных и болотных растений, преимущественно различных осок и злаков [Карасева и др., 1957]. Корни и корневища играют гораздо меньшую роль в питании экономок, так же как семена и животная пища [Гавровский и др., 1971]. Приспособленные к обитанию во влажных биотопах полсвки-экопомки имеют большую потребность в воде, чем другие мелкие грызуны. При содержании на сухом корме полевки-экономки потребляли в среднем 0,33 г воды на 1 г веса, тогда как обыкновенные полевки при тех же условиях — 0,23, полевые мыши — 0,17, домовые мыши — 0,15 [Карасева и др., 1957].

Тип размножения полевков-экономок в общих чертах тот же, что и других представителей р. *Microtus*: беременность 20—21 день, 2—3 выводка в году, раннее созревание молодых (в возрасте 1,5—2 месяцев). Показатели плодовитости этого вида в разных частях ареала заметно различаются. Начало размножения повсюду обычно приходится на вторую — третью декады апреля и сроки эти мало различаются в разных широтах. Существенно отличается время осеннего затухания размножения. На Кольском полуострове, Ямале и Колымской низменности последние беременные самки встречаются в середине августа [Юдин и др., 1976; Карасева и др., 1976]. В средней полосе РСФСР беременные самки встречаются еще в конце сентября, а в некоторые годы размножение затягивается до октября и даже ноября [Карасева и др., 1957]. Размножения полевков-экономок зимой не отмечено.

Таким образом, размножение полевков-экономок продолжается 4—6 месяцев. Сравнительно короткий период размножения северных популяций (4 месяца) компенсируется большей величиной выводка. В районах вечной мерзлоты средняя величина выводка 7—8 эмбрионов «а одну беременную самку [Шварц, 1963; Карасева и др., 1976; Юдин и др., 1976]. В лесной зоне этот показатель равен 5—6 эмбрионам [Карасева и др., 1957]. В лесо-

степной и степной зонах средняя величина выводка — четыре эмбриона на самку [Попов, 1960; Карасева, 1963].

Сезонные особенности размножения зверьков в значительной степени зависят как от гидрометеорологических факторов, так и от состояния популяции полевок. Полевки начинают размножаться ранней весной только на незаливаемых участках. Поэтому в годы, когда значительная часть территории покрывается водой, большое число полевок начинает размножаться позже. Особи, родившиеся в разное время года, растут и созревают различно. У зверьков первых выводков, родившихся в мае, выход из гнезд совпадает с благоприятными условиями. В это время растения интенсивно вегетируют, и зверьки в изобилии имеют полноценные корма, обеспечивающие их быстрый рост и развитие. Такие особи к 40—45-дневному возрасту уже, как правило, способны к размножению. Полевки же, родившиеся в июле — августе, созревают только в возрасте 70—75 дней и, наконец, зверьки, появившиеся на свет осенью, остаются непополовозрелыми до весны.

Таким образом, рост популяции полевок-экономок происходит в первой половине лета за счет размножения перезимовавших гамок, а во второй — главным образом за счет размножения зверьков первых выводков. Самая продуктивная часть популяции, обеспечивающая ее рост, — молодые полевки первых выводков, родившиеся и выросшие в наиболее благоприятное время года. В годы с ранней весной, когда зверьки приступают к размножению раньше, старые самки успевают в первой половине лета дать два выводка, что обеспечивает больший подъем численности полевок. Гибель полевок-экономок в основном определяется неблагоприятными метеорологическими факторами. Высокий паводок не только затягивает начало размножения, но и вызывает гибель полевок. В некоторые годы с ранними заморозками значительная часть территории покрывается ледяной коркой, что крайне пагубно отражается на полевках. Хищники (полевые и болотные луны, болотные совы и пр.) существенно понижают численность только после затухания размножения. Пока зверьки интенсивно размножаются, хищники, даже при обилии их, не способны существенно повлиять на уровень численности полевок.

Зверьки, родившиеся весной, обычно живут 5—6 месяцев. Родившиеся же осенью переживают зиму и погибают на следующее лето, т. е. живут 10—11 месяцев. Максимальная продолжительность жизни полевок-экономок — 12 месяцев [Карасева и др., 1957].

Поскольку полевки-экономки живут в заболоченных местах, где рытье нор затруднено, эти грызуны устраивают гнезда на поверхности земли. Гнезда зверьки делают под или между коч-

ками и просто среди густых зарослей болотных растений. Нередко внутри кочки они выкапывают гнездовую камеру и гнездо строят там. Гнездо располагается в центре сложного лабиринта протоптанных и прогрызенных в зарослях растений поверхностных дорожек. Обычно эти дорожки бывают сильно увлажнены. При высокой численности по одним и тем же дорожкам перемещаются разные особи, что имеет не малое значение для развития эпизоотии лептоспироза.

Полевки-экономки — относительно малоподвижные зверьки. Они весьма консервативны в использовании территории. Большинству особей свойственно обитание на одном месте в течение всей их жизни при периодическом увеличении и уменьшении площади индивидуальных участков. Относительно дальние перемещения (1,5—2 км) совершает очень небольшая часть популяции. Они вызываются усыханием травяного покрова или пересыханием близрасположенного водоема.

Величина индивидуальных участков и их взаимное расположение зависят от пола и возраста животных, их участия в размножении, кормности и защитных особенностей обитаемых угодий, а также от плотности населения зверьков. Все эти факторы не одинаковы в разные сезоны и годы. Поэтому наблюдаются четко выраженные сезонные и годовые изменения в размерах и распределении индивидуальных участков [Карасева, Ильенко, 1957; Лаврова, Андреева, 1960; Литвин, 1975]. Ранней весной, в начале вегетационного периода, размеры участков бывают наибольшими, что связано с малой кормностью угодий. В связи с ограниченным количеством корма весной индивидуальные участки полевков распределены неравномерно и приурочены к тем местам, где раньше начинается вегетация и больше молодых проростков. При таком характере использования территории осуществляется интенсивный контакт между особями и, следовательно, создаются условия для передачи инфекции от одного зверька к другому. В начале лета полевки обеспечены полноценным кормом, их индивидуальные участки уменьшаются и более равномерно распределяются по территории. Во второй половине лета, когда значительная часть болотных растений желтеет и огрубевает, зверьки в поисках молодых растений вынуждены передвигаться шире, и размеры их индивидуальных участков возрастают. Осенние дожди нередко снова вызывают вегетацию и тогда величина индивидуальных участков опять уменьшается. Вариабельность размеров индивидуальных участков полевков определяется не только кормовыми условиями, но и участием зверьков в размножении. Размеры индивидуальных участков самцов в значительной мере определяются количеством самок в течке. Наибольших размеров участки самок бывают у особей в течке. Самые маленькие участки имеют кормящие самки.

Полевке-экономке свойственна круглосуточная активность. Однако в темные часы суток зверьки более активны. Четко выражены акценты активности на восходе и заходе солнца.

На полевках-экономках установлено паразитирование личинок и нимф следующих видов иксодовых клещей: *Dermacentor pictus*, *D. silvarum*, *Ixodes ricinus*, *I. persulcatus* и всех фаз развития гнездо-норовых *I. trianguliceps* и *I. apronophorus*. Потенциально эти полевки служат хорошими прокормителями иксодовых клещей, однако благодаря преимущественному обитанию в заболоченных биотопах их реальная значимость в прокормлении иксодовых клещей невелика.

На полевках-экономках паразитируют многие виды гамазовых клещей: *Haemolaelaps glasgovi*, *Eulaelaps stabularis*, *Laelaps hilaris*, *L. pavlovskiyi*, *L. muris*, *L. clethrionomydis*, *Hyperlaelaps arvalis*, *Haemogamasus ambulans*, *H. nidi*, *H. horridus*, *Hirstionissus isabellinus* [Брегетова, 1956; Земская, 1973]. Все это либо виды, паразитирующие на широком круге хозяев, либо виды, специфичные для других грызунов. Гамазовых клещей, специфичных для полевок-экономок, не известно.

Обнаружено паразитирование на полевках-экономках следующих видов блох: *Ceratophyllus calcarifer*, *C. penicilliger*, *C. walkeri*, *Stenophthalmus assimilis*, *Catallagia dacenkoi*. Все это блохи, паразитирующие на широком круге хозяев, либо специфичные для других видов грызунов.

Установлено заражение полевок-экономок возбудителями многих инфекций: клещевого энцефалита [Шеханов, 1970], Кулихорадки [Федорова, 1968] и других риккетсиозов, омской геморрагической лихорадки [Харитоновна, Леонов, 1978], туляремии, эризипелоида, листериоза (Олсуфьев, Дунаева, 1951) и сальмонеллеза [Шеханов, 1970]. В природных очагах всех этих инфекций полевка-экономка, по-видимому, не играет ведущей роли или ее значение еще недостаточно изучено.

Наибольшее значение полевка-экономка имеет в природных очагах лептоспироза. Известно носительство полевками этого вида лептоспир следующих серогрупп: *Javanica*, *Pomona*, *Hebdomadis* и *Grippotyphosa*. В природных очагах водной лихорадки — одного из наиболее широко распространенных лептоспирозов нашей страны, в пределах ареала полевки-экономки этот вид всегда оказывается основным носителем лептоспир *Grippotyphosa*. Полевка-экономка, по-видимому, обладает весьма высокой восприимчивостью к этому лептоспирозу. Из 235 культур, полученных в СССР и Польше от этих грызунов, 78,3% идентифицированы как лептоспиры *Grippotyphosa* [Карасева, 1971]. Основной путь передачи возбудителя среди полевок-экономок — водный. Влаголюбивость этих полевок, питание преимущественно сочными частями растений способствуют интенсивному диурезу у них:

зверек выделяет в сутки 25—30 порций мочи общим объемом 5—6 см³. Лептоспир, выведенные с мочой зверька и попавшие в благоприятные условия на увлажненную почву, защищенную от воздействия солнечной радиации, могут существовать вне организма теплокровного, не теряя патогенных свойств, до 9 месяцев [Карасева и др., 1974]. Обильное выделение полевками мочи обеспечивает широкое рассеивание ими лептоспир по территории, а передвижение зверьков по лабиринту сырых поверхностных дорожек приводит к быстрой передаче инфекции от одного зверька к другому. Заражаются полевки в возрасте 1—2 месяца, когда, покинув гнездо, они в процессе расселения интенсивно передвигаются по территории. Заболевание лептоспирозом не приводит полевок-экономок к гибели, но после острого периода болезни лептоспир сохраняются у зверьков в корковом слое почек и длительно выводятся с мочой. В естественных условиях полевки-экономки могут быть носителями лептоспир до 240 дней. Некоторые зверьки, заразившиеся осенью, остаются лептоспироносителями до весны, обеспечивая круглогодичное течение эпизоотии [Карасева, 1956; Ананьин, Карасева, 1961].

Природные очаги лептоспироза, где полевка-экономка — основной носитель, характеризуются высокой напряженностью эпизоотического процесса. Интенсивные эпизоотии в популяциях этих зверьков описаны в лесотундре на Ямале — 6% зараженных особей [Карасева и др., 1976], в лесной зоне — 24,7—30% [Лаврова, 1959; Ананьин, Карасева, 1961]; в лесостепной и степной зонах — около 10% [Карасева, 1962а].

Сезонные и годовые различия напряженности эпизоотического процесса в популяциях полевок-экономок весьма значительны. Они определяются плотностью населения животных, возрастным составом популяции, величиной иммунной прослойки и условиями внешней среды (в частности, метеорологической обстановкой).

Наименьшее число зараженных зверьков обычно наблюдается зимой. В это время не происходит заражения новых особей, так как отсутствует водный фактор передачи, полевки не размножаются и мало контактируют друг с другом. Зимой в популяции лишь сохраняются особи, инфицированные осенью. Нарастание интенсивности эпизоотии происходит летом и определяется увеличением плотности населения полевок. Пик кривой развития эпизоотии наблюдается в одни годы в середине лета, в другие — осенью. Уменьшение интенсивности эпизоотии обычно происходит синхронно со снижением численности грызунов, которое, в свою очередь, совпадает с затуханием размножения. Численность зверьков сокращается в первую очередь за счет элиминации более старых особей. Это приводит, с одной стороны, к очищению популяции от наиболее зараженных зверьков,

с другой — к уменьшению контактов и, следовательно, к понижению вероятности передачи лептоспир. Интенсивность эпизоотии различается по годам. Годы с высокой численностью животных отличаются и высокой интенсивностью эпизоотии. При этом в первой половине года, следующего за таким подъемом, процент лептоспиноносителей среди перезимовавших полевок бывает относительно невелик, так как сохраняется много иммунных особей. В годы с большим количеством атмосферных осадков и повышенным увлажнением почвы возрастает интенсивность эпизоотического процесса, так как улучшаются условия сохранения возбудителя во внешней среде и увеличивается вероятность осуществления передачи возбудителя среди полевок.

**Роды *Lemmus* Link, 1795; *Myopus* МШер, 1910;
Dicrostonyx Gloger, 1841 — лемминги**

Лемминги родов *Lemmus*, *Dicrostonyx* — обитатели преимущественно тундровой зоны Евразии и Северной Америки (рис. 14). Виды рода *Lemmus* имеют циркумполярное распространение. В горных тундрах Скандинавии и Кольского полуострова обитает норвежский лемминг — *L. lemmus*; материковые тундры и арктические острова к востоку от Северной Двины заселяет сибирский лемминг — *L. sibiricus*, а в западном полушарии — бурый лемминг — *L. trimucronatus*. В горно-таежных районах Восточной Сибири распространен амурский лемминг — *L. amurensis*.

В роде *Myopus* единственный вид — лесной лемминг — *M. schisticolor* заселяет хвойные и северную часть хвойно-широколиственных лесов от Скандинавии до Сахалина. Область распространения копытных леммингов (*Dicrostonyx*) занимает тундровую зону Палеарктики от р. Мезень и полуострова Канина до Чукотки и Камчатки, Северной Америки и Гренландии.

Хромосомные наборы норвежского и сибирского леммингов идентичны — $2n = 50$. У лесного лемминга $2n = 34$, а в западной части ареала — 32 [Козловский, 1974]. У палеарктических копытных леммингов (*Dicrostonyx torquatus* Pall.) с подвидами диплоидное число хромосом варьирует от 45 до 60 вследствие большого количества точечных хромосом. У неарктических леммингов (*D. ugoenlandicus* Trail) $2n = 30-44$. Лемминги острова Врангеля (*D. torquatus vinogradovi*) имеют диплоидное число хромосом 28, что свидетельствует об их генетической близости неарктическим леммингам.

Предпочитаемые биотопы для леммингов рода *Lemmus* — понижения микрорельефа, занятые пушицевыми и осоковыми болотами, и мохово-кустарничковые тундры. Копытные лемминги избегают избыточной влажности и заселяют более дренирован-

ные участки, но вследствие мозаичности микрорельефа тундры разные виды леммингов селятся в непосредственной близости.

В годы высокой численности лемминги широко расселяются по тундре, заселяя малопригодные для длительного существования участки, — каменистые россыпи, сухие лишайниковые тундры. Норвежские лемминги из оптимальной субальпийской зоны проникают на вершины гор и в лесной пояс [Дунаева, 1948; Насимович и др., 1948; Кошкина, 1970]. Появление их на территории поселков — обычное явление в годы пика численности.

В питании леммингов важное значение имеют пушицы, осоки, некоторые злаки, побеги и листья кустарничков — ив, черники, голубики, брусники, карликовой березки. Норвежский и лесной лемминги поедают зеленые мхи. Копытные лемминги на острове Врангеля делают зимние запасы из веточек ивы, корневищ астрагалов, гречишки живородящей, куропаточьей травы (*Dryas*). Вес запасов достигает 10 кг [Юдин и др., 1976]. Такое же запасание кормов группами копытных леммингов в 6—9 особей мы наблюдали в арктической тундре Западной Якутии.

Леммингам свойственны сезонные перемещения, связанные с расселением молодых особей, особенностями распределения снежного покрова, весенним снеготаянием. В годы высокой численности такие передвижения принимают характер заметных миграций, особенно выраженных в условиях горного рельефа у норвежского лемминга.

Колебания численности у всех видов выражены резко. Пик численности наступает через 3—4 года, иногда продолжается 2 года подряд и сменяется глубокими депрессиями. В некоторые годы массовое размножение наблюдается одновременно на громадном протяжении всей тундровой зоны.

Интенсивность размножения леммингов велика и подвержена значительным изменениям в разные годы. Средняя величина выводка колеблется в роде *Lemmus* от 5,4 до 8,2; у копытных леммингов — от 4,3 до 5,7. Максимальное число молодых в выводке — 10—13. 30—50% перезимовавших самок сибирского и копытного леммингов в теплое время года приносит два помета и отдельные особи имеют три выводка. Норвежские лемминги могут приносить за лето три — четыре выводка. Участие в размножении молодых особей в разные годы изменяется от 10 до 35—65%. Время начала и конца весенне-летнего размножения может отклоняться на 30—45 дней и более. Отличительной чертой тундровых леммингов является подснежное размножение, обычно предшествующее году пика численности [Дунаева, Кучерук, 1941; Дунаева, 1948; Krebs, 1964; Кошкина, 1970; Pitelka, 1973; Fuller *et al.*, 1975].

Плотность сибирского и бурого леммингов в годы высокой численности составляет (в разных биотопах) от 72 до 324 особей



Рис. 14. Распространение леммингов родов *Lemmus* и *Dicrostonyx*

1 — отдельные находки

на 1 га [Туликова, Емельянова, 1975]. В отдельных участках плотность зверьков может быть значительно выше. Катастрофическое падение численности леммингов обусловлено комплексом факторов — прекращением воспроизводства популяции, деятельностью хищников, погодными условиями, из которых наибольшее значение имеют чередования в весенние и осенние периоды оттепелей и заморозков, при которых зверьки лишаются убежищ.

Паразиты и болезни леммингов изучены мало. В гнездах леммингов и на зверьках найдены гамазовые клещи нескольких видов (в том числе новые виды и роды), вши и блохи [Егорова и др., 1975; Юдин и др., 1976]. Из гамазовых клещей преобладают *Hirstionyssus isabellinus*, *Haemogamasus ambulans*, *Hg. nidi*, *Laelaps lemmi*. Индексы обилия: на сибирском лемминге — 10,2, на копытном — 4,9. Блохи немногочисленны, преобладают *Scaptophyllus calcarifer*, *S. penicilliger*. Основной вид вшей — *Noropleura asanthorus*, реже встречена *I. hipsida*.

Несмотря на то, что многие авторы указывали на случаи падежа леммингов, фактические данные о заболеваниях леммингов скудны. В Норвегии Хорн изучал эпизоотии у леммингов в 1896 и 1903 гг., позднее определенные как туляремийные. Бактериологически зараженность норвежских леммингов туляремией была установлена в Швеции [Олсуфьев, Дунаева, 1970]. В СССР туляремийные эпизоотии впервые обнаружены у сибирского и копытного леммингов во время массового размножения, охватившего тундры Евразии (и Северной Америки) летом 1973 г. Эпизоотии были выявлены на европейском севере (Амдерма), южном Ямале, восточном Таймыре и западной Якутии. Наиболее северное нахождение зараженных зверьков — 72°50' с. ш. в арктической тундре Якутии [Егорова и др., 1975; Кучерук и др., 1976; Мещерякова, Дунаева, 1976].

Экспериментально установлена высокая чувствительность к туляремии четырех видов леммингов: норвежского, копытного [Олсуфьев, Дунаева, 1960; Алгазин, Маренко, 1976], бурого и гренландского [Rausch e. a., 1969]. Клещи *L. lemmi*, снятые с зараженных туляремией бурых леммингов, были инфицированы, и при подсадке на здоровых зверьков вызвали их гибель. В Канаде наблюдались случаи гибели от листериоза отловленных бурых и копытных леммингов [Davis e. a., 1970]. В эксперименте подтверждена высокая чувствительность копытных леммингов к листериозу (Алгазин, личное сообщение). В Швеции известны спорадические случаи гибели норвежских леммингов от псевдотуберкулеза [Borg, 1967].

У сибирских леммингов установлена зараженность лептоспирами (*L. grippothyphosa*) на европейском севере, южном Ямале [Карасева и др., 1976].

Лемминги имеют первостепенное значение как основные кормовые объекты для наземных и пернатых миофагов тундры, в том числе промысловых видов — песца, горностая, численность которых изменяется в соответствии с обилием леммингов.

**Род *Alticola* Blanford, 1881 —
азиатские высокогорные полевки**

Род включает шесть видов: *Alticola* (*Alticola*) *argentatus* Severtzov (горная серебристая), *A.* (*A.*) *barakschin* Bannikov (гоби-алтайская), *A.* (*A.*) *roylei* Gray, *A.* (*A.*) *stoliczcanus* Blanford, *A.* (*Aschizomys*) *macrotis* Radde (высокогорная сибирская), *A.* (*Plaiycranius*) *strelzovi* Kastschenko (плоскочерепанная).

Мелкие зверьки (длина тела до 125—140 мм) приспособлены к жизни в пустотах среди каменистых россыпей и трещинах в скалах. Глаза небольшие; имеются выросты губ, загибающиеся в ротовую полость. Наружное ухо сравнительно крупное. Третий палец на передних и задних конечностях длиннее других. Подошвы в задних отделах покрыты волосами. Характерны длинные вибриссы, достигающие лопаток. Зубы без корней. Треугольные петли жевательной поверхности сравнительно широкие. Кариотип описан для *A. barakschin* и *A. argentatus*, у которых 2п—56 [Орлов, 1974].

Таблица 10. Численность горных полевок в типичных местообитаниях

Вид	Место отлова	% попадания в ловушки	Автор	
<i>A. macrotis</i>	Чукотка	8—14	Юдин и др. [1976]	
	Верховье Колымы	12	Тот же i	
	Окрестности Магадана	2—11	»	
	Корякское нагорье Алтай	10,5 0,5-7,0	Портенко и др. [1963] Туликова, Шведов [1961]	
<i>A. argentatus</i>	Таджикистан (хребет Петра I, Мазарский хребет)	0,7-7,6	Чернышев [1956]	
<i>A. strelzovi</i>	Р. Орто-Чегырей, МНР, Тува, р. Карга, р. Хара-Бельдыр Алтай	2,6 15,7-21,5 0,5—6,0	Летов [1962] Тот же Туликова, Шведов [1961]	
	<i>A. barakshin</i>	МНР	6,0—31,2	Летов [1962]
		Р. Орто-Чегырей Тува	1,6-50,0 6,6-20,5	Тот же »

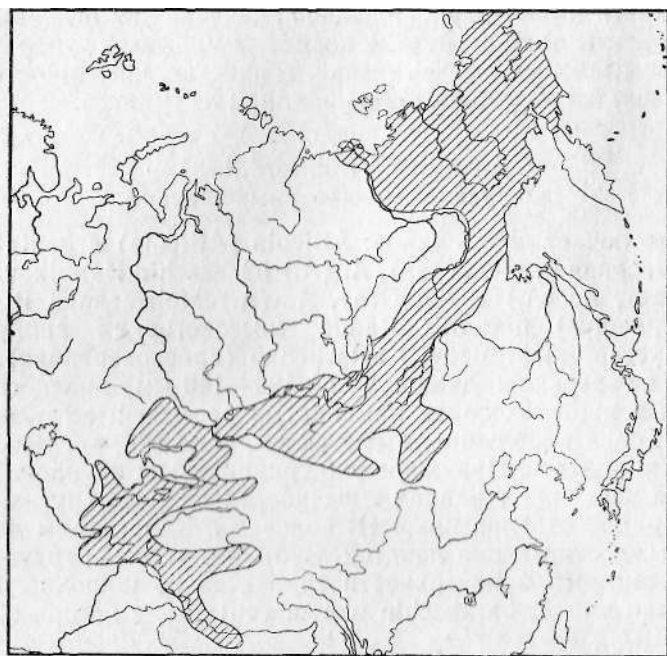


Рис. 15. Ареал рода *Alticola*

Распространены в горных районах Азии: от северо-востока Сибири до Тянь-Шаня, западного Тибета и южных Гималаев (рис. 15).

В СССР встречаются четыре вида: *A. strelzovi*, *A. argentatus*, *A. macrotis*, *A. barakshin*. Заселяют каменистые участки и выходы скал в различных высотных поясах: от степных предгорий и лесного пояса до альпийских лугов и горных тундр. Распределение их по территории пятнистое, это относительно редкие зверьки, но в типичных местообитаниях они образуют поселения с достаточно высокой плотностью (табл. 10). Активны круглосуточно. Питаются зелеными частями травянистых растений; делают запасы сухой травы среди камней. Размножаются с мая по август, приносят за сезон два помета. Отдельные зверьки из первого помета могут в конце лета принести потомство, но, как правило, молодые становятся половозрелыми только на следующий год.

Из эктопаразитов на высокогорных полевках отмечены блохи, вши, краснотелки, гамазовые и иксодовые клещи. В Туве на серебристых полевках обнаружены блохи, характерные для горных видов: *Paradoxopsyllus scorodumovi*, *P. hesperius*, *Wagneria*

tecta, *Paraneopsyllus ioffi* [Летов, 1962]. Для *A. macrotis* (окрестности Магадана) описан специфический вид *Ceratophyllus beljaevi* [Юдин и др., 1976]. В Таджикистане на серебристых полевках паразитируют личинки и нимфы *Dermacentor marginatus* [Чернышев, 1956].

В хозяйственном отношении — безразличные виды. В некоторых местах служат пищей для мелких кунных.

В горных очагах чумы могут вовлекаться в эпизоотии, например в Монголии [Демин, 1959; Некипелов, 1959а, в; Шекунова и др., 1963], на юго-западе Тувы [Кузнецов и др., 1969; Крюков и др., 1969], в Таджикистане [Головки и др., 1971], где эти зверьки живут в тесном контакте с поселениями основных носителей — сурков, монгольских пищух, длиннохвостых сусликов. Культуры чумы в этих очагах выделяли от плоскочерепной и серебристой полевки и от блох, собранных со зверьков этих видов.

Arvicola terrestris Linnaeus, 1758 —
водяная полевка

Водяная полевка относится к числу наиболее крупных представителей подсемейства полевки. Взрослые особи весят 150—200 г, отдельные экземпляры достигают 300 г. Длина тела может превышать 200 мм. Вследствие относительно большей, чем у других видов полевки, индивидуальной продолжительности жизни, у водяной полевки велика внутрипопуляционная возрастная изменчивость размеров тела. По величине сходна с серой крысой — пасюком (*Rattus norvegicus*). Поэтому ее часто называют водяной крысой. От пасюка легко отличается мягким пушистым мехом, коротким хвостом, длиной около половины длины тела, который не имеет кольцеобразных чешуек, как у пасюка. Наиболее часто встречаются бурые зверьки с рыжеватым брюхом. Кариотип: 2п = 36.

Ареал занимает почти всю Европу и большую часть северной Азии на восток до правобережья Лены. Северная граница достигает кустарниковых тундр, южная проходит в Северном Казахстане, Алтае, Семиречье, по северо-западной Монголии (рис. 16). Обитает в поймах, на заболоченных междуречьях, в озерно-займищных степных котловинах, в предгорных долинах, на горных субальпийских лугах, на приморских равнинах. Летом живет около водоемов по осоковым, тростниковым или камышово-рогозовым берегам озер, ериков, ручьев, в затопленных кочкарниках, на тростниковых плавнях. Лишь на влажных субальпийских лугах не связана с водоемами. Зимует на прилежащих к водоемам лугах и полях, огородах и садах или на пересохших частях водоемов. Оптимальными местами обитания служат территории с мозаичным сочетанием летних (водных) и зимних (лугово-поле-

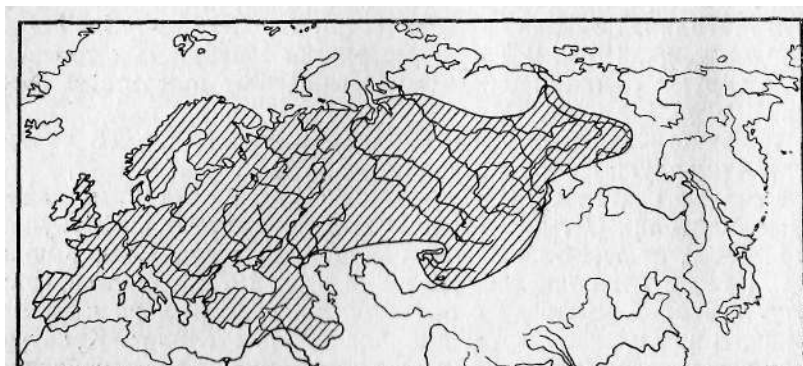


Рис. 16. Ареал *Arvicola terrestris*

вых) биотопов. Наилучшее для вида сочетание биотопов имеется в лесостепном Обь-Иртышском междуречье, в Белорусском Полесье, на широких участках пойм и в дельтах крупных рек, не тронутых мелиорацией.

Численность в оптимальных ландшафтах высокая, а в отдельные годы достигает огромных размеров. Наблюдаются сезонные и многолетние ее колебания. Сезонные колебания, связанные с периодичностью размножения, обычно не превышают десятикратной амплитуды. Минимальная численность бывает весной до появления первого помета, а в поймах еще и после большого половодья. Максимум численности — осенью, в конце сезона размножения. Многолетние колебания достигают тысячекратных величин. В некоторых частях ареала каждое десятилетие бывают массовые размножения. Плотность популяции может достигать 500 особей и более на 1 га. Период «крысиной напасти» продолжается 2—3 года и завершается глубокой депрессией численности.

Водяная полевка питается исключительно растительной пищей. В рационе четко наблюдается сезонная смена кормов. Летом — сочные зеленые части растений. Зимой — подземные бесхлорофильные части: корневища, клубни, луковицы. Число поедаемых видов растений достигает 200, но основу питания составляют осока, сусак, тростник, камыш, рогоз, а в осенне-зимний период могут быть огородные и полевые культуры. При недостатке обычных кормов способна питаться ветками кустарников и корой деревьев (в половодье).

Размножение продолжается в средних частях ареала с апреля по сентябрь. За это время перезимовавшие самки приносят три — четыре помета (на севере и в Якутии до двух). Сеголетки

первой весенней генерации в оптимуме ареала по числу пометов почти не уступают перезимовавшим. Родившиеся в начале лета приносят к концу сезона размножения один—два выводка. Созревание молодых, родившихся во второй половине лета, идет медленнее и они в год своего рождения половой зрелости не достигают. Среднее число детенышей в помете 6—7, но эта величина значительно колеблется — от 2 до 10. Скорость воспроизводства популяции зависит в основном от интенсивности размножения сеголеток первой весенней генерации. Поэтому раннее начало размножения весной наиболее способствует нарастанию численности.

Продолжительность жизни водяной полевки — около двух лет. Осенью уходящая на зимовку популяция состоит более чем наполовину из неполовозрелых сеголеток, родившихся после середины лета. Сеголетки первой весенней генерации составляют примерно 10%, а доля старых зверьков, идущих на вторую зимовку, не превышает нескольких процентов.

Своих детенышей водяные полевки приносят в норах, в выводковых гнездах, расположенных в кочках, в толще тростниковых сплавин, реже в шарообразных гнездах, устроенных в тростниковых зарослях над водой. Летние норы этих грызунов довольно просты. Совершенно другое строение имеет зимовочная нора. Это сложный лабиринт неглубоких ходов с большим числом отнорков и тупиков. Зимовочную нору полевка начинает рыть с наступлением холодных ночей. На поверхности почвы появляется много кучек выброшенной из нор земли, похожих на кротовины. Отсюда еще одно название вида — водяной крот (в Сибири). Средняя площадь, занимаемая одной зимовочной норой, составляет 25—35, у отдельных нор до 70 м².

Образ жизни в течение года можно разделить на несколько периодов. Ранней весной полевки живут в зимовочных биотопах. В этот период часто норы затапливает снеговая вода. Тогда зверьки устраивают поблизости временное надземное гнездо. Здесь они легко доступны для нападения клещей, начинающих активную жизнь после зимней паузы.

С появлением прибрежной растительности полевки концентрируются по берегам водоемов. В местах, где полоса прибрежной растительности неширокая, зверьки имеют вытянутые по урезу береговой линии индивидуальные участки. В разной степени (в среднем от 3 до 5 участков) они перекрываются между собой [Пантелеев, 1968]. На кочкарных болотах, на мощных тростниковых сплавах озер и в других местах, сплошь заросших богатой гидрофильной растительностью, полевки не имеют строго защищаемых индивидуальных участков. Они сообща используют всю территорию; индивидуальными остаются, по-видимому, только норы.

В поймах период прибрежной жизни нарушается половодьем. Грызуны концентрируются на незатопляемых гривах, на ветвях стоящих в воде деревьев, на кустах, плавающем мусоре и т. п. Часто из-за недостатка места подвижность зверьков ограничена, они легко доступны для нападения кровососущих насекомых. Послепаводковое рассредоточение водяных полевок по пойме идет вслед за отступающей водой.

Во второй половине лета наступает период расселения молодняка. Часто вынуждены мигрировать и взрослые половозрелые особи. Это вызвано пересыханием водоемов и огрублением прибрежной растительности. Миграционные волны резко возрастают в дождливые и ветреные ночи. В условиях недостатка удобных мест в околородных биотопах водяные полевки выселяются на прилежащие луга и поляны, посеvy зерновых и трав, в огороды и сады. Наряду с беспорядочным расселением имеются и миграционные пути. Поселившись вдали от воды, зверьки роют несложные норы, устраивают систему поверхностных дорожек, ведут типично полсвочный наземный образ жизни; с наступлением осени тут же остаются на зимовку.

Осенний период характеризуется интенсивной роющей деятельностью. Устраиваются зимовочные норы, делаются запасы корма. Оседлые зверьки не отходят от зимовочной норы, их взаимные контакты резко сокращаются. При высокой численности около половины популяции, вплоть до выпадения снега, продолжают составлять мигранты. Зимуют водяные полевки, вероятно, поодиночке. Незначительная активность наблюдается на поверхности почвы под снегом, а иногда они выходят и на снег.

Наиболее полные сведения по экологии водяной-полевки приведены в следующих монографиях, снабженных обширной библиографией: А. П. Кузякин [Ред., 1959], П. А. Пантелеев [1968], С. С. Фолитарек [Ред., 1971], А. А. Максимов [Ред., 1976].

Водяная полевка служит прокормителем для большого числа видов клещей и насекомых. Из краснотелковых клещей в средней полосе Европейской части СССР на ней паразитируют *Trombicula zachvatkini* — индекс встречаемости 7—10% [Арзамасов, 1963; и др.]. В Азербайджане водяная полевка более других грызунов поражена краснотелками (индекс обилия 19,3), главным образом *Neotrombicula* sp., а также *N. pogaioi* и *N. sauthaardi*. В Туве на ней обнаружены еще три вида краснотелковых клещей.

Гамазовые клещи среди паразитов водяной полевки выделяются как числом видов, так и обилием. На зверьках и в их гнездах найдено более 90 видов гамазид. На одном грызуне в среднем бывает 10—20 клещей, но встречается и по нескольку сотен. Причем гамазидами заражено до 90% зверьков в популяции. Многие виды гамазид живут в гнездах полевок. Абсолютными доминантами, паразитирующими на водяной полевке, являются

два ее специфических вида: факультативный гематофаг *Laelaps turis* и облигатный кровосос *Hyperlaelaps amphibius*. На долю этих видов приходится 60—80% всех сборов гамазид с водяной полевки; причем первый вид численно преобладает над вторым в 3—6 раз [Брегетова, 1956; Земская, 1973].

Из иксодовых клещей специфическим паразитом водяной полевки является *Ixodes argonophorus*, который паразитирует на ней не только в стадиях личинок и нимф, но и в стадии имаго. В основном в ее норах происходит выплод и развитие этого клеща. Водяная полевка принимает также участие в прокормлении преимагинальных фаз ряда других видов иксодид: *Ixodes laguri*, *I. trianguliceps*, *I. ricinus*, *I. persulcatus*, *Haemaphysalis concinna*, *H. inermis*, *H. punctata*, *Dermacentor pictus*, *D. marginatus*, *D. mitalli*, *D. daghestanicus*, *D. silvarum*, *Rhipicephalus rossicus*, *Rh. turanicus*, *Rh. schulzei* [Олсуфьев, Дунаева, 1970; и др.].

На водяной полевке паразитирует несколько видов вшей — *Norlopleura acantopus*, *N. affinis*, *Polyplax spiniger*, *P. spinulosa*, *P. borealis*, из которых первый, по-видимому, является ее специфическим видом. Индекс обилия этого вида достигает 10, а в годы высокой численности полевки увеличивается в 2—3 раза. Экстенсивность заражения — 12—66% [Соснина, Тихвинская, 1969].

На рассматриваемом виде обнаружено более 50 видов блох. Из них с водяной полевкой наиболее тесно связаны в Европейской части СССР *Stenophthalmus wagneri*, на Северном Кавказе и Сибири *Ceratophyllus penicilliger arvicolae*. Однако чаще на ней доминируют менее специализированные по хозяину виды *S. walkerii* и *St. assimilis*. Индекс обилия блох редко превышает 1.

В местах обитания водяной полевки почти всегда многочисленны кровососущие двукрылые — слепни, комары, мошки, мокрецы, которые нападают на полевков и на их свежие трупы, становясь тем самым возможными переносчиками болезней.

Водяная полевка участвует в циркуляции возбудителей целого ряда природноочаговых инфекций. Однако роль ее в различных заболеваниях неодинакова. Она может служить основным источником заболевания, играть лишь второстепенную роль или случайно быть вовлеченной в эпизоотию.

Из заболеваний, связанных с водяной полевкой, наибольшее значение имеет туляремия. По мнению Н. Г. Олсуфьева и Т. Н. Дунаевой [1970], этот грызун служит главным носителем туляремийной инфекции в поименно-болотных и предгорно-ручьевых типах очагов. В последние десятилетия в СССР не менее 90% из всех случаев заражения людей туляремией происходит именно в этих очагах. Возбудитель туляремии — *Francisella tularensis* — выделяли из водяных полевков во всех частях ее

ареала в СССР, а также в Чехословакии и Румынии. Водяная полевка обладает высокой восприимчивостью и инфекционной чувствительностью к туляремии. При подкожном введении единичных клеток возбудителя происходит заражение. В экспериментах минимальная заражающая доза является смертельной.

Передача туляремийной инфекции происходит различными путями: В предгорно-ручьевых очагах и в северных частях ареала наибольшее значение имеет водный путь заражения в связи с низкой температурой воды, способствующей длительному сохранению микроба. Во многих очагах важную роль играют специфические переносчики туляремии — иксодовые клещи. Они сохраняют возбудителя пожизненно, причем все стадии развития клещей способны передавать инфекцию при кровососании. Спонтанная зараженность туляремией отмечалась у всех видов клещей, паразитирующих на водяной полевке.

В естественных условиях неоднократно отмечали зараженность туляремийным микробом слепней, комаров, мошек и мокрецов в период разлитых туляремийных эпизоотии среди водяных полевков. Способность передавать туляремийную инфекцию от больных зверьков, а также трупов к здоровым полевкам доказана в экспериментах для 11 видов слепней и 6 видов комаров. Возбудитель сохраняется в комарах до 35, в слепнях — 2—3 суток. Здоровые водяные полевки заражались также от вшей, снятых с павших от туляремии зверьков. Возбудителя туляремии неоднократно выделяли из гамазовых клещей и блох. Однако им не отводится существенной роли в поддержании туляремийных очагов, поскольку передача возбудителя этими паразитами осуществляется обычно не при кровососании, а при поедании их грызуном или раздавливании. Кроме того, гамазовые клещи и блохи быстро освобождаются от туляремийного микроба [Олсуфьев, Дунаева, 1970].

Эпизоотии туляремии на водяных полевках наибольшей интенсивности достигают во время весеннего половодья, когда грызуны концентрируются на незатопляемых местах, а также в июле — августе — в период годового подъема численности полевков. Зараженность зверьков в поименно-болотных очагах обычно колеблется от 0,3 до 3,3%, а в разгар эпизоотии достигает 4—6%. В предгорно-ручьевых очагах зараженные полевки обычно составляют 0,4—10,5, а на отдельных ручьях до 27% [Олсуфьев, Дунаева, 1970].

Водяной полевке отводится большая роль в природной очаговости листериоза. Листерий выделяли из этих грызунов в Болгарии, средней полосе Европейской части СССР, Южном Зауралье, в лесотундре средней Сибири. В период разлитой эпизоотий в Волынском Полесье установлено, что основным источником инфицирования воды в болотах была водяная полевка

Чувствительность и восприимчивость вида к листериозу изучена недостаточно. В условиях тесного контакта зверьков (в клетках) экспериментальная эпизоотия протекала в течение двух месяцев с интервалами гибели животных через 2—5 дней. Листерии долго сохраняются во внешней среде при широком диапазоне температуры и влажности. Инфекции свойственны разнообразные пути передачи. В очагах, где водяная полевка была одним из основных носителей инфекции, обнаруживали инфицированных клещей *Ixodes ricinus* и *I. persulcatus*. Эпизоотии листериоза обостряются в ранневесенний период и осенью [Сюзюмова, 1960].

Рассматриваемый вид служит носителем эризипелоида. Это установлено в природных очагах Северо-Запада РСФСР, Азербайджана, Запдной Сибири и Казахстана. У водяной полевки встречаются две формы эризипелотриксков: *Erysipelotrix rhusiopathiae* var. *suís*, вызывающий заболевания у человека, многих домашних и диких животных, и *E. g.* var. *murisepticum*, патогенный только для мышей и некоторых полевок¹. По мнению Т. Н. Дунаевой и соавторов [1953], водяная полевка в отдельных очагах играет роль основного носителя этой инфекции. Болезнь у грызунов обычно протекает в форме бессимптомного носительства. Но в неблагоприятных условиях провоцируется острая форма, часто с летальным исходом. Во время скрытого бактерионосительства и при остром течении болезни полевки распространяют инфекцию, выделяя эризипелотриксков с мочой. Число зараженных зверьков в популяциях составляют в среднем около 3%, но в особо благоприятных для сохранения возбудителя местах — на водоемах с широкими илистыми отмелями — достигает 10—30% [Дунаева и др., 1953].

Водяная полевка является одним из дополнительных резервуаров инфекции в природных очагах лептоспироза. Лептоспир от нее выделяли в различных частях территории СССР, а также в Англии, Болгарии, Польше, Румынии [Ананьин, 1971; Карасева, 1971]. Она мало чувствительна к этому заболеванию. Возбудитель выделяется с мочой и передается водным и контактным путем. Воротами инфекции служат незначительные повреждения кожи и слизистых оболочек. В популяциях водяной полевки лептоспироз серологически обнаруживается у 5—10% зверьков [Валова, Мефодьев, 1972; Воронин и др., 1971]. На Кавказе известен случай, когда лептоспир выделяли у 40—70% зверьков [Таги-Заде и др., 1972]. Но и в этом случае водяная полевка не была отнесена к основным носителям заболевания из-за ее малочисленности и разобщенности поселений.

В лесостепных и степных районах Западной Сибири и северо-восточного Казахстана, а также в Чехословакии у водяной по-

¹ Также для других животных и человека (*Ред.*).

левки установлено носительство Ку-риккетсиоза [Федорова, 1968]. В периоды эпизоотии у водяной полевки не наблюдается гибели и внешних признаков проявления болезни. Степень восприимчивости и чувствительности вида к Ку-риккетсиозу не изучалась. Основным путем передачи возбудителя в природных очагах считается трансмиссивный, через иксодовых клещей. В лесостепных и степных типах очагов главный переносчик *Dermacentor marginatus*. Элементарные очаги Ку-риккетсиоза в степной и лесостепной зонах в основном приурочены к местам повышенной влажности, которые служат стадиями переживания мышевидных грызунов, местами концентрации иксодовых клещей и часто соприкасаются с местообитаниями водяной полевки [Карулин, 1960].

В природных очагах риккетсиоза Северной Азии большинство фоновых видов млекопитающих являются носителями этой инфекции. Из водяной полевки также неоднократно выделяли возбудителя либо устанавливали носительство серологически. Роль того или иного вида млекопитающих в очаге этой инфекции зависит от его участия в прокормлении главных переносчиков и хранителей риккетсий — иксодовых клещей. Наиболее часто заражен риккетсиями *Dermacentor nuttalli*. Этот клещ часто паразитирует на водяной полевке в Туве. Возбудитель риккетсиоза Северной Азии, по-видимому, передается также блохами, гамазовыми и краенотелковыми клещами [Столбов и др., 1971].

В редких случаях водяная полевка может вовлекаться в чумные эпизоотии. Известен факт выделения из нее в Гурьевской области возбудителя чумы в период интенсивной эпизоотии среди песчанок. Высокая восприимчивость и инфекционная чувствительность этой полевки к чуме показана экспериментально [Ралль, 1960].

В лесостепных районах Западной Сибири у водяной полевки выявлена зараженность пастереллезом, сальмонеллезом и стрептококковой инфекцией. Эти заболевания проходят у зверьков обычно в латентной форме. Но при ослаблении организма они переходят в подострую и острую формы, нередко с летальным исходом [Сюзюмова, 1960].

Л. М. Сюзюмовой [1960] в Южном Зауралье у водяной полевки обнаружен бруцеллез. Однако роль вида в носительстве этой инфекции остается неясной. В опытах того же автора показана низкая чувствительность полевок к бруцеллезу. Смертельной оказалась доза в 1 млн. клеток.

Известен случай выделения от водяной полевки возбудителя сибирской язвы [Фолитарек, 1971].

В последние годы работами Н. Н. Харитоновой с соавторами показана важная роль водяной полевки в резервации возбудителя омской геморрагической лихорадки (ОГЛ). Вирус ОГЛ

неоднократно изолировали от водяных полевок в лесостепной зоне Западной Сибири. Зараженные зверьки, выявленные серологически, составляют 5,6—6,2%. При экспериментальном инфицировании умеренными дозами вируса у водяных полевок развивается латентная форма ОГЛ, нередко принимающая хроническое течение (5,5 месяца — срок наблюдения). Латентное течение инфекции сопровождается нерегулярной, но достаточно напряженной вирусемией, эвакуацией вируса с мочой и экскрементами. Вирус сохраняется в озерной воде летом более двух недель, зимой—до трех месяцев. Показана возможность передачи вируса разными группами кровососущих паразитов. Однако численность иксодовых клещей в лесостепи Западной Сибири низкая, а эпизоотии ОГЛ в популяциях ондатры имеют осенне-зимнюю сезонность, исключая участие кровососущих двукрылых. Ввиду этого важнейшим путем распространения инфекции в природном очаге следует считать алиментарно-водный. Вместе с тем не исключается существования как трансмиссивного, так и респираторного путей передачи вируса [Харитонов, Леонов, 1978].

У водяной полевки в Омской области были найдены антитела к вирусу клещевого энцефалита [Корш и др., 1970]. Поскольку она является случайным прокормителем основных переносчиков и хранителей этого вируса — клещей *I. persulcatus*, по-видимому, вовлечение ее в эту инфекцию также может быть лишь случайным.

По мнению А. И. Красновой и Н. В. Щепотьева [1967], в лесостепной и степной зонах водяные полевки имеют важное значение в существовании природных очагов токсоплазмоза. Эпизоотии токсоплазмоза среди водяных полевок выявлены в Воронежской области (пойма Хопра) и на Оби в районе Новосибирска. В эпизоотии было вовлечено более 5% популяции грызунов. Экспериментально доказана высокая восприимчивость и инфекционная чувствительность водяных полевок к этому возбудителю. Наименьшая смертельная доза составляет всего несколько токсоплазм. Передача возбудителя происходит алиментарным и контактно-инициативным путями. Трансмиссивной передаче отводится незначительная роль [Калякин, 1971].

Водяная полевка считается основным носителем грибка в западносибирских природных очагах дерматомикоза, вызываемого *Trichophyton gypseum*. По-видимому, и в других известных природных очагах данного заболевания (Европейская часть СССР, Казахстан, Закавказье) главная роль также принадлежит этому грызуну. Болезнь мало сказывается на жизнеспособности полевок. Они заражаются через инфицированную почву, в которой грибок может сохраняться очень долго. В озерно-займищных популяциях водяной полевки (Новосибирская обл.) наибольшее

число зараженных зверьков (до 10%) встречается в конце зимнего подземного периода жизни грызунов. Отмечается зависимость заболеваемости трихофитией людей от многолетних колебаний численности водяной полевки [Фолитарек, 1971].

Вследствие некоторых особенностей водяная полевка в ряде случаев эпидемиологически — более опасный вид, чем мелкие мышевидные грызуны, хотя численность последних может быть и выше. Относительно крупные размеры делают ее более доступной для нападения кровососущих двукрылых. Этому способствует и обитание вблизи воды: концентрация гнуса, меньшая укрытость зверька. Околоводный образ жизни увеличивает эпидемиологическое значение вида для болезней, способных передаваться водным путем. Оно еще более возрастает вследствие того, что водяная полевка является промысловым видом. Хотя промысел ее за последние годы несколько сократился, в некоторых областях заготавливается по несколько сот тысяч шкурок в год. Наконец, росту эпидемиологического значения вида способствует его вредоносная деятельность в сельском и лесном хозяйстве. Вредоносная деятельность вызывает ответную реакцию людей — истребление с помощью приманок, отлов капканами и цилиндрами, вкопанными на специальных ловчих плуговых бороздах, а также другие меры борьбы [Пантелеев, 1968; Фолитарек, 1971].

Промысел и отлов в целях борьбы служат основными формами прямого контакта человека с данным видом. Эпидемически контакт наиболее опасен при промысле, когда со зверьков снимают шкурку. Существуют различные формы косвенного контакта: через воду, пищевые продукты, в результате укуса кровососущих насекомых и клещей, при перекладке соломы. Все эти формы контакта осуществляются в летнее время. Зимой контакт может осуществляться в редких случаях, когда эти грызуны остаются на зимовку в погребах, овощехранилищах, скирдах и ометах. Важнейший контактно-опасный сезон — середина и вторая половина лета. В это время существенно возрастает пребывание людей «в природе»: на полевых работах, заготовке сена, грибов, ягод. С другой стороны, к этому времени возрастает численность полевков в результате нескольких весенне-летних генераций и поднимается их миграционная активность. Эпидемиологическое значение вида резко возрастает в периоды массовых размножений, когда полевки становятся легкой добычей собак и кошек, которые приносят их во дворы, без особого труда их ловят подростки и дети ради забавы.

Общую рекогносцировочную оценку численности в местах возможного обитания вида проводят визуально по следам жизнедеятельности (весной и летом по кормовым столикам, осенью — по кучкам выброшенной из нор земли) и оценивают баллами — «много», «мало».

Количественную оценку вида в заселенных биотопах проводят путем отлова грызунов в капканы. В ленточных поселениях выставляют в линию, например, по берегу водоема вдоль уреза воды, 25 капканов через каждые 10 м. В диффузных поселениях облавливают 1—2 площадки по 100 м². В обоих случаях показатель численности — число попавших полевок за одну ночь. Используется также метод картирования поселений в разных вариантах [Пантелеев, 1968].

При массовом размножении для ликвидации опасных очагов водяной полевки применяют отравленные приманки, которые рассеивают с самолетов, а также сеялками, или разбрасывают вручную [Пантелеев, 1968; Фолитарек, 1971].

Род *Lagurus Gloger, 1841* — пеструшки

Полевки зональных биотопов степей, полупустынь и пустынь (рис. 17) (в последних обитает лишь желтая пеструшка на востоке ареала). Род включает три ясно выраженных вида, относящихся к разным под родам: два палеарктических (*L. lagurus* Pall., 2n = 54; *L. luteus* Eversm., 2n = 56) и один североамериканский (*L. curtatus* Cope, 2n = 54). Некоторые предполагают, что монгольский подвид желтой пеструшки является также отдельным видом.

Желтая пеструшка *L. luteus* — самый крупный представитель рода (длина тела до 200 мм, вес до 100 г). В СССР встречается в Зайсанской котловине и, может быть, в мелкосопочнике севернее Балхаша. В историческое время встречалась в полупустынях всего Казахстана. Предполагают, что одной из вероятных причин ее вымирания были эпизоотии чумы. Сведения о роли вида в эпизоотиях природноочаговых болезней отсутствуют.

Американская *L. curtatus*, вероятно, является одним из основных носителей чумы на западе США — в полупустынях Колумбийского плато [Козакевич и др., 1970].

Степная пеструшка *L. lagurus* — мелкий зверек типичного полевочьего облика, серого цвета, с черной полосой вдоль хребта, без хвоста. Длина тела обычно не превышает 100 мм, вес — до 40 г. Специфический обитатель степной зоны [Кучерук, 1959a]. Ареал вида охватывает степи и частично полупустыни Восточной Европы, Казахстана, Западной и Средней Сибири, Северной Джунгарии и Западной Монголии.

В лесостепной и степной зонах пеструшка избегает разнотравно-злаковые и ковыльные степи, предпочитая сравнительно разреженные солончаковые и солонцовые участки, а в особенности полынно-типчаковые сухие степи, злаково-полынные полупустыни, а также глинистые обедненные степи, залежи и выгоны. Бывает многочисленна по краям полей, на межах и огрехах.

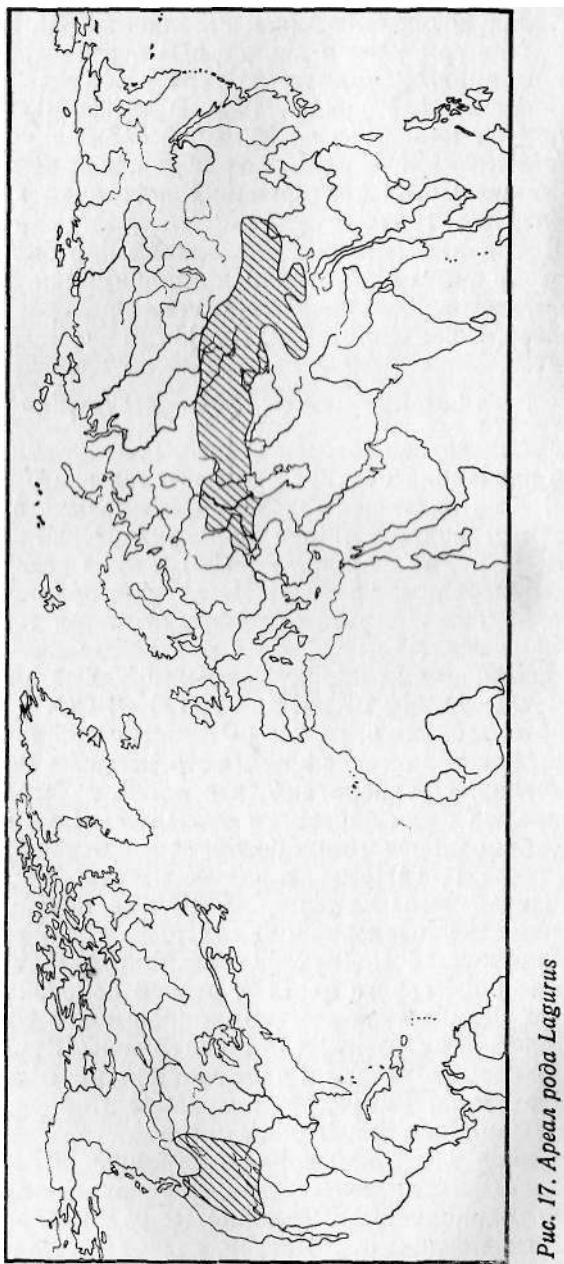


Рис. 17. Ареал рода *Lagurus*

Иногда встречается в сараях и амбарах. В южной части степной зоны — это доминирующий вид среди мелких мышевидных грызунов (около 90% их населения).

Убежище пеструшек [Наумов, 1948] состоит из основной (гнездовой) норы — сравнительно сложной, со многими (до 10) входами и нескольких более просто устроенных нор (защитных или кормовых) с 2—3 отверстиями. Все норы соединяются сетью дорожек, которые, кроме того, ведут от отверстий норы к участкам добывания корма. В принципе норы пеструшек сходны с норами обыкновенной полевки, но более сложны и глубоки (до 70—90 см). В качестве убежищ пеструшки часто используют норы сусликов, слепушонок и трещины почвы.

В пищевом рационе доминируют узколистные злаки (особенно типчак) и полныи (особенно белая полынь); зверьки способны выкапывать и поедать луковицы и клубни, иногда потребляют насекомых (главным образом саранчовых). Роль семенного корма обычно незначительна. Сезонные особенности питания выражаются в доминировании злаков весной (особенно ранней), злаков и разнотравья в начале лета, луковичек мятлика во второй его половине [Ходашова, 1960]. Запасы корма встречаются редко, они бывают незначительны по объему. Географическая изменчивость рациона незначительна [Наумов, 1948].

Беременность продолжается около 20 дней (15—23). Средняя продолжительность между последующими выводками — 25—30 дней [Наумов, 1948]. Спаривание начинается сразу после исчезновения снегового покрова — в первые дни вегетации растительности [Ходашова, 1960]. Весной зверьки приносят, как правило, два выводка, а летом размножаются лишь немногие пары. Осенью при вторичной вегетации число размножающихся пар увеличивается. Иногда бывает зимнее подснежное размножение, оно неоднократно отмечалось, в частности в Северном Казахстане [Страутман, Шубин, 1960]. В среднем у одной самки бывает 6—9 эмбрионов, абсолютный максимум—13. Сеголетки первого и второго пометов могут размножаться в возрасте двух месяцев (в июне). Смертность взрослых пеструшек в начале лета достигает 60—80, а полу взрослых — 90% [Ходашова, 1960]. До начала расселения доживает около 70% зверьков, родившихся весной [Страутман, Шубин, 1960]. В сезонном ходе численности основную роль играет интенсивность размножения, а не смертность зверьков.

Численность пеструшек после интенсивного весеннего размножения в оптимальных биотопах вне периодов депрессии и массовых размножений — 10—20 зверьков на 1 га, при массовом размножении — свыше 200 на 1 га [Ходашова, 1960]. Обычно обилие зверьков оценивается по числу отверстий их нор, которое меняется соответственно от 200—300 до 2000—3000 на 1 га. В годы

депрессий численности пеструшки сохраняются в сравнительно увлажненных биотопах с относительно богатой растительностью. Это прежде всего понижения рельефа. При высокой численности они распространены почти повсеместно, в том числе на посевах зерновых ив особенности бобовых трав.

Использование территории — типичное для полевок. Взрослые пеструшки в период размножения живут парами, используя систему убежищ, соединенных тропинками. Подросшие молодые расселяются примерно в двухмесячном возрасте. Осенью самостоятельные молодые пеструшки не расселяются, а остаются жить с родителями в одном убежище даже при наличии у взрослых нового выводка. При приближении зимы пеструшки обитают уже только группами — одиночно живущих зверьков почти не встречается.

На степных пеструшках встречаются блохи различных мелких грызунов и даже хищников (всего зарегистрировано 9 видов), среди которых специфическим видом с некоторой натяжкой можно считать только *Amphipsylla prima*. В Волго-Уральском междуречье на пеструшках чаще других встречаются блохи малого суслика и других степных грызунов *St. brevisulca*, блохи малого суслика *St. pollex*, а также другие паразиты сусликов и песчанок, причем количество последних меняется в зависимости от характера ландшафта. Из числа других эктопаразитов на пеструшках зарегистрировано шесть видов иксодовых клещей, три вида гамазид — обитателей гнезда и шерсти зверьков — и три вида краснотелок. Количество эктопаразитов на пеструшках может быть значительным. Так, например, индекс обилия *D. tagginatus* на пеструшках в Северном Казахстане достигает 18,0.

Как многочисленный зверек многих степных биоценозов степная пеструшка не может не принимать участия в циркуляции возбудителей типичных природноочаговых болезней степной зоны.

Степная пеструшка — высоковосприимчивый и высокочувствительный к туляремии зверек. Она принимает участие как дополнительный носитель в поддержании очагов степного типа на юге Европейской части СССР. Среди них могут возникать разлитые эпизоотии, они наблюдались в Волгоградской обл. и в Западном Казахстане [Олсуфьев, Дунаева, 1960]. По отношению к возбудителю чумы пеструшки также высоковосприимчивы и высокочувствительны. Участие этого зверька в эпизоотиях изредка регистрировалось в Северном Прикаспии в годы массовых размножений мелких грызунов [Ралль, 1960].

Лихорадка Ку обнаружена у степных пеструшек серологически в Северном Казахстане, причем количество риккетсионосителей достигало 20%. В природных очагах степного типа пеструшка является основным носителем риккетсий, поскольку в годы массовых размножений этот зверек бывает очень многочислен-

ным и прокармливает массу иксодовых клещей, служащих резервуаром риккетсий [Карулин, 1960; Федорова, 1968]. Возможно, что степная пеструшка участвует в циркуляции возбудителя клещевого риккетсиоза Северной Азии: положительные серологические реакции получены от зверьков из Северного Казахстана [Карулин, Пчелкина, 1958].

Формы контакта с человеком, угрожающие здоровью населения, ограничиваются тем, что при массовых размножениях степная пеструшка может проникать в жилые и хозяйственные постройки сельских населенных пунктов и при эпизоотических ситуациях заносить в них возбудителя. При массовых размножениях, регулярно бывающих в степях Казахстана, причиняет экономически ощутимый вред посевам и пастбищам.

***Ondatra zibetica* Linnaeus, 1758 —
ондатра, или мускусная крыса**

Единственный вид рода. Ископаемые остатки известны с позднего плиоцена. Относится к древней группе корнезубых полевок, из числа которых в Старом Свете наиболее близкородственными являются представители современного эндемичного балканского ррда *Dolomys Nehring*, а в Новом Свете — *Neofiber True* и *Phenacsmys Merriam* [Громов и др., 1963].

Самая крупная полевка, длина тела достигает более 250 мм. Характеризуется признаками приспособления к земноводному образу жизни. Стержень хвоста уплощен с боков, длина его не менее 70%, длины туловища. Между пальцами задних конечностей имеются неполные плавательные перепонки. Глаза небольшие, высоко посаженные. Губы обрастают резцовые отделы черепа, изолируя резцы от ротовой полости. Кондилобазальная длина черепа более 50 мм. Коренные зубы с корнями. Передние поверхности обеих нижних резцов уплощены и направлены под выступающим острым углом друг к другу. Диплоидное число хромосом равно 54.

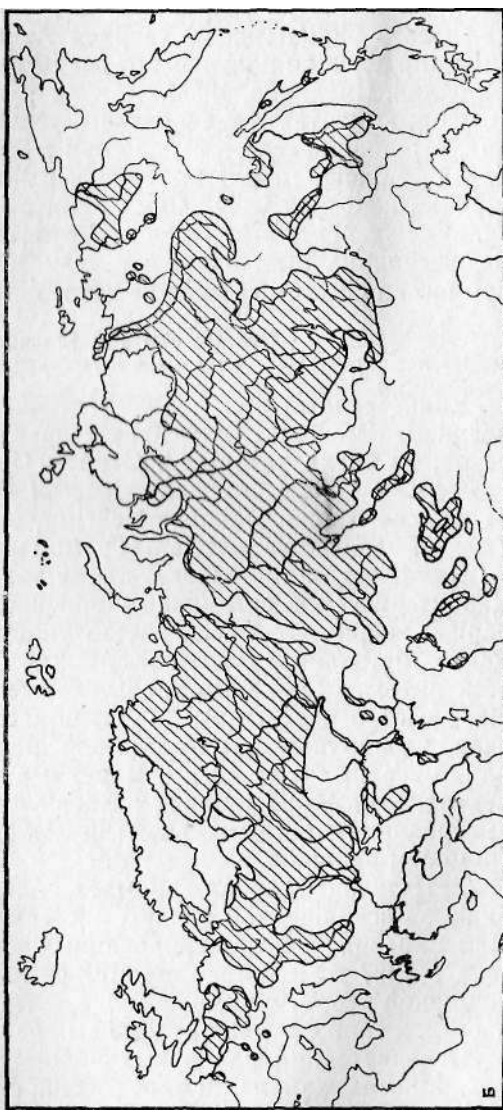
Естественный ареал занимает большую часть Северной Америки, за исключением тундры и южных субтропических районов. Для Евразии — интродуцированный вид. В СССР впервые завезена в 1927 г., и к настоящему времени акклиматизирована на обширной территории, преимущественно в лесных и степных областях, а также в долинах крупных рек пустынной зоны (рис. 18).

Поселяется на различных водоемах — реках, озерах, старицах, болотах, каналах и т. п. Будучи связана с интразональными биотопами, распространена, как и водяная полевка, от зоны северных лесов и тундры до пустынь включительно. Предпочитает водоемы со стоячей водой или медленным течением и богатой околководной и водной растительностью. На быстро текущих

Рис. 18. Ареал *Ondatra zibethica*:

А — первичный [по Hall, Kelson, 1959],

Б — вторичный (в результате акклиматизации)



реках не живет. Неблагоприятно для ондатры и промерзание водоемов, так как она связана с ними круглый год. Один из наиболее благоприятных для ондатры районов — болотно-озерная лесостепь Северной Барабы. Здесь зверьки заселяют озера с характерными для них сплавиными и зарослями тростника, занимающими огромные территории. Самая высокая плотность населения ондатры отмечена на озерах с внутрозерной сплавиной и займищных [Максимов, 1966]. В степной и пустынной зонах для ондатры благоприятны дельты крупных рек с обширными плавнями [Лавров, 1957].

В большинстве районов, где ондатра выпущена на водоемах с достаточным запасом кормов, она быстро освоилась, размножилась и уже через 2—3 года достигла промысловой численности. В северных районах численность зверьков нарастала медленнее, чем в южных. В Архангельской области и Коми АССР промыслять ондатру начали через 4—5 лет, а в Якутской АССР только через 7 лет после завоза зверьков. Особенно благоприятными оказались дельты рек Амударьи и Или. Здесь промысел начался через два года. В пределах освоенной видом территории наибольшая численность ондатры наблюдается в Западной Сибири, в Прибайкалье, среднем течении Лены, в Колымской низменности, а также в низовьях крупных рек: Днепра, Кубани, Амударьи, Или, Селенги и др.

Максимальной численности ондатра достигла в 1955—1957 гг. В 1956 г. было заготовлено 6 млн. шкурок. Основными промысловыми районами стали Казахстан, Узбекистан, Западная Сибирь, Якутия. В последующие годы заготовки стали постепенно падать и в 1970 г. составляли лишь 1,7 млн. шкурок. Особенно сильно за эти годы сократилась численность ондатры в Узбекистане (дельта Амударьи), озерной лесостепи Казахстана и Западной Сибири, что вызвано было в основном усыханием водоемов [Сыроечковский, Рогачева, 1975]. При обмелении водоемов под воздействием метеорологических факторов или деятельности человека уменьшается кормовая база ондатры, зверьки вынуждены совершать миграции в поисках благоприятных условий. В результате ондатры гибнут от бескормицы, врагов, эпизоотии [Максимов и др., 1975]. В более северных районах, где гидрологический режим водоемов более постоянен, но кормовые ресурсы ондатры ограничены и восстанавливаются медленно, уменьшение численности ондатры связано с выеданием ею растительности, а также с сокращением площади подводных пастбищ в суровые зимы при более глубоком промерзании водоемов. В последние годы наблюдается постепенная стабилизация численности ондатры на умеренном уровне, в 3—4 раза меньшем, чем в период первоначальной вспышки обилия [Сыроечковский, Рогачева, 1975]. В районах, освоенных ондатрой, определились регу-

лярные колебания ее численности с циклически повторяющимися подъемами и спадами. Так, в Новосибирской области пики численности ондатры наблюдаются через 8—9 лет, а амплитуда колебания достигает 20—40 крат [Максимов, 1966]. Сезонный максимум численности ондатры достигается обычно к осени, поскольку размножение вида приурочено к весенне-летнему периоду.

Питается ондатра грубым зеленым кормом. Основные кормовые растения: тростник, рогоз, камыш, рдесты, телорез, ситник, кубышка, хвощ, осоки и др. Поедает листья, стебли и корневища. В летнее время за сутки взрослая ондатра весом 1 кг, в возрасте около 10 месяцев, съедает 1,1 кг сочных кормов. С учетом неподаемых остатков такой зверек ежедневно губит около 4 кг рогоза, или 3 кг телореза, или 2 кг стеблей тростника [Красовский, 1962]. При недостатке растительного корма поедает животную пищу: моллюсков, раков, лягушек, мелкую рыбу. На зиму заготавливает корм в кормовых хатках или норах.

К размножению ондатра приступает весной. Начало гона совпадает с началом вскрытия водоемов. В Бурятии 70,6% самок дают два помета, 23,5% — три помета, а 5,9% самок имеют только один выводок. В западносибирской лесостепи 60% самок приносит три выводка, 35% — два выводка и 5% — один выводок. В дельте Амударьи ондатры приносят в среднем три — четыре помета, а отдельные самки даже пять. Здесь размножение зверьков продолжается почти круглый год, лишь с некоторым замедлением в зимние месяцы. Число детенышей в выводках бывает от 1 до 16, в среднем 7—9, чаще 8. Беременность продолжается 25—26 дней. Самцы-сеголетки в текущем году половозрелости, как правило, не достигают и начинают спариваться только в следующем году. Самки-сеголетки становятся половозрелыми в возрасте 4—5 месяцев и осенью частично начинают размножаться. Размножение сеголеток на севере — явление редкое, а на юге — регулярное. Например, в Курганской области 8% самок первого помета в сентябре приносит первый выводок из 3—4 детенышей [Околович, Корсаков, 1951].

Возраст ондатры устанавливают по зубам: определяют степень стертости жевательной поверхности и высоту коронки [Корсакова, 1970]. Продолжительность жизни ондатр в природе не превышает 3—4 лет. При благоприятных условиях популяция на 75—85% состоит из молодых зверьков. В низовьях Оби в сентябре — октябре молодые текущего года рождения составляли 85—89, а родившиеся в предыдущие годы — 11—15%. Молодняк представлен зверьками первого (весеннего) помета (16—35%), второго (летнего) помета (37—51%), третьим выводком перезимовавших (8—29%) и потомством самок первого выводка. До весны состав популяции здесь изменяется мало. В мае — июне

популяция в основном состоит из животных старше года. В июле перезимовавшие зверьки составляют еще около 90, в августе их остается 30%, а 70% популяции уже приходится на сеголеток. На юге, в дельте Или, осенняя популяция ондатры на 60,5% была представлена сеголетками, а 39,5% составляли зверьки старше года. В январе — феврале зверьков в возрасте до 9 месяцев, т. е. зимующих впервые, было 74,7%. Весной особи старше года составляли 13,9% -

При ухудшении условий обитания в популяции ондатры сокращается численность молодняка, среди взрослых убывают зверьки старше двух лет. В результате слабого промысла в популяции увеличивается группа старших животных [Страутман, 1963; Корсакова, 1970].

Ондатра живет в норах или хатках. В высоких берегах устраивает сложные норы. Вход в нору расположен под водой, а гнездовая камера лежит выше уровня воды. Хатки делаются обычно на низких заболоченных берегах и строятся из остатков поеденных растений, сухой травы, ила и т. п. В хатке бывает одна или несколько камер. Различают хатки кормовые, гнездовые и для запасов [Страутман, 1963; Бабушкин, 1971].

Ондатра охотно использует готовые чужие норы, вытесняя из них хозяев. В Европейской части СССР, где ондатра обитает вместе с выхухолью, она переделяет ее норы. Часто норы используются ондатрой и выхухолью совместно. Число и продолжительность использования совместных нор меняется по сезонам и в зависимости от типа водоема и численности зверьков обоих видов [Бабушкин, 1971]. Норы водяной полевки ондатра не занимает, так как они меньшего диаметра, чем ее собственные. Но водяная полевка использует убежища ондатры. На озерах Северной Кулунды покинутые хатки ондатры посещаются водяными полевками, а в некоторых хатках водяные полевки остаются зимовать. Летом кормовые площадки и тропинки водяных полевков используются обоими видами. При поедании корма на одних и тех же площадках устанавливается косвенный и прямой контакт ондатры и водяной полевки. Здесь же происходит контакт и с полевкой-экономкой, поселяющейся на берегах озер и более сухих участках сплавины. В некоторых местах норы ондатры часто посещает серая крыса, которая использует остатки пищи ондатры [Страутман, 1963].

Ондатра — ночной зверек, но выходит из нор и днем. Активная круглый год, в спячку не впадает, но зимой ее активность ограничена. В это время она из нор выходит мало, довольствуясь запасами корма. Зимует на тех же водоемах, где живет летом. Регулярных миграций на зимовку, как водяная полевка, не совершает, с водоемом связана более тесно, чем последняя. Ондатра — оседлый зверек. Семья, которая образуется весной и состоит из

пары взрослых и их выводков, имеет постоянный, строго ограниченный участок, за пределы которого зверьки выходят крайне редко. Каждый участок состоит из двух зон: охраняемой, в пределы которой зверьки других семей не допускаются, и кормовой. Охраняемая зона летом контурируется по наличию уборных, а осенью по расположению кормовых хаток. Размеры охраняемой зоны — 350—3000 м². Площадь кормовой зоны зависит от количества кормов и плотности ондатрового населения. При высокой плотности населения кормовые зоны отдельных семей часто перекрываются. Чем меньше плотность, тем больших размеров достигают кормовые зоны, которые бывают от 4000 до 10 000 м². В зимнее время семейный участок сокращается до размеров охраняемой зоны [Корсаков, Шило, 1967]. Расселение молодых ондатр частично происходит осенью, когда меченых зверьков ловили на расстоянии 500—1000 м от места мечения. Кроме того, осенью мигрируют зверьки из тех участков водоемов, которые зимой промерзают до дна. Основное расселение происходит весной перед началом гона, когда после совместной зимовки семьи создаются новые пары. В это время ондатра заселяет и водоемы, малопригодные для зимовки, но летом богатые кормом — мелкие протоки, старицы, болота.

В процессе акклиматизации ондатра сохранила часть паразитов, свойственных ей на родине в Северной Америке и завезенных вместе с ней в Евразию, и, кроме того, приобрела ряд паразитических форм местной фауны, которые постепенно адаптируются к новому виду хозяина. Из эктопаразитов у ондатры наиболее многочисленны как по числу видов, так и по числу особей гамазовые клещи, развитию которых благоприятствуют условия в жилищах ондатры: высокая влажность, большое количество гниющих остатков, круглогодичное использование зверьками своих убежищ, достаточно длительное существование последних. В пределах всего ареала на ондатре многочислен специфический для нее вид, завезенный из Северной Америки, — *Laelaps multispinosus* Banks. Из местных видов на ондатре чаще всего паразитируют виды, характерные для водяной полевки и мелких грызунов. В Новосибирской области, например, кроме видов американского происхождения, на ондатре обнаружены еще 22 вида местной фауны. Вполне четко в разных районах страны подтверждается адаптация к ондатре таких видов, как *H. ambulans*, *E. stabularis*, *H. isabellinus*, *H. glasgowi*, которых в первую очередь следует считать возможными переносчиками возбудителей природноочаговых инфекций [Давыдова и др., 1966]. На ондатре паразитируют волосяные клещи *Listrophorus validus* Banks, широко распространенные во многих областях акклиматизации ондатры. Иксодовые клещи встречаются на ондатре значительно реже. Зарегистрированы следующие виды: *Ixodes arthroporus*,

I. persulcatus, *Dermacentor pictus*, *D. marginatus*, *Rhipicephalus* sp. Большая часть перечисленных видов для ондатры случайна, так как типичные местообитания их не совпадают с местообитаниями ондатры. Наибольшее значение как паразит и как переносчик возбудителей природноочаговых инфекций может иметь *I. argonophagus*, который обитает в переувлажненных биотопах, и адаптация его к ондатре вполне вероятна [Давыдова и др., 1966; Попов, Зуевский, 1966]. Характер убежищ и образ жизни ондатры мало благоприятен для развития блох. Пораженность зверьков невелика — 4,8%, а индексы обилия, как правило, низкие — 0,05 [Попов, Зуевский, 1966]. Все встреченные блохи относятся к малоспецифическим видам, паразитирующим на различных мелких грызунах, обитающих во влажных биотопах, а также на птицах: *Ceratophyllus calcarifer*, *C. walkeri*, *C. penicilliger*, *C. garei*, *C. turbidus*, *Stenophthalmus assimilis*, *Leptopsylla bidentata*. Поскольку ондатра:— околводный вид и ее местообитания изобилуют кровососущими двукрылыми, главным образом комарами, она может подвергаться нападению этих кровососов.

Ондатра относится к группе высоковосприимчивых и высокочувствительных к туляремии животных. Минимальная смертельная доза — одна микробная клетка при подкожном заражении. Гибель происходит на 6—13-й день после заражения [Дунаева, Емельянова, 1950; Егорова и др., 1965]. Ондатра вовлекается в эпизоотии туляремии на всем протяжении своего ареала. Особенно крупные эпизоотии туляремии среди ондатр зарегистрированы во многих районах Западной Сибири. Культуры туляремийного микроба неоднократно выделяли при исследовании трупов ондатр и проб воды, взятой в ондатровых хатках [Попов и др., 1966; Корш и др., 1970; Иванов и др., 1970]. Эпизоотии развиваются обычно весной и осенью, но отмечены и зимой. Эпизоотии туляремии наносят большой урон популяциям ондатры. По данным П. В. Корша с соавторами [1970], за полтора месяца эпизоотии погибло 26% зверьков. В результате инфекционного падежа заготовки шкурки ондатр могут падать на 90% [Максимов и др., 1975].

В популяции ондатр возбудитель туляремии передается в основном через воду, но имеет значение также передача через кровососущих двукрылых и путем каннибализма [Иванов и др., 1970; Максимов и др., 1975]. Гибель ондатр в хатках способствует заражению воды в водоеме и распространению инфекции. Трупы погибших от туляремии зверьков и микробы в них могут сохраняться в хатках до весны и таким образом обеспечивать перенос инфекции в следующую эпизоотический сезон. Весной ондатры расселяются по водоемам и могут занять нежилые хатки с трупами. Такие хатки посещают и водяные полевки, переселяющиеся на водоем после зимовки. Эпизоотии туляремии среди

ондатр, как правило, не являются самостоятельными и связаны с эпизоотиями среди основного носителя в пойменных очагах — водяных полевков. Эпизоотии туляремии в популяциях ондатры обычно развиваются на фоне высокой численности водяных полевков и туляремиальных эпизоотии среди последних. Ондатры способствуют накоплению возбудителя в очаге и местами могут обеспечить сохранение его в межэпизоотический зимний период (особенно в северных районах). Но связь этого грызуна с иксодовыми клешнями слабая. Поэтому ондатру в природных очагах туляремии следует считать второстепенным носителем возбудителя.

Из лептоспирозов наиболее часто ондатра поражается водной лихорадкой [возбудитель — *L. grippotyphosa*). Основным носителем этого возбудителя — полевка-экономка, которая в поймах рек и на озерах нередко занимает общие с ондатрой биотопы. Заражение ондатр происходит, вероятно, через воду, инфицированную мочой больных полевков-экономок в местах, посещаемых особями обоих видов. Эпизоотии этого лептоспироза в популяциях ондатры приобретают широкий размах и поражают до 25—37,5% зверьков. Такие интенсивные эпизоотии известны на севере в низовьях Северной Двины, Печоры, Оби, в средней полосе, например, в Ульяновской области, на юге Западной Сибири — Тюменская, Омская, Новосибирская области [Чистяков, Валова, 1965; Попов и др., 1966; Корш и др., 1970; Евдокимова, Шишкина, 1971; Сосницкий, Попова, 1971; Воронин и др., 1971; Максимов и др., 1975]. В таких очагах ондатра может быть источником инфекции для человека. Кроме того, у ондатр установлено наличие антител и к другим серогруппам лептоспир: *Hebdomadis*, *Bavariae*, *Pomona*, *Ballum*, *Icterohaemorrhagiae*, *Tarassovi*, *Kazachstanica* II и в ряде случаев выделены культуры этих возбудителей [Ананьин, 1971].

Возбудитель эризипелоида выделен из ондатры в различных районах страны, почти по всему ареалу ондатры. Часто культуры эризипелотрикса выделялись одновременно с культурами туляремии (от трупов). Штаммы эризипелотрикса получены также из воды, взятой в хатках, где зимой были найдены трупы ондатры [Егорова и др., 1965б].

Псевдотуберкулез зарегистрирован у ондатры в Западной Сибири [Бердов, Корнилов, 1970] и на Сахалине [Тимофеева и др., 1969], где от павших ондатр выделен возбудитель. Псевдотуберкулезная инфекция у ондатр может сочетаться с туляремией и омской геморрагической лихорадкой.

Листерия у ондатр установлен выделением культур возбудителя в Северо-Восточном Казахстане [Искаков, 1967], на севере Средней Сибири [Дунаева и др., 1967]. При промысле ондатры больные зверьки могут стать источником заражения человека.

У ондатры в Тюменской области найдены антитела к возбудителям клещевого риккетсиоза Северной Азии (лесотундра и северная лесостепь) и лихорадки Ку (северная лесостепь) [Столбов и др., 1971; Корш и др., 1970]. Поскольку эти риккетсиозы передаются иксодовыми клещами, которые редко паразитируют на ондатре, последняя может оказаться лишь случайным носителем этих риккетсий,

Омская геморрагическая лихорадка (ОГЛ) распространена в лесостепной полосе Западной Сибири и регулярно поражает популяции ондатры, вызывая значительный падеж. В очагах этого заболевания серологическими методами выявляли от 6,2 до 22% зверьков, положительно реагирующих с антигеном ОГЛ [Максимов и др., 1975; Харитоновна, Леонов, 1978]. Штаммы вируса ОГЛ от ондатр неоднократно выделяли на территории Тюменской, Омской, Новосибирской, Курганской областей: при исследовании 364 зверьков выделено 50 штаммов. При этом вирус выделяли не только из мозга, но и из крови и мочи ондатр, отловленных живыми [Федорова, 1966; Попов и др., 1966]. Носителями вируса ОГЛ в природных очагах являются водяные полевки и клещи *Dermacentor pictus*, *D. marginatus* [Чумаков и др., 1965; Максимов и др., 1975]. При контактах с водяными полевками, особенно частых весной и осенью, ондатры заражаются ОГЛ. Дальнейшее распространение вируса в популяции ондатры происходит через воду, которая инфицируется мочой больных зверьков и трупами павших. Эпизоотии ОГЛ среди ондатр развиваются преимущественно в холодное время года — осенью и зимой, когда вирус дольше сохраняется в воде. Это имеет существенное эпидемиологическое значение, так как ондатровый промысел приурочен к зимним месяцам. Эпизоотия ОГЛ среди ондатр может носить локальный характер и быть сосредоточена в какой-либо части водоема или широко разлитой и охватывать многие водоемы на большой территории. Эпизоотии ОГЛ в популяции ондатры могут сочетаться с эпизоотиями туляремии и лептоспироза [Попов, и др., 1966; Максимов и др., 1975].

Основной носитель вируса клещевого энцефалита — клещ *I. persulcatus* — паразитирует на ондатре лишь случайно, поэтому ондатра может оказаться случайным носителем этого вируса, но ни эпизоотического, ни эпидемиологического значения в природных очагах клещевого энцефалита она не имеет. Контакт ее с вирусом установлен только серологически. При экспериментальном заражении вирусом клещевого энцефалита ондатры показали высокую восприимчивость и погибали в короткие сроки [Веселов и др., 1963; Корш и др., 1970].

Токсоплазмоз обнаружен у ондатр серологически в таежных районах Западной Сибири и в низовьях р. Или. Выделенный от

них штамм оказался слабовирулентным для белых мышей [Левит, Бутабаева, 1971; Пестрякова и др., 1971].

Известны спорадические случаи заболевания дерматомикозами. В Новосибирской области от ондатры выделены патогенные грибы *Microsporum cookii* и *Trichophyton gypsum* var. *asteroides*. Основным носителем этих грибов является водяная полевка [Шарапов, 1966].

Ондатра — важный объект промысла и занимает второе — третье места в заготовках пушнины в СССР. Охотничий сезон продолжается с поздней осени до ранней весны, когда в популяциях развиваются эпизоотии ОГЛ, туляремии, лептоспироза. Эпидемиологическое значение ондатры велико. В процессе промысла человек вступает в тесный контакт с ондатрой и может заразиться указанными инфекциями, а также листериозом и эризипеллоидом.

Учет численности ведется путем подсчета нор и хаток и определения протяженности заселенной этим видом части водоема. Для отлова ондатр в бесснежный период используют капканы, которые ставят у нор и хаток, а зимой для подледной добычи применяют специальные верши.

Род *Clethrionomys Tilesius*, 1850 - рыжие, или лесные полевки

Род включает шесть видов, из которых в СССР обитает четыре: рыжая полевка *C. glareolus* Sch., красная полевка *C. rutilus* Pall., красно-серая полевка *C. rufocanus* Sundev. и тянь-шаньская полевка *C. frater* Thom. Для всех этих видов, так же как и для американских *C. gapperi* и *C. occidentalis*, характерно диплоидное число хромосом, равное 56. Мелкие зверьки с длиной тела до 130 мм и весом до 70 г. типично полевочьего облика. Глаза и наружное ухо заметно крупнее, чем у других полевок, хвост равен половине длины тела или несколько меньше, подошвы голые. Окраска верха буровато-рыжая, иногда довольно ярких ржаво-красных тонов.

В СССР виды этого рода заселяют зоны тайги и широколиственных лесов, далеко заходя в тундру и степь по интразональным и лесным местообитаниям (рис. 19). При этом рыжая полевка — в основном западный вид, оптимум ее ареала находится в южнотаежных и европейских хвойно-широколиственных лесах. Красная полевка в Евразии распространена в тайге от Восточной Европы до Дальнего Востока, наиболее благоприятны для нее ландшафты южной тайги Западной и Средней Сибири, предгорные черневые леса Алтае-Саянской горной системы. Оптимальные местообитания красно-серой полевки, видимо, — широколиственные многопородные леса юго-восточной Азии, однако,



Рис. 19. Ареал рода *Clethrionomys*

благодаря особенностям своего питания, этот вид находит хорошие условия для существования также в лесных ландшафтах северной Европы с мягким морским климатом, а также в низко- и среднегорных ландшафтах с прохладным влажным климатом в азиатской тайге. Тяньпанская полевка заселяет главным образом пояс лесов с преобладанием ели в горах Тянь-Шаня.

Лесные полевки — фоновые виды мелких млекопитающих лесной зоны, они преобладают в населении грызунов большинства лесных ландшафтов, лишь временами уступая в численности землеройкам-бурозубкам. Для лесных полевок в оптимальных биотопах характерна довольно высокая и устойчивая численность: до 80—100 особей на гектар, биомасса до 1000—1500 г/га (в сезон максимального обилия).

Сезонный максимум обилия наблюдается в летне-осенние месяцы (июль — сентябрь), кратность возрастания численности в течение сезона в районах оптимума — в 3—25 раз. По годам кратность изменений численности полевок (при учетах в сезонный максимум) меняется от 2 до 7. В менее благоприятных ландшафтах и биотопах численность лесных полевок колеблется гораздо сильнее [Кошкина, 1957; 1966; Туликова, Коновалова, 1971; Кошкина, Коротков, 1975; Окулова, 1975]. Рыжая полевка преобладает в Европе среди других представителей рода *Clethrionomys*, уступая в численности лишь красно-серой полевке на севере Кольского полуострова и Скандинавии. Урал и западное Приобье — область, где рыжая полевка постепенно теряет доминирующее положение, уступая его красной полевке. В северной части Урала красная полевка местами многочисленна. В Сибири до Забайкалья красная полевка доминирует, красно-серая — содоминант, а рыжая полевка постепенно, по мере движения на восток, становится все более малочисленной, редкой и затем исчезает из состава фауны. Красная полевка в Сибири и на севере Дальнего Востока имеет в целом более широкое распространение, чем красно-серая, преобладая над последним видом даже на северо-востоке, например в Якутии или в Корякском нагорье. В Забайкалье и Приамурье в фауне мелких млекопитающих значительно возрастает значение красно-серой полевки, где она становится видом-доминантом. В хвойно-широколиственных лесах Южного Приморья красная полевка почти полностью замещается красно-серой. Красно-серая полевка, наряду с азиатской лесной мышью — фоновый вид мелких грызунов в лесах Японии и Северного Китая.

Лесные полевки — растительноядные зверьки, использующие в пищу все части растений, произрастающих в лесах: зеленые части, семена, корневища, кору и т. д. Они поедают самые разнообразные виды растений, не только цветковые, но также мхи, лишайники, грибы. Постоянно используются в пищу животные кор-

ма, но обычно в небольшом количестве. Наиболее семянодным видом на большей части своего ареала оказывается красная полевка, наиболее зеленоядным — красно-серая полевка. Рыжая полевка обладает наиболее широким спектром кормов. Общая закономерность в географической изменчивости объектов питания лесных полевок состоит в увеличении доли семенных кормов на юге (в подзонах широколиственных и хвойно-широколиственных лесов) в сравнении с южной и особенно средней тайгой, где большое место в питании принадлежит зеленым кормам. В более северных областях в пище полевок заметную роль играют мхи, лишайники, грибы, ягоды в соответствии с тем, какой вид корма имеет наибольшую биомассу в данном ландшафте. Аналогичным образом меняется и сезонный спектр питания: если весной и в начале лета в пище полевок преобладают зеленые корма, то в конце лета и осенью зверьки переходят к питанию главным образом семенами деревьев и трав, ягодами и грибами.

Продолжительность жизни лесных полевок в природе достигает 12—16 месяцев. Весной популяция обычно состоит из перезимовавших особей рождения июля — сентября предыдущего года. В августе — сентябре полевки, родившиеся в прошлом году, в массе отмирают, в сентябре их доля в популяции обычно не превышает 5—10%. Насчитывают до 3—4 генераций в год, из которых особи ранневесеннего рождения, размножающиеся в тот же год, обычно вымирают осенью и зимой, тогда как молодые более поздних выводков переживают зиму и размножаются лишь в следующем году.

Размножение полевок носит, как правило, сезонный характер и длится (у разных видов и в разных условиях) от 2 до 10 месяцев в году, чаще 3,5—5,5 месяцев, охватывая период вегетации. Соотношение полов в популяции обычно близко к 1 : 1. Подснежное размножение в принципе возможно для всех видов рода, но достаточно часто встречается лишь у рыжей полевки. Его чаще отмечают в Центральной и Западной Европе, чем в более суровых климатических условиях на востоке ареала.

Более половины потомства в оптимуме ареала приносят перезимовавшие особи. Интенсивность размножения полевок-сеголеток в большой мере зависит от исходной плотности популяции. В отдельных случаях в размножении участвует до 80% зверьков рождения текущего года, чаще 40—50%. При плотности 80—100 зверьков на 1 га молодые практически не участвуют в размножении. Перезимовавшие зверьки приносят в год до четырех пометов, чаще два-три, молодые — до трех, чаще один — два. У перезимовавших зверьков бывает в среднем 5—7 эмбрионов, у сеголеток — несколько меньше. Размер выводка меняется также в зависимости от сезона размножения. Резорбция эмбрионов незначительна. Наибольшая смертность приходится на гнездовый

период и начало активной жизни молодых зверьков. В это время гибнет от одной до двух третей поголовья. У более взрослых особей смертность ниже.

Роющая деятельность лесных полевков мало интенсивна. Для устройства гнезд они обычно используют пустоты под упавшими стволами, в сгнивших пнях, комлях деревьев и кустарников, дуплах деревьев, даже на высоте 2—3 м, расселины в скалах и каменных россыпях. Подземные ходы и гнезда располагаются неглубоко под землей. Зимой полевки нередко устраивают подснежные гнезда. Красные и рыжие полевки хорошо лазают по деревьям, могут подниматься на высоту 10—12 м,

При распределении по территории рыжие полевки образуют группировки, члены которой не проявляют агрессивности друг к другу. Индивидуальные участки беременных и кормящих самок не перекрываются или, при высокой численности, пересекаются только краевыми частями. Участки всех других половых и возрастных групп перекрываются между собой и с участками указанных выше самок. Размеры индивидуальных участков варьируют от 500 м² до 1 га, обычно они больше при неблагоприятных условиях.

Для лесных полевков характерна полифазная круглосуточная активность с некоторым усилением ночной активности в летнее и дневной — в зимнее время.

На лесных полевках паразитируют клещи, блохи, вши и кормятся кровососущие двукрылые. На этих зверьках отмечено 18 видов иксодовых, более 60 видов гамазовых клещей, более 40 видов краснотелок, представители клещей сем. *Myobiidae* и более 80 видов блох и вшей.

Лесные полевки участвуют в прокормлении иксодовых клещей — переносчиков инфекций: *Ixodes persulcatus*, *I. ricinus*, *I. pavlovskiy*, *I. angustus*, *I. pomerantzevi*, *I. apronophorus*, *I. trianguliceps*, *Dermacentor pictus*, *D. silvarum*, *Haemaphysalis concinna*, *H. japonica*, *H. flava*. Специфических для лесных полевков видов иксодовых клещей неизвестно. Однако именно лесные полевки служат главными прокормителями личинок и нимф *I. ricinus* и *I. persulcatus* — основных хранителей вируса клещевого энцефалита. Из краснотелковых клещей самым распространенным является *Hirsutiela zachvatkini*, в значительно меньшем числе встречается *Neotrombicula autumnalis*. Среди гамазовых клещей наиболее многочисленны *Laelaps clethrionomydis* и *L. agilis* — специфичные для этой группы, а также паразитирующие на многих зверьках и широко распространенные виды *Haemogamusus nidi*, *Haemolaelaps glasgowi*, *Eulaelaps stabularis*, *Hirstionysus isabellinus* [Брегетова, 1956; Земская, 1973]. Из блох наиболее многочисленны на рыжих полевках *Stenophthalmus uncinatus*, *Leptopsylla bidentata*, *Gt. assimilis* и другие. Среди вшей наи-

большее значение имеет *Hoplopleura asanthopus*, распространенный повсеместно и самый многочисленный вид.

Опубликованные материалы по болезням и инвазиям в основном касаются рыжей, красной и красно-серой полевки и почти нет сведений о *C. irater*.

Первое место среди вирусных инфекций, связанных с рыжими полевками, несомненно, занимает геморрагическая лихорадка с почечным синдромом (ГЛПС). Рыжая полевка является основным источником инфекции в европейских очагах, а красная — дополнительным источником в очагах Предураля. Важную роль как источники инфекции в очагах широколиственных лесов Дальнего Востока играют, по-видимому, красная и красно-серая полевки. Эта роль рыжей полевки убедительно подтверждена на лабораторных вспышках, когда содержание зверьков, отловленных в природе, приводило к групповым заражениям соприкасавшихся с ними людей. Рыжие полевки являются латентными вирусоносителями. Введение зверькам содержащих вирус материалов (кровь, моча больных) не приводит к появлению явных признаков заболевания и гибели зверьков. Однако у части зверьков, зараженных этими материалами, немедленно после их взятия, обнаружена лейкопения и гемоглобинемия, а также интерстициальная пневмония [Кулагин и др., 1962; и др.].

Клещевой энцефалит (КЭ) также является инфекцией, широко распространенной среди полевки этого рода, что связано с активным паразитированием на них личинок и нимф *Ixodes persulcatus* и *I. ricinus* — основных переносчиков вируса КЭ. От всех трех видов (кроме *C. frater*) был изолирован вирус КЭ, и в крови зверьков были обнаружены антитела к нему. В некоторых очагах иммунной была 2/3 зверьков. Рыжая полевка считается основным резервуаром в европейских очагах КЭ. Аналогично значение красных и красно-серых полевки в сибирских и дальневосточных очагах. При экспериментальном заражении рыжих полевки вирусемия продолжалась у них с 4-го по 15-й день. При этом никаких клинических признаков заболевания у зараженных зверьков не «было отмечено. Следовательно, рыжих полевки можно считать животными восприимчивыми, но мало чувствительными к вирусу КЭ, с выраженной вирусемией, достаточной для инфицирования неполовозрелых фаз клещей. Антитела к КЭ у них появлялись с 10-го дня, титр их возрастает к 20—30-му дню и начинает снижаться к 40-му дню [Никитина и др., 1969а, б].

Кроме того, из вирусов у красной полевки обнаружен возбудитель омской геморрагической лихорадки, а у рыжей — вирусы Кемерово и Западного лошадиного энцефалита [Харитонов, 1978].

Ку-рикетсиоз, по-видимому, широко распространен среди полевки этого рода. Возбудитель был выделен от рыжей и крас-

ной, а антитела были обнаружены, помимо этих двух видов, еще и у красно-серой полевки. В эксперименте установлено, что рыжая полевка восприимчива, но мало чувствительна к *Rickettsia burneti* и не погибает от этой инфекции. Возбудитель клещевого риккетсиоза Северной Азии был выделен от красной и красно-серой полевки [Карулин, Пчелкина, 1958; Федорова, 1968].

Одно из важных мест среди бактериальных инфекций принадлежит туляремии, возбудитель которой был в природе изолирован от всех трех видов. Рыжая полевка поддерживает лесные очаги в Европе, а красно-серая и красная — предгорно-ручьевые очаги на Дальнем Востоке (о-в Сахалин, Хабаровский, Приморский края). В эксперименте все три вида вели себя как восприимчивые и высокочувствительные к туляремии зверьки, т. е. они заражаются и гибнут на 6—7-й день с резко выраженной бактериемией и массовым обсеменением органов при подкожном введении одной микробной клетки возбудителя. В связи с краткостью заболевания антитела не успевают появиться [Олсуфьев, Дунаева, 1970].

Листерий неоднократно выделяли в природе от рыжих и красных полевков. В эксперименте эти зверьки к листериозу восприимчивы и переносят его с выраженной бактериемией, но заболевания в природе редко заканчиваются гибелью зверька.

Эризипелоид встречается в природе у всех трех видов рыжих полевков, которые поддерживают лесные и горно-лесные, а также предгорно-ручьевые природные очаги инфекции. Рыжая полевка восприимчива к эризипелоиду, а к некоторым штаммам с повышенной вирулентностью высокочувствительна, и в этих случаях заболевание заканчивается у нее гибелью. Для этой инфекции характерны геморрагии кишечника, который приобретает у зверьков оранжевый цвет.

Возбудитель псевдотуберкулеза грызунов найден у всех трех видов полевков, но в виде единичных находок. Сальмонеллы трех видов — *Salmonella typhi murium*, *S. enteritidis* и *S. lastbourns*— были обнаружены только у рыжей полевки. У этого же вида обнаружен пастереллез и клебсилез, а также патогенные стрептококки.

Лептоспирозы обнаружены у всех трех видов рыжих полевков. Считают, что эти зверьки могут поддерживать лесные очаги лептоспироза, эпидемиологическая активность которых незначительна. У рыжей полевки найдено шесть видов лептоспир: *L. grippityphosa*, *L. hebdomadis*, *L. javanica*, *L. romona*, *L. ballum*, *L. australis*. Видимо, у красной существуют первые четыре вида, так как к ним найдены антитела, а *L. romona* обнаружена в почках. У красно-серой полевки обнаружены: *L. grippityphosa* и *L. javanica*, а к *L. romona* найдены антитела. При экспериментальном заражении лептоспирами рыжих полевков внутрибрюшинно и че-

рез рот инфекция протекала при отсутствии выраженных симптомов. В крови зверьков лептоспир обнаруживали с 1 до 9-го дня, а с 6—11-го дня они появлялись в почках и моче и носительство продолжалось до трех месяцев [Ананьин, 1971; Карасева, 1971].

У лесных полевок найдено более 20 видов простейших паразитов, однако большинство из них известно только у рыжей полевки. Других полевок почти не исследовали. Самым распространенным паразитом, известным для всех четырех видов, является *Toxoplasma glareoli*. Наибольшая интенсивность инвазии этим паразитом характерна для зимы. Летом он встречается только у перезимовавших зверьков, наиболее поражены полевки в широколиственных и смешанных лесах. *T. gondi* найдена также у трех видов полевок (кроме *Ci. frater*). Довольно многочисленны у рыжей полевки также *Trypanosoma evotomys*, *Hepatoozon ercharodvae*, *Sindiomita muris* [Калякин, 1971].

Лесные полевки имеют огромное значение в лесных биоценозах как консументы растительной массы и как пища для различных хищников, главным образом хищных зверей. В отдельных случаях полевки приносят вред посадкам деревьев, растаскивая семена и повреждая молодые деревья. В лесных поселках эти зверьки — обычные обитатели домов и надворных построек человека, что в ряде случаев имеет серьезное эпидемиологическое значение (причина заражения геморрагической лихорадкой).

Учет численности лесных полевок проводится главным образом с помощью линий давилок. При абсолютном учете численности чаще всего используется мечение живых зверьков на постоянной площадке с последующим выпуском' и повторным выловом. В некоторых районах красно-серая полевка хорошо попадает в ловчие канавки. Массовая добыча зверьков наиболее эффективна с помощью давилок Геро или ловушек Соколова («стульчик»), а также живоловок, особенно после предварительной прикормки.

***Prometheomys schaposchnikovi* Satunin, 1901 —
промеева полевка**

Длина тела до 170 мм. Приспособлена к подземному образу жизни и рытью при помощи передних конечностей. Глаза маленькие, наружное ухо имеется, но сильно редуцировано. Резцы не изолированы выростами губ от ротовой полости и не выдаются из нее вперед. Третий палец передней конечности длиннее остальных, когти на передних конечностях очень длинные. Коренные зубы имеют корни. На передней поверхности верхних резцов слабая продольная борозда.

Распространена в западной части Большого Кавказа, от Гу-

даури до Красной Поляны и с. Псху в Абхазской АССР. Встречается также в системе Малого Кавказа.

Обитает в зоне субальпийских и альпийских лугов, но местами встречается в лесном поясе и садах. Часто селится на посевах ячменя и картофеля. Живет в норах с многочисленными неглубокими кормовыми ходами (5—10 см). На поверхности земли вдоль хода располагаются кучки земли типа кротовых выбросов. Камера с гнездом на глубине около 50 см. Питается главным образом подземными частями растений, но выходит на поверхность и поедает зеленые части. Активна круглые сутки. В спячку не впадает. Размножается с мая по сентябрь. Самки приносят за лето два помета. Число детенышей в помете от 1 до 5, чаще 4—5. Молодые начинают размножаться в то же лето. Является серьезным вредителем пастбищ, сенокосов, посевов [Яненко, 1957, 1958, 1959].

Эктопаразиты представлены главным образом гамазовыми клещами, среди которых имеется специфический вид — *Haemaphysalis gazumovae*.

Эпидемиологическое и эпизоотическое значение не известно, но оно, очевидно, невелико, как и всех видов, ведущих подземный образ жизни.

Род *Ellobius* Fischer, 1814 — слепушонки

Специализированные полевки, ведущие подземный образ жизни. Имеют характерные морфологические особенности землероев: маленькие глаза, выступающие вперед (за пределы ротовой полости) резцы, короткий хвост, мех без ости.

В роде три вида: обыкновенная слепушонка *E. talpinus* Pall. ($2n = 52-54$), горная *E. lutescens* Thorn. ($2n = 17$) и афганская *E. fuscocapillus* Bluth. ($2n = 36$). Первая распространена в степях, пустынях и горах от южной Украины и Предкавказья через Казахстан и Среднюю Азию до приалтайских и тувинских степей, Монголии и Западного Китая; вторая — обитатель Закавказья и Передней Азии, включая западную часть Ирана; ареал афганской слепушонки расположен в юго-восточной части Туркмении, Северном Иране и Афганистане (рис. 20). Все три вида слепушонок имеют сходные экологические особенности. Современные сведения об экологии *E. talpinus* содержатся в специальных статьях [Раков, 1955; Дубровский, 1965; и др.] и в региональных сводках.

Слепушонки населяют лугостепи, степи, полупустыни и пустыни. Оптимальны места с достаточным количеством подземных частей растений. Наиболее благоприятны низкотравные луга, сухие степи и полупустыни, в том числе предгорные, где особенно обильны тюльпаны, а также посеvy многолетних трав, обочины

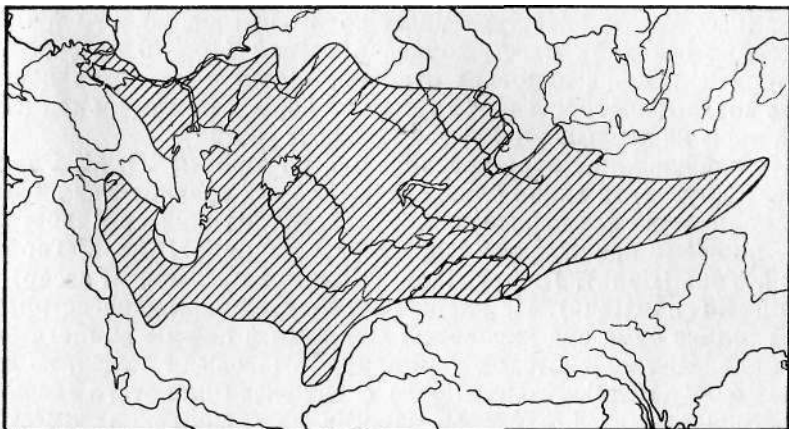


Рис. 20. Ареал рода *Ellobius*

дорог, сады и залежи с густой сорной растительностью. Непригодны для обитания древесно-кустарниковые насаждения, болотистые луга, галечники, песчаные массивы, постоянно перепахиваемые земли, выбитые скотом пастбища.

Основу питания слепушонки составляют подземные части растений, хотя в значительном количестве она поедает и их зеленые части.

Иногда поедает червей, личинок насекомых, улиток и др. Кормовые запасы делают летом и на зиму из наиболее питательных подземных частей растений.

Размножение продолжается с марта по октябрь, основная масса выводков появляется весной. Самки начинают размножаться при весе около 45 г. Беременность продолжается около месяца. В течение года слепушонки имеют в среднем два — пять выводков по три — четыре детеныша в каждом.

Слепушонки часто живут семьями, как и серые полевки, при этом молодняк часто не расселяется по поверхности, а сооружает и постепенно расширяет свою систему ходов на основе одного из старых периферических участков родительской норы. В результате образуется обширное «поселение», выбросы из нор которого покрывают территорию площадью в несколько гектаров. В одной системе подземных ходов могут жить зверьки нескольких генераций — до 25—30 особей. Сравнительно крупные семьи встречаются во все сезоны года. Нередко ряд последующих поколений слепушонок длительное время (3—4 лет и больше) живет на одном месте, используя естественно ограниченный оптимальный участок.

Убежище слепушонок — это единая сеть непересекающихся подземных ходов, расположенных преимущественно на глубине залегания основной массы корней растений (10—20 см); вдоль хода расположены короткие отнорки, ведущие на поверхность, через которые выбрасывается земля из норы. Максимальная глубина норы не превышает 1 м (зимовочные гнезда).

На слепушонках зарегистрировано, по данным Ю. М. Ралля [1960] и других, 12 видов блох, среди которых сравнительно большое количество специфических. Это *X. magdalinae* (распространена по всему ареалу рода *Ellobius*), *A. dumalis* (Алтай, Тарбагатай, Тянь-Шань), *N. bactriana* (Южн. Киргизия, Гиссар) и *St. dux* (Тянь-Шань). Из клещей на слепушонках зарегистрированы только один вид иксодовых (личинки и нифмы *D. marginatus*), один вид краснотелок и 12 видов гамазовых клещей, из которых один (*Hirstionyssus ellobii*) специфичен для этого зверька и составляет 80—90% сборов. Иногда на слепушонках имеется много вшей, среди которых доминирует *Polyplax ellobii* [Янушевич и др., 1972]. Как видно, слепушонки имеют довольно много специфических паразитов, особенно блох.

Медицинское значение плохо известно. При массовой добыче грызунов обычными способами слепушонки не попадают в применяемые орудия лова, поэтому сведения об их роли в циркуляции возбудителей природноочаговых болезней практически отсутствуют. Имеются лишь случайные данные. В Северном Прикаспии находили трупы слепушонок, погибших от чумы и туляремии (выделялись культуры) в ходе разлитых эпизоотии этих инфекций [Олсуфьев, Дунаева, 1960; Ралль, 1960]. К обеим инфекциям слепушонки высокочувствительны и высоковосприимчивы. Эти полевки вовлекаются также в циркуляцию возбудителей лихорадки Ку и клещевого риккетсиоза. Серологически доказано участие слепушонок в циркуляции токсоплазм [Калякин, 1971].

ПОДСЕМЕЙСТВО MYOSPALACINAE LILLJEBORG, 1866 — ЦОКОРЫ

Разные авторы относят эту группу грызунов либо к семейству слепышей, либо к семейству хомякообразных. В последнем семействе ее рассматривают в качестве отдельного рода то подсемейства хомяков, то подсемейства полевок. Мы считаем более правильным выделять цокоров в качестве отдельного подсемейства *Myospalacinae* в семействе хомякообразных (*Cricetidae*). Это подсемейство представлено одним родом (*Myospalax*) с шестью видами, распространенными по лугам и луговым степям Азии, от Восточного Казахстана на западе до Приханкайской низменности на востоке и до Наншаня и Сычуани на юге (рис. 21). В СССР встречается три вида: алтайский цокор —

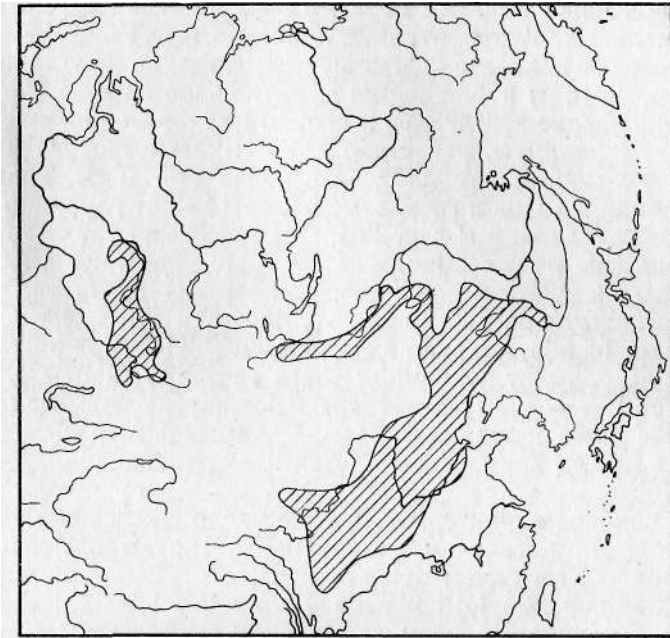


Рис. 21. Ареал подсем. *Myospalacinae*

M. myospalax ($2n=44$), распространенный в Восточном Казахстане и южной части Западной Сибири; даурский цокор — *M. aspalax* ($2n=62$), распространенный в северной части Монголии и заходящий в Юго-Восточное Забайкалье; северокаитайский цокор — *M. psilurus* ($2n=64$), заходящий в Юго-Восточное Забайкалье и Приморье [Мартынова, 1976]. Основной ареал последнего лежит в Северо-Восточном Китае. Систематический статус остальных трех видов цокоров не ясен, все они обитают в Центральном Китае.

Цокоры — весьма однотипные по внешнему облику зверьки среднего размера — до 260 мм длины и 500 г веса. Они приспособлены к подземному образу жизни и рытью при помощи передних конечностей, вооруженных длинными и мощными когтями. Туловище цилиндрической формы, шейный перехват не заметен, конечности укорочены. Глаза очень маленькие, нос покрыт толстой ороговевшей кожей, наружное ухо отсутствует, хвост короткий (около $1/5$ длины туловища). мех тонкий, шелковистый, без остевых волос. Окраска от буровато-серой до чисто пепельной.

Цокоры заселяют луговые степи, горные луга и задерненные пески с богатым травостоем. Предпочитают черноземовидные и

песчаные почвы с обилием корневищных и луковичных растений. В оптимальных местообитаниях довольно многочисленны, однако конкретные показатели численности зверьков не установлены. В некоторые годы наблюдается значительное падение численности и сокращение заселенной животными территории. Эти зверьки строят обширную, разветвленную, многометровую систему кормовых ходов, залегающих на глубине 20—30 см. Только небольшая часть ходов и гнездовые камеры лежат глубже и достигают 1,5—2 и даже 3 м глубины. Отверстия нор забиты изнутри пробками и не имеют выхода наружу. На поверхности земли из ходов выбрасывается множество конических кучек земли, под которыми иногда погребено до 25% площади лугов. Зверьки редко выходят из нор, покидая их преимущественно при расселении. В пищу используют подземные части растений (корни, корневища, клубни, луковицы) и продергивают внутрь норы целые растения. На зиму собирают запасы. Размножаются, по-видимому, один раз в году, принося 2—5 детенышей [Некипелов, 1946; Скалой, 1946].

Для цокоров характерно большое число специфических эктопаразитов. На алтайском цокоре паразитируют специфические виды блох — *Brachyctenonotus myospalacis*, *Stenophthalmus dilatatus*, *Rhadinopsylla ioffi* и гамазовый клещ *Hirstionyssus myospalacis*. Даурскому цокору свойственны специфические блохи — *Amphipsylla daea*, *Rhad. aspalacis*, *Stenoponia singularis* и гамазовый клещ *Hir. confucianus*. На северокитайском цокоре паразитируют специфические блохи *A. aspalacis*, *A. daea*, *St. singularis* и гамазовый клещ *Hir. confucianus*. Для цокора из Центрального Китая (*M. fontanieri*) специфичны блохи *A. casis* и *Calceopsylla aduncata*. Кроме того, с цокоров Центрального Китая описаны специфические блохи *A. nana*, *Neopsylla aliena*, *N. anoma*, *N. compar* и *St. caelestis*. Специфические паразиты цокоров достаточно обильны. С одного зверька нередко собирают десятки, а иногда и сотни блох и многие сотни гамазовых клещей [Июфф, Скалой, 1954; Брегетова, 1956; Земская, 1973].

Сведения о медицинском значении цокоров не велики. Есть указания о выделении возбудителя чумы от северокитайского цокора, а из гамазовых клещей, снятых с алтайского цокора, был выделен возбудитель риккетсиоза Северной Азии [Ралль, 1960; Земская, 1973].

Цокоры служат второстепенным объектом пушного промысла. Выбросы из их нор существенно затрудняют машинную уборку сена.

ПОДСЕМЕЙСТВО CRICETINAE MURRAY, 1866 —

ХОМЯКИ

Самое обильное видами подсемейство среди млекопитающих. Его представители широко распространены в Северной и Южной Америке, в аридной части Евразии, встречаются в Африке и отсутствуют в Южной Азии, Австралии и на крупных островах между этими материками. Зверьки самого разнообразного внешнего облика, мелкого и среднего размера, от 7—8 до 450 г весом.

Подсемейство разделяется на две трибы: *Hesperomyini* — хомяки западного полушария (Нового Света) и *Cricetini* — хомяки восточного полушария (Старого Света).

Триба *Hesperomyini* включает 53 рода с 350 видами (округленно). Из них 3 рода (*Oryzomys*, *Reithrodontomys*, *Sigmodon*), включающих около 90 видов, распространены как в Северной, так и в Южной Америке, 4 рода (*Baiomys*, *Neotoma*, *Onychomys*, *Peromyscus*), содержащих 80—90 видов, свойственны Северной Америке, 9 родов с 15 видами распространены в Центральной Америке, а остальные 37 родов со 150 видами обитают в Южной Америке. Наиболее крупные роды Южной Америки — это *Akodon* (35—40 видов), *Thomasomys* (25) и *Phyllotis* (11—14). Представители этой трибы дают пример необычайно широкой адаптивной радиации. Большое число видов заняло экологическую нишу настоящих мышей. Они (*Peromyscus*, *Reithrodontomys*, *Rhipidomys*) по внешнему облику напоминают мышей и питаются в основном семенами. Много наземных, по преимуществу зеленоядных форм (*Akodon*, *Neotomys*, *Oryzomys*, *Sigmodon*, *Reithrodon* и др.), есть зеленоядные обитатели скал (*Andiomys*, *Chinchillula*), встречаются виды, живущие на деревьях (*Nyctomys*, *Thomasomys*, некоторые *Neotoma*), часть из них напоминает наших сонь. Ряд видов питается преимущественно насекомыми (*Blarinomys*, *Lepoxus*, *Onychomys*, *Oxymycterus*), есть околородные формы, использующие в качестве корма моллюсков или рыбу (*Anotomys*, *Dartomys*, *Neusticomys*, *Ichthyomys*, *Rheomys*).

Представители этой трибы принадлежат к наиболее многочисленным видам млекопитающих, дающим вспышки массовых размножений и относящимся к основным потребителям растительных кормов. Многие виды служат серьезными вредителями сельского и лесного хозяйства. Некоторые охотно поселяются в жилищах человека. Ряд представителей трибы играет существенную роль в поддержании природных очагов болезней. Возбудитель чумы выделен более чем от 30 видов, относящихся к 10 родам. Представителей родов *Akodon*, *Oryzomys*, *Phyllotis* (*Graomys*) считают основными носителями чумы в Южной Америке [Ралль, 1960; Козакевич и др., 1970]. Возбудитель туляремии в Северной Америке был выделен от *Peromyscus maniculatus*, *Neotoma fuscipes*, *N. albigula* [Олсуфьев, Дунаева, 1970]. Носительст-

во лептоспир обнаружено у представителей родов *Nectomys*, *Oryzomys*, *Peromyscus*, *Sigmodon* [Карасева, Свешникова, 1971]. Возбудитель лихорадки Ку выделен от *Neotoma microps*, *Peromyscus maniculatus* и *Sigmodon hispidus* [Федорова, 1968], лихорадки скалистых гор — от *Peromyscus* и *Sigmodon*. Основным носителем Боливийской геморрагической лихорадки служит *Calomys callosus* [Повалишина, 1972]. Возбудителя болезни Чагаса выделяли от 10 видов американских хомяков, относящихся к 5 родам, а возбудителей американских лейшманиозов от представителей 7 родов [Hoage, 1972; Lainson, Shaw, 1972].

Триба *Cricetini* включает 7 родов с 16—19 видами, из которых 13 встречаются на территории СССР:

Calornyscus (1 вид) — Закавказье, Копетдаг, Иранское нагорье

Cricetus (1 вид) — степи Европы, Западной Сибири и Казахстана

Mesocricetus (3 вида) — горные степи и степи от Румынии, Болгарии, Турции, Сирии до северо-западного Ирана и Предкавказья

Allocricetus (2 вида) — степи и полупустыни Евразии от Волги до восточной Гоби

Cricetulus (6—8 видов) — степи, пустыни и горы Евразии от Южной Европы до п-ова Корея, Тибета и Кашмира

Mystromys (1 вид) — Южная Африка

Phodopus (2—3 вида) — степи и пустыни Евразии от Западной Сибири до Северо-Восточного Китая, на юг до южной Гоби и Алашаня

Рассмотрим более подробно представителей этой трибы, встречающихся в СССР.

Calornyscus bailwardi Thomas — мышевидный хомячок. Мелкий зверек с хвостом длиннее туловища, похожий на мышь или на маленькую песчанку. Распространен от южной Туркмении и Закавказья до южного Ирана, Афганистана и Белуджистана. Живет в горах по выходам скал и осыпям. Медицинское значение не изучено. Материалы по распространению и образу жизни приведены в публикациях: П. П. Гамбарян и Б. А. Мартиросян [1960], И. М. Громов и др. [1963], Флинт [Flint, 1966].

Род Mesocricetus — средние хомяки. Короткохвостые, среднего размера (длина тела 180—280 мм), коротконогие зверьки буровато-охристой окраски. *M. raddei* Nehr. — предкавказский хомяк. Распространен в степях Предкавказья от Азовского моря и низовий Дона до Дагестана. Населяет лесополосы, залежи, посевы многолетних трав и участки целины. Менее охотно занимает посевы зерновых и пропашных культур. Местами достигает высокой численности — более 20 зверьков на 1 га. На зиму впадает в спячку (с середины ноября до конца марта — начала апреля). В год приносит 3—4 помета, среднее число эмбрионов — 12. Самки начинают размножаться в первое лето после рождения. Молодняк начинает выходить из норы в возрасте 11—

15 дней, а в месячном возрасте покидает материнскую нору. Весной и в первую половину лета питается зеленью, а осенью в пище преобладают семена и корнеплоды. Делает большие запасы корма. Существенно вредит сельскохозяйственным культурам. Строит многолетние, относительно глубокие норы. Активность преимущественно ночная. Относится к важнейшим прокормителям иксодовых клещей (*I. laguri*, *D. marginatus*, *H. otophila*). На зверьках и в их гнездах встречаются многочисленные блохи, свойственные широкому кругу хозяев, вследствие чего хомяк осуществляет широкий межвидовой контакт в степных биоценозах. Этот вид обладает высокой восприимчивостью и чувствительностью к туляремии. Ему отводится роль одного из основных хозяев возбудителя туляремии в степных природных очагах этой инфекции [Яковлев, Колесников, 1954; Кучерук и др., 1955а; Олсуфьев, Дунаева, 1960, 1970].

M. brandti Nehr. — *малоазийский хомяк*. Распространен в горных и предгорных степях Передней и Малой Азии, Закавказья и юго-восточного Предкавказья. Приручен к горным поясам злаково-разнотравных, ксерофитных злаково-полынных степей и горных лугов. Охотно селится вблизи и среди посевов. По образу жизни сходен с предыдущим видом [Громов и др., 1963]. По данным серологических исследований должен быть отнесен к второстепенным хозяевам возбудителя Ку-лихорадки (Федорова, 1968).

Allocricetulus — *эверсманновы хомяки*. По размерам несколько меньше остальных хомяков, но крупнее большинства хомячков (длина тела до 160 мм). Зверьки типично хомячьего вида с хвостом несколько длиннее задней ступни. Окраска верха однотонная, от серовато-коричневой до палевой. Брюхо светлое. *A. evermanni Br.* — *хомяк Эверсмanna*. Распространен в сухих степях и северных пустынях от Волги и северного побережья Каспийского моря до Иртыша и Зайсанской котловины. Образ жизни изучен недостаточно. Установлено носительство возбудителя лихорадки Ку [Жмаева и др., 1956]. *A. curtatus All.* — *монгольский хомяк*. Сходен с хомяком Эверсмanna, но отличается от него иным числом хромосом [$2n=20$, в то время как у первого вида $2n=26$] и светлой палевой окраской верха. Распространен в сухих степях, полупустынях и северных пустынях Монголии от Зайсанской и Убсунурской котловин (где заходит на территорию СССР) до восточной Гоби и среднего течения р. Керулен. Образ жизни изучен недостаточно. Зверек всюду малочислен [Банников, 1954; Flint, 1966]. Известен в качестве случайного хозяина возбудителя чумы в Западной Монголии [Ралль, 1960].

Cricetulus — *серые хомячки*, Мелкие и средней величины зверьки типично хомячьего вида. Длина тела от 120 до 250 мм. Серой или светло-коричневой окраски. Хвост средней длины (от

25 до 65% длины тела). *S. triton* Win.— крысovidный хомячок. Среднего размера зверек, серовато-бурого цвета с хвостом, равным половине длины тела. По внешнему облику похож на серую крысу (2п=28). Распространен от южной части Приморского края по всему полуострову Корея и в Китае до водораздела между Хуанхэ и Янцзы. Селится по лугам, зарослям кустарников, обочинам полей, отвалам оросительных каналов в лесостепи и южной части зоны хвойно-широколиственных лесов. Не избегает сырых и заболоченных мест. Строит сложные, многолетние норы. В питании преобладают семена диких и культурных злаков. Делает большие запасы. Спячка продолжается с ноября по март. Приносит, видимо, два выводка в году. В неволе одна самка за сезон размножения приносила четыре выводка по 6—7 детенышей. Используется в качестве лабораторного животного [Туликова, Кулагин, 1953; Шкилев, 1957]. Установлено носительство крысovidным хомячком возбудителей лептоспироза, псевдотуберкулеза, пастереллеза, листериоза, клещевого риккетсиоза Северной Азии, цуцугамуши, токсоплазмоза [Высоцкий и др., 1963; Кулагин, 1969; Ананьин, 1971; Кулагин, Тарасевич, 1972; Миротворцев, 1975].

S. barabensis Pall. — даурский хомячок. Самый мелкий среди серых хомячков. Длина тела до 130, хвоста — до 33 мм. Окраска верха светло-коричневая с охристыми или рыжеватыми тонами. Вдоль хребта проходит черная полоска, иногда сильно размытая. Брюхо светлое, серое. Ухо большое, темное с отчетливой белой каймой по краю. По внешнему облику похож на мышку с коротким хвостом. Видимо, даурские хомячки представляют группу близких видов, плохо различимых по внешним признакам, с разными числами хромосом: 2п равно 20, 22 или 24 [Орлов, 1974]. Населяют зональные степи восточной части степной зоны от Иртыша на западе до Приморья, северной Кореи и берегов Желтого моря на востоке. В Сибири и на Дальнем Востоке по степям Тувы, Предбайкалья, Забайкалья, Зейско-Буреинской и Приханкайской низменностям заходит в пределы СССР. На север проникает до северных форпостов лесостепи, а по сельскохозяйственным землям и в зону широколиственных лесов. На юге практически не выходит за пределы зональных степей [Кучерук, 1959а]. Обычно не многочислен, но местами в кустарниковых степях, по степным лугам в понижениях и на посевах зерновых может быть одним из доминантов среди мелких млекопитающих. Охотно поселяется в строениях человека, проникая в крупные города с современными зданиями [Kucheruk, 1965].

Активен круглый год, но зимой по несколько раз впадает в кратковременную спячку, продолжающуюся несколько дней. Устраивает собственные относительно простые и неглубокие норы, но чаще использует в качестве убежища норы других грызу-

нов — сусликов, полевок, песчанок. Активность преимущественно ночная. Индивидуальные участки занимают большую площадь, и зверьки широко ходят по территории. Питается даурский хомячок преимущественно семенами, предпочитая виды растений с крупными семенами (ирисы, лилии, ковыли и т. д.). Около 10% объема кормов составляют насекомые и очень редко встречаются вегетативные части растений. В природных биотопах размножение начинается рано. Первые беременные самки встречаются в феврале — марте, а последние — в октябре. Кривая процента беременных самок имеет два выраженных подъема: весенний в мае и осенний в конце августа — первой половине сентября. В строениях человека беременные самки встречаются круглый год. Беременность продолжается 20—22 дня. Среднее число эмбрионов около 7. Половозрелости самки достигают на 20—27-й день [Некипелов, 1960; Флинт, Головкин, 1961].

У даурского хомячка имеется специфическая блоха *Amphrysylla vinogradovi*. Однако высокая подвижность зверьков и частое посещение чужих нор приводит к тому, что хомячки в массе собирают «чужих» блох и осуществляют широкий разнос этих паразитов. На даурских хомячках часто встречаются личинки и нимфы иксодовых клещей.

В природных очагах чумы Северо-Восточного Китая даурские хомячки служат второстепенными хозяевами чумы и регулярно вовлекаются в эпизоотии, текущие среди даурских сусликов. Установлено носительство даурским хомячком возбудителей лептоспироза, пастереллеза, эризипелоида, клещевого сыпного тифа Северной Азии, лихорадки Ку [Федорова, 1968; Тимофеева, Головачева, 1969; Кулагин, 1969; Миротворцев, 1975]. Этот вид широко используется в качестве лабораторного животного.

S. longicaudatus M.-Edw. — *длиннохвостый хомячок*. По облику сходен с предыдущим видом, отличаясь от него более длинным хвостом (до 45 мм) и отсутствием черной полосы на спине. Кариотип $2n = 24$. Распространен в горных степях Монголии к западу от Улан-Батора и в прилегающих степных участках СССР (Тува, Западные Саяны, юго-западное Забайкалье). Обитает по степным склонам гор, изобилующим выходами скал и осыпями. Сведения по образу жизни отрывочны [Флинт, 1966]. Никаких данных о медицинском значении этого вида нет.

S. migratorius Pall. — *серый хомячок*. По внешнему облику сходен с предыдущими видами, но несколько крупнее их (длина тела до 130, хвоста — до 37 мм). Окраска верха одноцветная темно-серая или светло-серая, пепельная с палевым оттенком. Брюхо светлое. Кариотип: $2n = 22$. Распространен в степных, горно-степных и пустынных ландшафтах от восточных Балкан, Малой и Передней Азии до Алтая, Алашаньской Гоби и Центрального Китая. В западной части ареала доходит до северных

и западных границ лесостепи, а на востоке связан только с горами и выходами скал в пустынной зоне. По образу жизни сходен с другими видами этого рода [Громов и др., 1963; Flint, 1966]. На сером хомячке паразитируют специфические виды блох: *A. anceps*, *A. schelkovnikovi*, *Pectinostenus stenophorus*. На Северном Кавказе относится к основным прокормителям личинок и нимф иксодовых клещей (*D. marginatus*, *H. otophilla*). В качестве второстепенного носителя чумы известен в Волжско-Уральском междуречье, в северном Приаралье, Азербайджане и Армении. Высоковосприимчив и высокочувствителен к возбудителю туляремии; считается, что он играет существенную роль в природных очагах степного типа. Установлен в качестве носителя риккетсий сыпного тифа Северной Азии и лихорадки Ку [Кучерук, и др., 1955а; Ралль, 1960; Олсуфьев, Дунаева, 1960, 1970; Федорова, 1968; Кулагин, 1969].

Phodopus — джунгарские хомячки. Мелкие (длина тела до 100 мм), короткохвостые, пушистые зверьки светло-серого цвета с темной полоской вдоль хребта, типично хомячьего облика. *Ph. sungorus* — джунгарский хомячок. Распространен в зональных степях восточной половины степной зоны от Ишима на западе до Нонни и Ляохэ на востоке. В СССР встречается в степях Западной Сибири, Центрального и Восточного Казахстана, Алтая, Тувы, Минусинска, Забайкалья. По образу жизни сходен с Дарурским хомячком. В большей части ареала относительно немногочислен (Некипелов, 1960; Флинт, Головкин, 1961; Громов и др., 1963; Flint, 1966). На джунгарских хомячках паразитируют специфические виды блох: *A. longispina*, *P. pavlovskii*. Установлено носительство риккетсий сыпного тифа Северной Азии [Карулин, Пчелкина, 1958].

Ph. roborovskii — хомячок Роборовского. Самый мелкий среди хомячков. Верх окрашен в светло-серые с палевым и розоватым оттенком тона, полоска на спине отсутствует. Нижняя часть тела белая. Распространен по песчаным массивам пустынь и отчасти пустынных степей Монголии и Китая от Джунгарии до Ляохэ в Северо-Восточном Китае. В СССР заходит в Зайсанскую котловину и южную часть Тувы. Местами довольно многочислен и доминирует в населении мелких млекопитающих. Сведения по образу жизни фрагментарны [Банников, 1954; Флинт, 1960; Flint, 1966]. Данных о медицинском значении нет.

***Cricetus cricetus* Linnaeus, 1758 — обыкновенный хомяк**

Это среднего размера грызун с длиной тела до 350 мм и весом до 600 г, с коротким хвостом. Уши короткие, покрыты темной шерстью. Ступни опушены только в области пятки в отличие от всех других хомяков, обитающих в нашей стране, волосы на пят-



Рис. 22. Ареал *Cricetus cricetus*

ках черного цвета. Окраска верха охристо-бурая, на спине сравнительно хорошо развиты грубые остевые волосы. На боках тела спереди три больших светлых пятна. Нижняя поверхность тела черная.

Часто наблюдаются отклонения в окраске хомяков. Встречаются совсем светлые хомяки и черные — меланисты. Хомяки-меланисты иногда живут там же, где и обычно окрашенные зверьки. Но есть места, где встречаются только черные хомяки.

Распространен обыкновенный хомяк преимущественно в лесостепной и степной зонах. В Европейской части нашей страны на юге доходит до степного Крыма и Предкавказья, а на севере до Ярославля, Горького и Кирова. В Западной Сибири на севере доходит до южной тайги, на восток — до Енисея, а на юг — до Северного Казахстана и Прибалхашья (рис. 22).

Живет этот грызун преимущественно в открытых биотопах в степи, на пашнях, огородах, бахчах, по берегам рек, очень часто встречается по степным балкам и оврагам, обитает даже в зарослях кустарников, по опушкам лесов, в лесополосах и фруктовых садах.

В разные сезоны года обыкновенный хомяк меняет места своего обитания. Весной хомяки после выхода из спячки обычно поселяются на склонах оврагов или холмов юго-восточной экспозиции, где раньше начинается вегетация и где зверьки находят больше полноценных кормов, необходимых им для успешного размножения. Летние выводковые норы хомяков часто бывают расположены в верхней трети склона холма или оврага.

В конце июля и в августе хомяки покидают эти биотопы и переселяются ближе к пахотным полям, где роют зимовочные норы. Однако такие норы редко бывают расположены непосредст-

венно на полях, так как перепаханный грунт мешает грызунам устраивать свои сложные и глубокие сооружения. Хомяки чаще всего переселяются на обочины полей или устраивают норы на плотной почве с луговой растительностью вблизи полей, изобилующих кормом. Иногда хомяки переселяются непосредственно в строения человека, роют норы под домами, в подвалах, где живут наряду с крысами-пасюками.

Оптимум ареала обыкновенного хомяка лежит в степной зоне [Кучерук, 1959а]. При анализе карты, составленной по данным заготовок обыкновенного хомяка, выделяются следующие районы, отличающиеся наиболее высоким уровнем заготовок шкурок и, следовательно, наиболее высокой численностью этого грызуна. Это Молдавско-Украинский регион, Предкавказско-Волжско-Уральский, Башкирский, Притобольский и Иртышско-Обско-Предалтайский. С территории этих регионов заготавливали свыше 90% от общего числа шкурок хомяка, добытых в нашей стране [Неронов, 1965].

В результате наблюдений за мечеными хомяками в предгорьях Алтая было установлено, что в весенне-летний период в оптимальных местообитаниях (склоны предгорных увалов юго-восточных экспозиций) численность хомяков колебалась от 3 до 8 зверьков, а нор от 0,8 до 3 на 1 га [Карасева, 1962б].

Иногда возможны очень высокие подъемы численности обыкновенного хомяка. В Чехословакии описана вспышка массового размножения этого вида. До 1971 г. в ЧССР обыкновенного хомяка относили к редким видам и не причисляли к вредителям сельского хозяйства. В 1971 г. в Восточной Словакии на площади более 200 000 га пахотных полей наблюдалось огромное количество хомяков. Число входных отверстий их нор на посевах озимых, люцерны и клевера доходило до 1000—1500, а в местах концентрации и до 2300 на 1 га. Один хомяк использует в среднем 3, 2 входа в норы. Следовательно, на 1 га обитали более 300 зверьков. При такой огромной плотности населения грызунам не хватало пищи, и они совершали миграции в поисках более кормных биотопов. Зверьки заселяли не только все поля, но и амбары, склады овощей и фруктов, животноводческие фермы и даже жилые помещения. Огромное множество их гибло. Группы этих грызунов постоянно встречались на дорогах, на фермах, в колхозах и пр., и тем не менее численность зверьков не сокращалась. Ее удалось снизить только весной 1972 г. в результате применения химических средств борьбы. Вредная деятельность хомяков выражалась не только в порче и истреблении продуктов питания и кормов сельскохозяйственных животных, но и в повреждении разных земляных сооружений: железнодорожных насыпей, дамб на реках и т. д. Материальный ущерб превысил сумму в 100 млн. крон [Грулих, 1977].

Хомяк в основном — растительноядное животное. В весенне-летний период основную роль в питании хомяков играют вегетативные части многих растений, преимущественно злаков и бобовых. В конце июля — августе резко меняется пищевой рацион хомяка. Он перестает питаться вегетативными частями растений и переходит на питание клубнями и семенами. В это время, как уже было сказано, хомяки переселяются на окраины полей, в сады и огороды, где приносят немалый вред. Общеизвестно, что перед уходом в спячку хомяки делают на зиму большие запасы, которые иногда по весу достигают 16 кг. Запасы состоят из отборных наиболее крупных зерен гороха, пшеницы, гречихи и других культурных растений, иногда запасают клубни картофеля.

Хомяки — полигамы. Гон у них начинается в первой или второй половине апреля (в зависимости от широты местности). Один самец спаривается с несколькими самками. Он ревностно охраняет территорию, на которой живут эти самки, от вторжения других самцов. Беременность продолжается всего 19—20 дней, молодых в выводке бывает от 8 до 18. Хомячата рождаются голыми и слепыми, но они имеют резцы. На 10—12-й день начинают есть зелень, которую мать приносит им. Прозревают на 14-й день.

В возрасте 20—21 дня самка обычно покидает молодых, которые еще некоторое время живут вместе, а затем расходятся в разные стороны. Молодые обычно не роют норы, а заселяют старые, брошенные другими хомяками. У взрослых хомяков в это время бывает второй гон, а в июне — июле появляются вторые выводки. Вторая волна размножения протекает обычно менее дружно и величина вторых выводков бывает меньше, чем первых.

Сеголетки в год своего рождения не созревают и в размножении не участвуют. Хомяки обычно доживают до 3—4 лет [Кара-сева, 1962б].

Обыкновенный хомяк — типичный норник. Осень и зиму он проводит в норе в спячке. Остальное время года он тоже тесно связан с норой, где находит убежище от преследования врагов, неблагоприятных метеорологических факторов и где самка родит и выкармливает детенышей. Эти убежища — места скопления и выгода эктопаразитов — переносчиков инфекций. В ряде случаев они представляют элементарные очаги [Павловский, 1964].

Все норы хомяков могут быть подразделены на постоянные, где животные проводят сон, рожают детенышей, зимуют и т. п., и защитные, в которые они забегают, главным образом спасаясь от врагов.

Постоянные и защитные норы, как правило, соединены поверхностными дорожками. Все защитные норы устроены очень просто, не имеют гнездовых камер и не уходят глубоко под землю. Постоянные норы, в свою очередь, подразделяются на выводковые норы самок, летние норы самцов и на зимовочные

норы, которые также различаются в зависимости от пола и возраста своих хозяев.

Из летних нор наиболее сложно устроены выводковые норы. Эти норы обычно имеют два или три наклонных хода и один вертикальный. Наиболее глубоко (50—70 см) располагается гнездовая камера. Подстилка гнездовой камеры состоит обычно из мягких листьев злаков. От гнездовой камеры отходит один или несколько отнорков, используемых хомяками как уборные. Общая протяженность ходов такой норы бывает около 3 м. Летние норы самцов и молодых зверьков отличаются простым устройством.

Зимовочные норы устроены много сложнее летних. Наиболее сложны такие норы взрослых самцов. Общая протяженность их 4—5 м. Наклонные ходы в зимовочных норах забиты пробкой, состоящей из почвы, перемешанной с калом и мелко настриженной травой. Такая пробка имеет длину 50—60 см. Вертикальные ходы остаются открытыми. Камер бывает несколько: 4—5 на глубине 1—1,5 м. Чаще они располагаются веерообразно. От камер отходят отнорки — короткие ходы, кончающиеся тупиками. Несколько камер и отнорков бывает заполнено запасами. Зимовочные норы самок и молодых устроены много проще. Камер меньше, они находятся не на такой большой глубине, а протяженность всей норы не превышает 1,5—2 м [Карасева, Шиляева, 1965].

Большинство хомяков после зимней спячки возвращаются в свои прошлогодние летние норы или занимают старые норы, расположенные поблизости. Наиболее консервативны старые самки.

Расстояния между выводковыми норами самок относительно невелики — до 100—150 м, границы индивидуальных участков размножающихся самок часто перекрываются. Размеры индивидуальных участков самок имеют наименьшие размеры у беременных и кормящих особей, которые не отходят далеко от своей норы. Участки таких зверьков не превышают 400—600 м². У молодых зверьков участки равны 200—300 м².

Наибольших размеров достигают индивидуальные участки взрослых самцов. Правда, точно размеры их не определены, но есть указания, что в мае — июне они более 10—12 га. Установлено также, что наибольшее расстояние, которое прошел взрослый хомяк-самец, равно 5,5 км [Карасева, 1962б].

Обыкновенным хомякам свойственна ночная активность. Однако в период гона и выкармливания молодых зверьки бывают активны круглые сутки. В светлые часы суток они не отходят от своей норы более чем на 40—50 м, тогда как ночью уходят на 200—2500 м и дальше.

Сезонные изменения образа жизни у хомяков проявляются очень ярко. Весной и летом они чрезвычайно активны. В это время можно наблюдать ожесточенные драки самцов. Самцы, изнуренные гоним и драками, сильно худеют. Самки истощаются,

выкармливая молодых. Во второй половине лета происходит резкое изменение образа жизни хомяков. У самцов кончается сперматогенез, у самок овуляция. Зверьки покидают выводковые и летние норы и переселяются на места зимовок, где начинают активно готовиться к зиме: рыть зимние норы, собирать запасы на зиму. При этом хомяки почти полностью переключаются с зеленого корма на зерновой и начинают сильно жиреть. Первыми уходят в спячку старые самцы, вслед за ними ложатся взрослые самки и, наконец, последними залегают молодые.

На обыкновенных хомяках обычно паразитирует много нимф и личинок иксодовых клещей. На них обнаружены предимагинальные фазы следующих видов: *Ixodes ricinus*, *I. persulcatus*, *I. laguri*, *I. apronophorus*, *Dermacentor marginatus*, *D. daghestanicus*, *Rhipicephalus turanicus*, *Rh. rossicus*. Особенно много бывает личинок и нимф на хомяках, которые обитают в зарослях кустарников, по лесополосам и т. п. Из гамазовых клещей чаще других встречаются *Haemogamasus nidi*, *Haemolaelaps glasgowi*, *Eulaelaps stabularis*, и другие виды семейств *Laelaptidae*, *Dermomyssidae*, *Trombicula autumnalis*.

Из блох в норах обыкновенного хомяка обитают малоразборчивые в отношении хозяев виды, встречающиеся в гнездах разных грызунов, в том числе хомяков. Это: *Frontopsylla luculenta*, *F. hetera*, *Rhadinopsylla li*, *Neopsylla bidentatiformis*, *N. pleskei*, *N. teratura* и др.

Особенности биологии хомяка делают его основным носителем в природных очагах некоторых инфекций. В степных районах для хомяков характерна приуроченность к лесополосам и кустарниковым зарослям, которые являются основными клещевыми резервациями. В связи с большими размерами индивидуальных участков и исключительно плохой обороняемостью этих грызунов от эктопаразитов хомяки становятся основными прокормителями личинок и нимф иксодовых клещей. Особенно увеличивается роль хомяков в прокормлении этих членистоногих в годы депрессии численности массового вида — обыкновенной полевки [Кучерук и др., 1955а].

В связи с этим во многих степных очагах туляремии обыкновенный хомяк является основным носителем этой инфекции. Хомяки поддерживают элементарные очаги туляремии.

В Румынии распространены природные очаги туляремии степного типа, в которых заметную эпидемиологическую роль наряду с другими животными играют и хомяки. В 1955 г. в Трансильвании зарегистрировано заражение туляремией лиц, занимавшихся промыслом хомяка. Заболело 38 человек — половина всех занятых на промысле [Олсуфьев, Дунаева, 1960].

При огромной численности, которую описал И. Грулих [1977], в Чехословакии в популяциях этих грызунов возникла

интенсивная эпизоотия туляремии. С декабря 1971 г. по февраль 1972 г. на территории, охваченной массовым размножением хомяка, от них заразилось туляремией 160 человек в 52 населенных пунктах.

У обыкновенного хомяка в ФРГ и СССР установлено носительство лептоспир серогруппы *Grippytyphosa* [Popp, 1950; Середина, 1954]. Некоторые черты биологии хомяка позволяют думать, что этот вид может играть немаловажную роль в природных очагах этой инфекции. Вследствие высокой подвижности хомяк часто встречается и контактирует с животными других видов и, в частности, с полевками р. *Microtus* — основными носителями водной лихорадки. Л. Попп [Popp, 1950] высказал предположение, что в окрестностях Брауншвейга обыкновенный хомяк наряду с обыкновенными полевками может быть источником заражения людей, преимущественно сельскохозяйственных рабочих (сборщиков гороха), водной лихорадкой. В период массового размножения¹ хомяков в Чехословакии И. Грулихом [1977] были констатированы весьма интенсивные эпизоотии лептоспироза, вызванные *L. grippytyphosa* (71% зараженных особей), *L. pomona* (10%) и *L. hebdomadis sejrae* (2%).

Сведения о значении обыкновенного хомяка в эпизоотиях других инфекций отрывочны. Известно, что от этого грызуна получена культура возбудителя чумы в Западном Казахстане [Ралль, 1960]. Установлено ноительство возбудителя лихорадки Ку [Жмаева и др., 1956]. В Чехословакии установлено заражение людей от хомяков лихорадкой Ку [Грулих, 1977]. Выявлено также яосительство клещевого риккетсиоза Северной Азии, эризипелоида, вируса, сходного с вирусом бешенства, вируса клещевого энцефалита и омской геморрагической лихорадки [Шеханов, 1970].

СЕМЕЙСТВО MURIDAE GRAY, 1821 — МЫШИ И КРЫСЫ

Систематика семейства сложна и все еще недостаточно разработана. Андерсон и Джонс [Anderson, Jones, 1967] включают в него 98 родов и 457 видов, тогда как Мизон [Misonne, 1969] насчитывает 85 родов и 313 видов. Обычно выделяют шесть подсемейств [Громов и др., 1963; Anderson, Jones, 1967], перечисленных в табл. 11.

Мизон [1969] все семейство мышей разделяет только на два подсемейства: *Hydromyinae* (включая *Rhynchomys*) и *Murinae*. В последнем подсемействе он выделяет три основных объединения родов (*divisions*): 1) *Lenothrix* — *Parapodemus*, 2) *Arvicantis*, 3) *Rattus*. Внутри каждого из этих крупных объединений более близкие роды соединены в группы.

Таблица 11. Распространение основных подсемейств Muridae

Подсемейство	Число родов	Распространение	Примечание
Murinae	68	Евразия, Африка, Австралия	
Dendromurinae	8	Африка	Громов и др. [1963] делят на два подсемейства: Dendromyinae, Deomyinae
Otomyinae	2	Африка	Misonne [1969] относит к Cricetidae
Phloeomyinae	7	Филиппины	Громов и др. [1963] не выделяют этого п/сем.
Rhynchomyinae	1	Филиппины	
Hudromyinae	13	Австралия, Новая Гвинея, Филиппины	

Мыши и крысы распространены только в Старом Свете. В Америку, благодаря человеку, проникли лишь немногие синантропные виды. Основная масса видов сосредоточена в тропических и субтропических областях Африки, Азии и Австралии. В умеренном поясе Палеарктики мышей мало (2,2% родов и 2,0% видов) и только два рода имеют местное происхождение (*Apodemus* и *Micromys*). Современное распространение мышей имеет два центра: один лежит в Центральной и Восточной Африке, другой — в районе от Бирмы до о-ва Новая Гвинея. В Африке имеется 26,6% родов и 27,6% видов семейства. Только один род *Mus* распространен также и в тропической Азии. Для Африки характерны подсемейства *Dendromurinae*, а из *Murinae* роды *Pracomys*, *Argicanthis*. Большинство африканских мышей распространено к югу от пустынных районов Сахары, а наибольшее число видов сосредоточено в районе дождевых лесов, особенно по его окраине (рис. 23). В Юго-Восточной Азии и Австралии обитает 71,1% родов и 70,4% видов *Muridae*. Наиболее богатая видами и разнообразная фауна мышей наблюдается в Бирме, на Зондских островах, Филиппинах и Новой Гвинее. В Австралии фауна мышей несколько бедней и населяют они главным образом восточную часть материка. Для Австралии и Индонезии характерно подсемейство *Hudromyinae* и необычайно богатый видами род *Rattus*. Здесь распространены также формы реликтовые и имеющие примитивные черты строения. Юго-Восточную Азию считают местом происхождения семейства [Misonne, 1969].

Размеры тела животных варьируют от 50 мм у наиболее мелких мышей до 500 мм у крупных крыс. Туловище стройное, в большинстве случаев с хорошо выраженным шейным перехватом. Задние конечности приблизительно равны или несколько

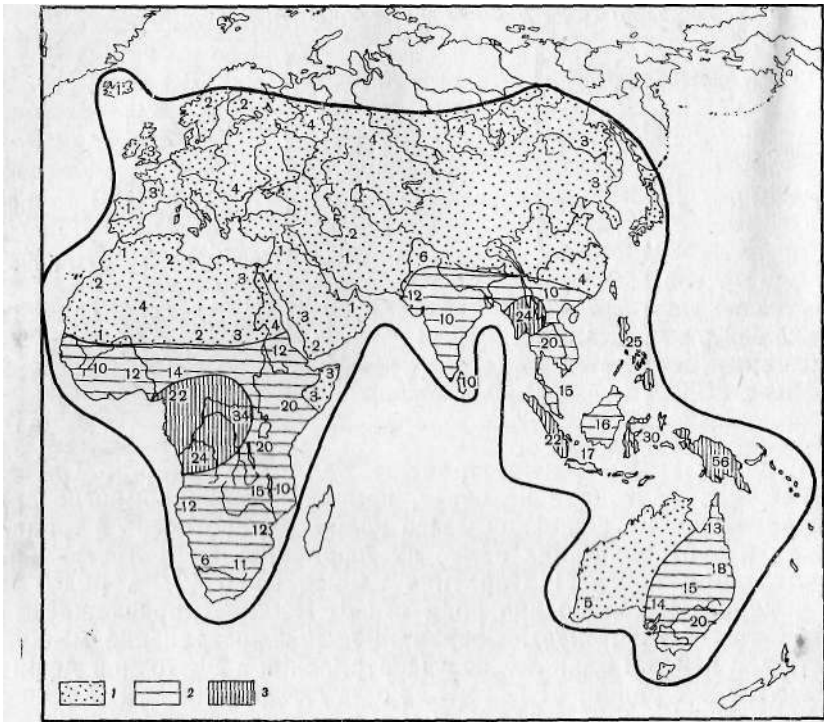


Рис. 23. Распространение сем. Muridae и число (цифры) видов (исключая *M. musculus*, *R. rattus*, *R. norvegicus*, *R. exulans*)

1—5 видов; 2—6—20 видов; 3—21—60 видов [по Misonne, 1969]

длиннее передних, реже сильно удлинены. Хвост чаще всего длинный, равный длине тела или превышающий ее, голый или слабо опушенный с хорошо заметными кольцеобразно расположенными чешуями, в редких случаях густо опушенный или с удлинненными концевыми волосами, образующими кисточку. Типично пятипалые конечности обнаруживают различную степень редукции боковых пальцев (на передних вплоть до их полного исчезновения). Между пальцами задних конечностей могут быть в разной степени развитые перепонки. Волосяной покров обычно хорошо дифференцирован на сравнительно длинную и грубую ость и тонкий подшерсток. Окраска чаще однотонная, иногда с продольными темными полосами, часть из которых может разбиваться на пятна. Преобладающие тона буровато-серые, различной интенсивности, чаще темные. Коренные зубы $M \frac{3-1}{3-1}$ с коронками от низких до средневысоких, с корнями;

в виде исключения встречается гипсодонтность (отсутствие корней). Величина зубов почти всегда увеличивается в направлении вперед. $M_{\frac{3}{3}}$ склонен к редукции и в подсем. *Hydromyinae* может отсутствовать. Жевательная поверхность, как правило, бугорчатая или бугорки сливаются в поперечные гребни. Резцы обычно не увеличены (исключение — роющие формы), как верхние, так и нижние сильно сжаты с боков.

Мыши и крысы обитают в лесах тропического и умеренного поясов, в различных типах лесостепного и луго-степного ландшафтов, в горы поднимаются до высоты 4300 м, заселяя и субальпийские луга. Они избегают аридных областей и пустынные и полупустынные районы ими практически не заселены; они проникают туда только по долинам рек (*Nesokia*). Непригодны для мышей и северные районы с холодным климатом. В Палеарктике мыши обитают в основном в широколиственных лесах Европы и Азии.

Африканские мыши населяют главным образом травянистые, кустарниковые биотопы, вторичные леса. Виды, живущие в дождевых лесах, придерживаются там прогалов, вторичных порослей и т. п. *Dendromyinae* — полуназемные животные, устраивают гнезда на высокой траве или деревьях, иногда используют покинутые птичьи гнезда. Настоящих древесных видов в Африке мало (*Thallomys*). Большинство придерживается местообитаний саванного типа. Есть виды, заселяющие сухие степи и горные луга (*Arvicanthis*, *Rhabdomys*) и даже полупустыни (*Acomys*, *Lemniscomys barbarus*).

В Азии разнообразие мышей значительно больше, широко распространены здесь лесные лазающие формы, представляющие основное направление специализации семейства. Но имеются также и уклоняющиеся от общего направления формы. Эндемическому австралийскому роду *Notomys* (подсем. *Murinae*) свойственна специализация к двуногому бегу на задних конечностях, как у тушканчиков; они обитают на открытых пространствах. В подсемействе водяных мышей *Hydromyinae* развиты приспособления к плаванию; *Hydromys* населяют берега небольших речек, ручьев, болота. Видов с подземным образом жизни среди мышей нет, но у многих форм имеются сильно выступающие, образующие острый угол резцы, служащие для рыхления почвы. Хоботные мыши *Rhynchomys* — эндемики о-ва Лузон (Филиппины) ведут образ жизни землероек.

Наконец, ряд видов крыс и мышей стали сожителями человека. Некоторые из них, особенно в связи с развитием транспорта, получили всесветное распространение и продолжают осваивать все новые территории. Настоящие синантропы, поселяющиеся в человеческих жилищах: *Rattus rattus*, *R. norvegicus*,

R. exulans, *Praomys natalensis*, *Mus musculus*. Кроме того, многие виды, не являясь настоящими синантропами, получают явное преимущество от деятельности человека и заселяют иногда со значительной плотностью возделанные поля, обитают в непосредственной близости от деревень. Такие черты проявляют *Apodemus sylvaticus*, *A. agrarius*, *A. peninsulae*, в меньшей степени *Micromys minutus* в умеренном поясе Евразии, *Arvicanthis nilotica*, *Rhabdomys pumilio*, *Otomys irroratus*, *Praomys daltoni* — в Африке, *Bandicota bandicota* — в тропической Азии, *R. conatus* — в Австралии и некоторые другие [Davis, 1964; Misonne, 1969].

Мыши и крысы в лесах и саваннах субтропического и тропического поясов составляют одну из многочисленных групп населения наземных мелких млекопитающих.

Многим видам свойственны значительные колебания численности. Например, в широколиственных лесах и некоторых степных районах Евразии периодические подъемы численности наблюдаются у *Apodemus sylvaticus*, *A. agrarius*, *A. peninsulae*, *Mus musculus*; в Африке высокой численности достигают некоторые *Praomys*, *Arvicanthis*, *Mus* и др.; в Юго-Восточной Азии наблюдается высокая численность *Rattus*.

Размножение грызунов в тропическом поясе обычно происходит в течение всего года. Однако в сухие сезоны оно значительно сокращается как за счет числа участвующих в размножении особей, так и в результате уменьшения выводка. В ряде районов синхронность в циклах размножения отдельных видов отсутствует [Dieterlen, 1967; Delany, Neal, 1969]. В умеренном поясе размножение мышей приурочено к теплоте времени года.

Питание мышей различно. Одни поедают преимущественно семена (*Apodemus*, *Micromys*, *Mus*, *Rattus*), другие питаются растительной пищей и насекомыми (*Praomys*) или главным образом зелеными частями растений (*Arvicanthis*, *Aethomys*, *Nesokia*). Есть узко специализированные формы: *Rhynchomys* питаются исключительно насекомыми и червяками, *Hydromys* — моллюсками, улитками, раками, рыбой. В общем мыши — растительноядные животные, но у ряда видов значительную роль в питании играют животные корма. В результате этой особенности у синантропных видов развилась относительная всеядность.

Среди мышей имеется значительное число видов — вредителей сельского, лесного хозяйства, животноводства. Основной вред приносят виды-синантропы и полусинантропы. Вред, приносимый домовыми мышью, серой и черной крысами в домах, на складах, в хранилищах, общеизвестен. Многие виды заселяют возделанные поля и, интенсивно размножаясь там, приносят значительный ущерб урожаю: *Apodemus* — на полях зерновых,

Micromys — на рисовых полях; в садах, полях, на плантациях вредят *Rattus exulans*, *R. conatus*, *Pracomys natalensis*, *Arvicanthis nilotica*, *Acomys cahirinus*. Заметную конкуренцию копытным на пастбищах Африки составляют *Arvicanthis* и *Aethomys*.

Медицинское значение мышей велико и неоднозначно. Среди них следует выделить виды — носители возбудителей в природных очагах болезней человека и виды, имеющие важное эпидемиологическое значение и осуществляющие связь между природными очагами и человеком. Эту последнюю роль играют в основном синантропные виды.

Крысы — *R. rattus*, *R. norvegicus*, *R. exulans* — основные разносчики чумы, при помощи морского и железнодорожного транспорта они неоднократно заносили чуму в морские порты и крупные города, расположенные часто за пределами области природной очаговости чумы. Домовые мыши, благодаря своей особенности совершать регулярные сезонные, миграции из природных биотопов в населенные пункты, также переносят чуму из природных очагов в поселения человека. Другие виды, не являясь синантропами, но охотно поселяясь вблизи населенных пунктов (*Arvicanthis*, *Rhobdomys*, *Otomys* и др.), осуществляют промежуточный контакт между основными носителями чумы, в основном песчанками, сусликами и синантропными грызунами [Davis, 1964; Козакевич и др., 1972]. Крысы рода *Rattus* (*R. rattus*, *R. exulans* и некоторые другие), вероятно, могут быть основными носителями чумы в некоторых природных очагах Юго-Восточной Азии и Мадагаскара [Козакевич и др., 1973].

В лесах Юго-Восточной Азии крысы рода *Rattus* являются основными носителями возбудителя и прокормителями краснотелок — переносчиков возбудителя лихорадки цуцугамуши [Traub, Wisseman, 1974].

Крысы *Mastomys natalensis* в Африке считаются носителями вируса лихорадки Лаоса [Ладный и др., 1973].

Мыши служат основными носителями возбудителей в природных очагах различных лептоспирозов: *Apodemus agrarius* — *L. pomona*, *Micromys minutus* — *L. bataviae*, *Rattus conatus* — *L. australis*, *R. norvegicus* — *L. icterohaemorrhagiae*, *L. bataviae*, *R. rattus* — *L. javanica*, *L. pirogenes*, *Mus musculus* — *L. hebdomadis*, *L. ballum* [Свешникова, 1968]. *A. agrarius*, *A. peninsulae* (в основном на Дальнем Востоке) являются носителями возбудителя и источниками заражения людей геморрагической лихорадкой с почечным синдромом [Востриков, 1968].

Домовая мышь играет важную роль в туляремийных очагах в степных районах Восточной Европы [Майский, 1960; Максимов, 1960]. Мышь-малютка вовлекается в эпизоотии туляремии в Восточной Европе. Мыши рода *Apodemus* участвуют в прокормлении иксодовых клещей — переносчиков энцефалита.

Род *Apodemus* Каир, 1829 — лесные и полевые мыши

Представлен 11 видами (Misonne, 1969): *Apodemus* (*Sylvaemus*) *sylvaticus* L. ($2n=48$), Евразия; *A. flavicollis* Melch. ($2n=48$), Европа; *A. mystacinus* Danf. et Alst. ($2n=48$), Европа; *A. microps* Krat. ($2n=48$), Европа; *Apodemus* (*Apodemus*) *agrarius* Pall. ($2n=48-50$), Евразия; *Apodemus* (*Alsomys*) *geicha* Thos., ($2n=46$), острова Японии; *A. peninsulae* Thos. ($2n=48-61$), Азия; *A. speciosus* Thos. ($2n=46-48$), Курилы и острова Японии; *A. letronum* Thos., Восточный Тибет и Бирма; *A. gurkha* Thos., Непал; *A. draco* Barf.-Ham. (вероятно, подвид *A. peninsulae*), КНР. Н. Н. Воронцов с соавторами [1977] разделяет *A. speciosus* на два вида: *A. speciosus* Temm. ($2n=48$) и *A. navigator* Thomas ($2n=46$). Число хромосом для всех видов указано по В. Н. Орлову [1974] и Н. Н. Воронцову с соавторами [1977].

На территории СССР встречается семь видов: *A. sylvaticus*, *A. flavicollis*, *A. mystacinus*, *A. peninsulae*, *A. speciosus*, *A. agrarius*, *A. microps* (последний вид заходит в Западную Украину из центральной части Западной Европы).

Мыши — мелкие зверьки, длина тела до 150 мм. Внешний облик их характеризуется удлинённой мордой, большими глазами и ушами, относительно длинными конечностями, с длинным, почти равным или превышающим длину тела хвостом. Окраска спины рыжевато-охристых и серо-бурых тонов, брюхо белое или серое. Зубы бугорчатые — $\frac{3}{3}$.

Мыши рода *Apodemus* — наиболее северные представители сем. Muridae. Их ареалы занимают преимущественно северную часть Палеарктики, за исключением Крайнего Севера (рис. 24), где слишком низкие зимние температуры, а продуктивность семян у растений чрезвычайно мала и нерегулярна и не может обеспечить мышам полноценное питание семенами в течение всего года. Будут рассмотрены наиболее многочисленные виды — лесные мыши и имеющая наибольшее эпизоотологическое значение — полевая мышь.

Лесные мыши рода *Apodemus*

Азиатская лесная мышь — *A. peninsulae* — распространена в лесных и лесостепных районах от Алтая до Сахалина, к северу доходит до Якутского и Вилюйского районов. За пределами СССР обитает в Северо-Восточном и Восточном Китае, Японии, на п-ве Корея, северной части Монголии. Азиатская лесная мышь селится в различных лесах, на вырубках, в кустарниковых и древесных зарослях в поймах рек и по краям полей. Вместе с ку-

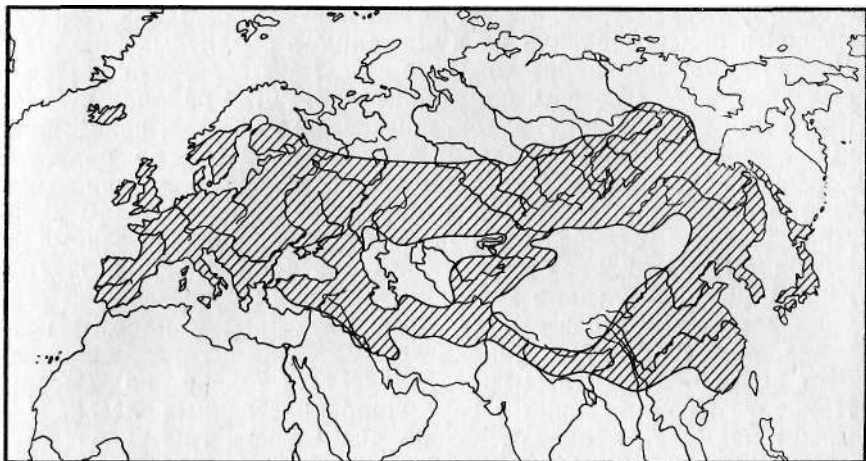


Рис. 24. Ареал рода *Apodemus*

старниками заходит в степи и горную лесотундру, по поймам проникает на север. Наиболее излюбленными ее станциями являются осветленные леса с высоким травяным покровом. В период запасаения семян она посещает прилежащие к лесам посевы, луга, болота: В северной части ареала в зимнее время встречается в жилищах человека.

Численность ее на окраинных частях ареала невелика (в Якутии в большинстве станций 0,1 — 1,4; на Алтае 0,3—2 на 100 ловушко-суток). К востоку численность этого вида повышается, в лесах Западного Саяна до 0,7—14, в Забайкалье 0,5—24 зверька на 100 ловушко-суток. В Амурской области азиатская лесная мышь — один из массовых и широко распространенных видов, в подзоне широколиственных лесов она составляет 30—80% в уловах мышевидных грызунов. В Приморье азиатская лесная мышь бывает многочисленна (до 15 зверьков на 100 ловушко-суток) в широколиственных лесах по поймам рек [Богородский, 1962; Штильмарк, 1962, 1965; Снегиревская, 1964].

Обыкновенная лесная мышь — *A. sylvaticus* имеет ареал от Ирландии и центральной Скандинавии до Северной Африки, Малой Азии, распространена в Синьцзяне и Северной Индии. В СССР встречается почти повсеместно в Европейской части Союза, кроме северных районов; заходит в Казахстан, южные районы Западной Сибири до Алтая, в горы Средней Азии, в пустынных областях не встречается. Исторически ее ареал связан с распространением широколиственных пород. Однако впослед-

ствии такая связь частично утратилась в результате, с одной стороны, истребления лесов, с другой — расселения лесных мышей и приспособления их к обитанию в различных биотопах. Лесная мышь проникает далеко в степь, а в сельскохозяйственных районах — в посевы, придерживаясь в этих районах кустарников или бурьянников, балок, пойменных зарослей, полезащитных лесных полос. В Средней Азии встречается по оазисам. В лесной зоне, помимо сплошных лесных массивов, лесная мышь охотно селится на вырубках, в кустарниках, по опушкам леса. Леса заселяет всякие, но предпочитает широколиственные и смешанные. В районах совместного обитания лесной и желтогорлой мыши последняя может вытеснять лесную мышь из широколиственных лесов — в хвойные, березняки и на открытые места. Широко распространена лесная мышь в горах, где заселяет почти все высотные пояса, отсутствуя только на сырцах. Наиболее многочисленна в зоне широколиственных лесов, где может занимать первое место по численности грызунов (Кавказ). В Карпатах и Крыму она занимает второе место после желтогорлой мыши.

В равнинных лесах по численности лесная мышь занимает обычно второе место после рыжей полевки. В полосе смешанных лесов она распространена более или менее равномерно, численность ее обычно невелика — два — четыре зверька на 100 ловушко-суток, больше ее бывает в биотопах с преобладанием широколиственных деревьев — до 10 зверьков на 100 ловушко-суток. В зоне широколиственных лесов такая численность отмечается часто. В лесостепных, степных и полупустынных районах лесные мыши могут значительно скапливаться на небольшой площади лесных колков, полезащитных полос, пойменных зарослей, байрачных лесов. Здесь их численность может достигать 10—20 и даже 50 зверьков на 100 ловушко-суток, тогда как на окружающей территории они или отсутствуют или встречаются в небольшом количестве — один — два зверька на 100 ловушко-суток.

Наиболее многочисленна лесная мышь в лесах Кавказа, в средней части гор, где она может составлять 80—90% всего улова мышевидных; наиболее благоприятны для нее условия в Жуковых лесах, семена которых обеспечивают пищу мышей круглый год [Жарков, 1938; Наумов, 1948; Попов, 1960; Смирнов, 1968].

Желтогорлая лесная мышь — *A. flavicollis* — один из наиболее крупных представителей группы, с характерным желтым пятном на груди, обитает в лесной зоне и горно-лесном поясе Западной Европы и Европейской части СССР. Распространение ее связано с широколиственными породами, она не выходит ни в тайгу, ни в степь, за исключением Молдавии, которая в недав-

нем прошлом была покрыта лесами. В горах также обитает в зоне широколиственных лесов, с которыми доходит до высоты 2200 м.

В оптимуме ареала желтогорлая мышь — строго стенотопное животное, заселяет только широколиственные леса. На границах распространения встречается, хотя и в небольших количествах, в различных биотопах. На севере ареала заселяет преимущественно опушки чернолесья южной экспозиции, кустарники по межам, выходит в поймы рек, на поля зерновых и многолетних трав и в постройки человека (Ленинградская и Новгородская области). На юге ареала проникает в Лосевы, обычна в лесных полосах.

Наибольшая численность желтогорлых мышей отмечается в спелых и перестойных дубовых, липовых, буковых лесах. В годы высокой численности в этих биотопах на 100 ловушко-еуток вылавливается в западной части ареала до 20 зверьков, в восточной — 5—12. В молодых насаждениях тех же пород желтогорлой мыши меньше в 3—5 раз [Наумов, 1948; Свириденко, 1951; Андреев, Гаушштейн, 1954; Попов, 1960; Смирнов, 1968].

Горная лесная мышь — *A. mystacinus* — обитает в предгорных и горных лесах Балкан, Малой и Передней Азии и юго-западного Закавказья. В СССР имеет очень узкое распространение: в Грузии обитает к югу от Кутаиси и Боржоми, в Мегрельском и Аджаро-Имеретинском хребтах. Населяет лесной и лесостепной пояса в пределах от 1300 до 1400 м над уровнем моря, придерживается к Серофитным биотопов с кустарниковыми зарослями, чаще ее можно обнаружить в кустарниках на осыпях и выходах скал, встречается в садах и зарослях кустов по краю полей [Шидловский, 1953].

Другие виды рода *Apodemus* имеют очень узкое распространение.

Разные виды мышей этого рода обладают многими сходными чертами экологии, что связано с общностью типа питания, с их семеноядностью. В связи с сезонностью появления основного корма у мышей вырабатывается инстинкт к запасанию, наиболее развитый у видов, нуждающихся в крупных (более редких) семенах (желтогорлая мышь). Помимо семян в рационе мышей регулярно присутствуют животные корма, преимущественно членистоногие, и в небольшом количестве зеленые части растений.

Размножение у всех видов происходит в теплое время года, только при исключительно благоприятных условиях оно продолжается и зимой.

Половая зрелость у мышей наступает в возрасте около двух месяцев. Зверьки первого помета обычно размножаются в тот же год, зверьки позднелетних выводков начинают размножаться

в следующий летний сезон. Беременность длится 20—25 дней. Мыши приносят от 2 до 5 выводков в год. Число выводков уменьшается с юга на север. Среднее число эмбрионов 4—7.

Численность мышей подвержена сильным колебаниям и определяется в основном урожаем семян и климатическими факторами. Меньше колебания численности у видов и популяций одного вида, обитающих в лесных биотопах, где обеспеченность кормами и микроклиматические условия более постоянны, чем на открытых пространствах. На границе ареала мыши обнаруживают склонность к синантропии.

Убежищами лесным мышам служат различные естественные укрытия, дупла, валежины, пустоты в корнях деревьев, в норах плавника, среди камней. В летнее время часто в них не бывает ни подстилки, ни гнезда и убежища часто меняются. Летом гнезда обязательны только у самок с детенышами, зимой они есть у всех зверьков. Они расположены обычно не глубже 30—40 см. В норах бывают кладовые для семян.

Неравномерное распределение корма по территории приводит к своеобразному использованию мышами индивидуальных участков. Исследователи, наблюдавшие за мечеными мышами, отмечают, что им свойственны как пребывание на ограниченной площади, так и переходы на большое расстояние. На площадках меченья размер посещаемой территории для желтогорлых мышей 0,03—0,6 га, для лесных мышей 0,03—0,35 га [Меркова, 1955; Лаврова, Лебедева, 1962; Голикова, 1968]. Сходные размеры суточных участков установлены путем наблюдений за лесными мышами, мечеными радиоактивными изотопами: 0,03—0,24 га. В то же время им свойственны выходы на 100—300 м за пределы постоянно посещаемой площади. Длина суточного пробега летом колебалась от 530 до 1600 м, зимой от 150 до 340 м [Карулин и др., 1976]. При расселении мыши могут пройти больше 1 км: в 1,5 км от места меченья обнаружили обыкновенную лесную мышь, в 3 км — желтогорлую мышь [Никитина, 1971].

Мыши деятельны в темное время суток. Повышение активности у мышей отмечается в период запасаения семян. Зимой же запасы корма позволяют им подолгу не выходить на поверхность. Продолжительность активности обыкновенных лесных мышей в природе летом 7—9 часов, зимой 1 час.— 3 часа 30 мин. [Карулин и др., 1976].

Мыши считаются вредителями лесного хозяйства, уничтожающими семена. В то же время они могут способствовать и их распространению.

Эктопаразиты, встречающиеся на лесных мышах, характерны вообще для всех грызунов — обитателей леса. Наиболее специфичны для мышей блоха *Leptopsylla taschenbergi* (из этих

блох выделен возбудитель чумы) и гамазовый клещ *Laelaps agilis*. На азиатской лесной мыши обнаружен специфический подкожный овод *Portschinskia magnifica* [Грунин, 1962]. На мышках паразитируют 23 вида иксодовых клещей: переносчики клещевого энцефалита, омской геморрагической лихорадки, клещевого сыпного тифа, Ку-лихорадки, туляремии, бруцеллеза. Но индексы обилия клещей на мышках обычно невелики, значительно уступают таковым на полевках. Например, в Кировской области в пик активности личинок *I. persulcatus* индекс обилия их на лесных мышках был в 10 раз меньше, чем на красных полевках (0,9 и 9,8). Второстепенное значение мышшей как прокормителей эктопаразитов определяется особенностью их поведения. Они хорошо счесывают с себя напавших на них блох и клещей. Способ передвижения прыжками затрудняет нападение на них пастбищных паразитов, а частая смена убежищ неблагоприятна для гнездовых паразитов.

Однако в некоторых районах на них зарегистрировано все же значительное число эктопаразитов. Например, в припойменных лесах Чувашии на желтогорлой мыши обнаружено множество личинок и нимф *I. ricinus*, что связано с приуроченностью мышшей к опушкам, где концентрируются клещи [Кулик, Петров, 1966]. Большие индексы обилия иксодовых клещей зарегистрированы в Приморье на азиатской лесной -мышы, что, видимо, связано с высокой численностью клещей в этом районе.

У лесных мышшей зарегистрировано значительное число патогенных микроорганизмов: у обыкновенных лесных мышшей — возбудители 11 болезней, опасных для человека: бруцеллеза, лептоспироза, листериоза, псевдотуберкулеза, салмонеллеза, туляремии, чумы, эризипелоида, клещевого энцефалита, токсоплазмоза, трихинеллеза; по данным серологических исследований они могут быть носителями Ку-лихорадки и клещевого риккетсиоза. У других видов лесных мышшей зарегистрировано меньше возбудителей, что связано с более ограниченным их распространением и, возможно, меньшей изученностью. У азиатской лесной мыши обнаружены возбудители лептоспироза, псевдотуберкулеза, туляремии, клещевого энцефалита, лихорадки цуцугамуши; серологические исследования показывают возможное заражение их токсоплазмами. У желтогорлых мышшей зарегистрированы лептоопиры, салмонеллы, вирусы клещевого энцефалита и лимфоцитарного хориоменингита, токсоплазмы и трихинеллы. Для горной лесной мыши известно заражение только лептоспирами [Шеханов, 1970].

У обыкновенной лесной мыши обнаружен и более разнообразный набор лептоспир, чем у других видов мышшей. У нее зарегистрированы: *L. icterohaemorrhagiae*, *L. javanica*, *L. ballum*, *L. australis*, *L. pomona*, *L. grippothyphosa*, *L. hebdomadis*, *L. ba-*

tavia, тогда как у желтогорлой мыши — только пять: *L. javanica*, *L. australis*, *L. pomona*, *L. grippthyphosa*, *L. hebdomadis*, а у азиатской лесной мыши и малоглазой лесной мыши по одному. у первой *L. autumnalis*, у второй — *L. bataviae*. Самостоятельного значения лесные мыши в очагах лептоспироза обычно не имеют, они оказываются носителями тех лептоспир, которые преобладают в данном очаге, эпизоотии. среди них не . отличаются высокой напряженностью [Лаврова, Лебедева, 1962; Ананьин, 1971].

. На большей части ареала клещевого энцефалита низким индексам обилия клещей на мышах соответствуют и низкие показатели контактов этих зверьков с вирусом клещевого энцефалита. Значительна роль азиатской лесной мыши в очагах клещевого и японского энцефалита «а Дальнем Востоке, где она. многочисленна и прокармливает большое количество клещей.

Все лесные мыши по восприимчивости и чувствительности к туляремии, относятся к первой группе, т. е. могут остро болеть при введении им малых доз возбудителя. Напротив, заражение их чумой возможно только большими дозами.

В общем, в природных очагах заболеваний мыши имеют обычно второстепенное значение и как прокормители. эктопаразитов и как носители возбудителей, последнему способствует и одиночный образ жизни. Однако нельзя не принимать во внимание способность мышей к большим переходам, во время которых они могут разнести возбудителей и паразитов.

Учет численности мышей проводят линиями давилок либо живоловками, расставленными, в шахматном порядке. Канавки, даже с глубокими цилиндрами, не пригодны для отлова мышей, так как зверьки из них выскакивают.

, *Apodemus agrarius* Pallas, 1771—полевая мышь

Полевая мышь от других представителей рода *Apodemus* отличается узкой черной полосой вдоль хребта. Ареал полевой мыши состоит из двух частей. Западная часть простирается от Центральной Европы до Байкала, восточная занимает территорию от Амура до Янцзы. В районе Забайкалья имеется разрыв ареала (рис. 25).

Полевая мышь как жизненная форма резко уклоняется от других видов рода *Apodemus*. Характерная черта полевой мыши — потребность в высокой влажности корма, что в значительной степени определяет характер биотопического распределения вида. В той части ареала, где сумма осадков менее 500 мм/год, полевые мыши обитают преимущественно в увлажненных биотопах. Их можно встретить в поймах рек, уремах с густой травяной растительностью, по берегам оросительных каналов, прудам

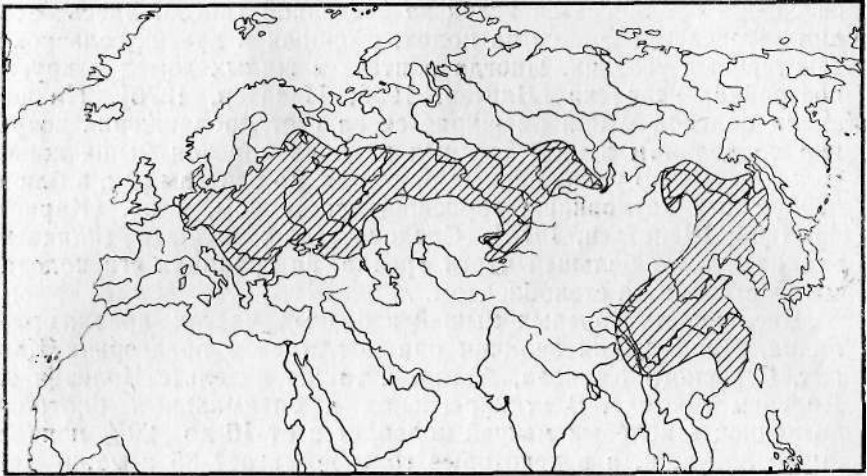


Рис. 25. Ареал *Apodemus agrarius*

дов, озер и других водоемов, поросших тростником, рогозом и осокой [Свириденко, 1944; Наумов, 1948]. Глубоко в лес полевые мыши обычно не заходят, но обитают на сырых опушках, гарях и полянах [Заблочкая, 1957]. Встречаются в парках, садах, плодово-ягодных питомниках, парниках, огородах. На посевы зерновых полевые мыши вселяются из сырых биотопов только в конце лета, когда культуры поспевают. Более многочисленны бывают по краям полей в зарослях бурьяна и на пустырях, поросших сорняками. Особенно много полевых мышей скапливается на тех полях, которые прилегают к поймам рек, оврагам и заболоченным территориям. В той части ареала, где сумма осадков более 500 мм/год, полевые мыши распределены по биотопам равномернее и на полях встречаются не только в конце лета, но и в другие времена года. Но и здесь оптимальными биотопами являются сырые понижения рельефа, берега водоемов, заросших кустами, балки, овраги. Осенью полевые мыши скапливаются в скирдах и ометах. Стога сена они не заселяют, так как не находят там зернового корма. В мякине им трудно передвигаться, поэтому наиболее охотно они заселяют необмолоченные скирды, особенно гороха, гречихи и бобов [Кучерук, Рубина, 1953].

Таким образом, этот эврибионтный вид может являться связующим звеном между грызунами лесов и открытых пространств, что должно иметь немалое значение при распространении эпизоотии.

В настоящее время ареал полевой мыши увеличивается. На север она продвигается вслед за сведенной тайгой. Здесь этот вид встречается только на полях, огородах и других сельскохозяйственных угодьях. Иногда обитает в жилых домах и других постройках человека [Лаптев, 1958; Ивантер, 1975]. На юге ареал полевой мыши расширяется за счет продвижения зверьков по долинам рек. В степных районах полевая мышь живет только в сильно увлажненных биотопах, по берегам рек, в блюдцеобразных котловинах, заросших тростником, и пр. [Карасева, 1963; Щепотьев, 1975]. Следовательно, являясь типичным эврибионтом в большей части ареала, на границах его полевая мышь становится стенобионтом.

Численность полевых мышей в разных частях ареала различна. Наибольших величин она достигает в предгорьях Карпат, Северного Кавказа, Алтая, а также в дельте Волги и на Дальнем Востоке. В этих регионах в оптимальных биотопах численность полевых мышей колеблется от 10 до 20% попадания в ловушки, а в некоторые годы достигает 35 и даже 60% [Шкилев, 1962]. За пределами этих регионов численность полевых мышей обычно не бывает высокой (1—5% попадания). Только в конце лета на полях иногда наблюдаются скопления полевых мышей. Редка полевая мышь (менее 1% попадания) на северной границе ареала, а также в районах с минимальной суммой годовых осадков и с невысоким снеговым покровом.

В районах с высокой численностью в оптимальных биотопах число полевых мышей обычно не подвергается резким сезонным колебаниям, изменяясь от весны к осени в 3—4 раза [Шкилев, 1962; и др.]. В районах со средней и невысокой численностью эти колебания гораздо значительней — в 10—20 раз и более.

Полевым мышам свойствен смешанный тип питания. В отличие от других представителей рода *Apodemus* в их питании летом наряду с основным семенным кормом значительную роль играют сочные вегетативные части растений. Эта особенность сказывается на характере их биотопического распределения и, как мы увидим ниже, на цикле размножения.

Сезонные изменения в количественном соотношении различных кормов весьма значительны. Зимой резко преобладают семена: зерна полевых культур, семена сорняков и других диких растений, в меньшей степени встречается кора деревьев. Весной с началом вегетации значительную долю составляют зеленые части растений, к лету их доля возрастает. В это время года в желудках полевых мышей обнаруживают также различные ягоды: облепиху, ежевику, шелковицу, чернику, землянику и др. [Свириденко, 1944; Марвин, 1957; Петров, 1968]. Обитая вблизи огородов, полевые мыши охотно поедают овощи. Благодаря исключительной подвижности и ловкости иногда забираются на

деревья и достают там плоды [Наумов, 1948]. Летом немало-важное значение в питании полевых мышей имеют насекомые [Наумов, 1948; Лаптев, 1958; Янушевич и др., 1972]. Осенью резко преобладают семена и встречаются корневища растений [Наумов, 1948].

Особенности питания полевой мыши накладывают отпечаток и на характер размножения этого вида — подъем размножения наблюдается один раз в году, в период наиболее интенсивной вегетации.

Спаривание начинается в марте — апреле и продолжается до сентября — октября. Есть отдельные указания на круглогодичное размножение полевых мышей в Азербайджане, Киргизии, а также в некоторые годы в Приморском крае и Астраханской области. Перезимовавшие самки дают три, реже четыре помета в год. Величина выводка колеблется от одного до девяти. Наблюдаются географические изменения величины среднего выводка. В оптимальных условиях, где дольше период размножения, средний выводок меньше, чем в худших условиях. Значительны и сезонные изменения этого показателя плодовитости. Например, в Терекско-Кумской низменности у перезимовавших самок средний выводок в марте равен 4,5; в апреле 5,9; в мае 6,4; в июне 7,0; в июле 5,1; в августе 4,5 и сентябре 5,0. Годовые колебания величины среднего выводка в значительной степени определяются количеством выпадающих осадков. В засушливые годы величина выводка снижается [Шкилев, 1962].

Молодые самки, родившиеся весной, созревают в возрасте 1 — 1,5 месяцев. Родившиеся летом — чаще всего в 2—3-месячном возрасте и, наконец, те самки, которые появляются на свет в конце лета и осенью, созревают только на будущий год весной в возрасте 7—8 месяцев. Самки весеннего рождения обычно успевают дать один — два помета, реже три; мыши, родившиеся летом, — один помет. Величина среднего выводка у молодых меньше, чем у перезимовавших — в среднем 4, 7.

Мыши, родившиеся весной, видимо, благодаря очень раннему созреванию и интенсивному размножению, раньше стареют и доживают обычно до 5—6 месяцев. К осени их в популяции практически не остается. Полевые мыши летних приплодов тоже недолговечны: живут не более 7—8 месяцев. Но зверьки, появившиеся на свет в конце лета и осенью, переживают зиму и часто доживают до следующей осени, т. е. живут 12—13 месяцев. Видимо, этот возраст является пределом существования полевых мышей*.

Таким образом, наибольшее значение при эпизоотиях име-

¹ Данные П. А. Свириденко [1949] о продолжительности жизни полевых мышей в природе до 25—30 месяцев не подтвердились.

ют мыши, появившиеся на свет в конце лета и осенью, т. е. это «горючий материал», в значительной степени определяющий ход эпизоотии на следующий год.

Норы полевых мышей по своему строению довольно просты. Обычно они имеют одно или два входных отверстия. Ход длиной в 1—1,5 м ведет в гнездовую камеру. Глубина залегания камеры 30—35 см, диаметр 8—19 см. Часто около гнездовых нор имеются защитные норы, к которым ведут тропинки, что делает норы полевых мышей похожими на колонии полевков [Наумов, 1948]. Во влажных биотопах, где нельзя рыть, полевые мыши делают наземные гнезда из листьев злаков, от которых в разные стороны отходят поверхностные дорожки. О норах более сложного строения пишет К. Плятер-Плохоцкий [1936]: на Дальнем Востоке в биотопах с неравным микрорельефом (кочкарниковое болото, дамбы и валики рисовых плантаций) полевые мыши роют сложные норы, в которых обитает целая «колония» зверьков. Общая протяженность такой норы обычно достигает 5—7 м.

Полевые мыши — очень подвижные грызуны. Есть данные о перемещении отдельных особей в предгорьях Алтая за сутки на 380 м [Никитина и др., 1960], а в Терско-Кумекой низменности — на 500 м. Максимальное зарегистрированное передвижение полевой мыши — на 2,5 км за 7 суток. Грызуны постоянно переходят из одного биотопа в другой. Например, зверек в течение нескольких дней может посетить участок луга, пахотное поле, берег ручья, опушку леса и пр. [Никитина, 1958].

Размеры индивидуальных участков у полевых мышей по сравнению с участками многих других видов мышевидных грызунов очень велики. Например, в предгорьях Алтая у самцов площадь индивидуальных участков колеблется от 2500 до 19 200 м², у размножающихся самок от 500 до 1800 м², а самки, не связанные с размножением, обитают на территории, равной 600—8400 м² [Никитина и др., 1960]. Степень перекрытия индивидуальных участков изменяется по сезонам. Выше всего она летом, к осени уменьшается и зимой участки почти не перекрываются. Интересно, что в сезон размножения, в отличие от многих животных других видов, у полевых мышей перекрываются индивидуальные участки даже у размножающихся самок. Такой характер использования территории приводит к высокой степени контакта между особями, что при наличии эпизоотии способствует увеличению риска их заражения.

У полевых мышей наблюдаются сезонные изменения в ритме суточной активности. Летом они — ночные животные, наиболее активные в первой половине ночи и перед восходом солнца. Осенью становятся активны и днем. Зимой резко возрастает дневная активность и понижается ночная.

По данным Н. В. Тупиковой и И. Л. Кулик [1954], в суточной активности полевых мышей имеются и географические отличия. На периферии ареала в худших условиях обитания мыши активны большее число часов в сутки, чем в условиях оптимума ареала. Большая активность полевых мышей имеет немалое эпизоотологическое значение, так как чем большее число часов зверек активен, тем интенсивней он контактирует с другими особями и, следовательно, имеет больше возможности набрать эктопаразитов.

Из гамазовых клещей на полевых мышах чаще всего паразитирует специфический для этого грызуна клещ *Laelaps pavlovskyi*. Сравнительно часто регистрируют *Hirstionyssus musculi*, реже — *L. stabularis*, *H. glasgowi*; изредка на «их встречаются *L. agilis* — паразит лесных мышей, *L. micromydis* — мышей-малюток, *O. bacoti* — серых крыс. В гнездах полевых мышей отмечены гамазовые клещи, паразитирующие на многих млекопитающих; *H. casajis*, *E. stabularis*, *H. nidi*, *H. ambulans*. *H. pop-tiger* и др. Таким образом, видовой состав случайных видов клещей у полевой мыши очень многообразен, что свидетельствует о большом контакте их с другими грызунами [Лапкин, 1963; Земская, 1973]. Интересно отметить, что у полевой мыши были отмечены и птичьи гамазовые клещи: *B. silvarum*, *D. gallinae*.

Сравнительно часто на полевых мышах паразитируют личинки краснотелок *T. zachvatkini*, *T. autumnalis* и вши *H. affinis* и *P. serrata*.

Большое эпизоотологическое значение имеет паразитирование на полевых мышах предимагинальных фаз иксодовых клещей: *I. persulcatus*, *I. trianguliceps*, *H. concinna*, *D. silvarum*, *D. marginatus*, *Rh. rossicus* и др. В местах, где полевые мыши многочисленны, они являются основными прокормителями личинок и нимф этих клещей. Например, в предгорьях Алтая, в период массового паразитирования личинок *I. persulcatus*, индекс их обилия, по данным очесывания живых зверьков, на сайдах равняется 48,0, на самках 11,6, на молодых особях 7,0 [Никитина и др., 1960]. Для Волго-Ахтубинской поймы И. Н. Нефедова и Н. А. Никитина [1958] также указывают на ведущую роль полевых мышей в прокормлении предимагинальных стадий клещей: с 52,6% осмотренных зверьков были сняты личинки *D. marginatus* и с 59,5% — личинки *Rh. rossicus*.

У полевых мышей обнаружены блохи 42 видов, большинство их — общие с другими грызунами. У мышей, отловленных в лесной зоне, наиболее часто встречаются *St. agyrtes*, *Cer. turbidus*, *Lep. bidentata*, *A. rossica*. В степи наиболее типична для полевых мышей *Lep. taschenbergi* и *Cer. consimilis*. Из блох, связанных с интразональным ландшафтом (поймы рек, болота и прочее), весьма обычны на полевых мышах *Xer. walkeri*,

Cer. consimilis, *Lep. bidentata*, *Cer. penicilliger*, *Ct. assimilis*, *Ct. wagneri*. Из синантропных блох на полевых мышах встречаются общие с серыми крысами *X. cheopis*, *Cer. fasciatus* и *Paradoxopsylla curvispinus* и общие с домовыми мышами — *Cer. mokrzecky*, *Cer. fidus*, *Lep. sexdentata* [Иофф, 1941].

Из двукрылых насекомых на полевых мышах могут кормиться комары *Anopheles hyrcanus*, *Aedes caspius*, *A. vexans*; мошки *Simulium* sp., слепни *Tabanus nigrovittata*, *Chrysops relictus* [Дубинин, 1953].

От полевых мышей выделены возбудители чумы, туляремии, лептоспирозов (*L. pomona*, *L. grippotyphosa*, *L. javanica*, *L. canicola*, *L. hebdomadis*, *L. icterohaemorrhagiae*), бруцеллеза мелкого рогатого скота, листериоза, эризипелоида, сибирской язвы, салмонеллеза, клещевого риккетсиоза Северной Азии, лихорадки цуцугамуши, клещевого энцефалита, лимфоцитарного хориоменингита. Кроме того, серологически или по другим косвенным данным у полевых мышей установлены токсоплазмоз, содоку, геморрагическая лихорадка с почечным синдромом. В природных очагах большинства инфекций полевые мыши не играют значительной роли или она еще не изучена. Наибольшее значение они имеют в очагах геморрагической лихорадки с почечным синдромом и в очагах лептоспироза.

Вспышки заболеваемости людей геморрагической лихорадкой с почечным синдромом в верхневолжских районах (Калининская и Ярославская области) совпадают с подъемами численности грызунов. Численность рыжих полевков (массовый вид) в этих местах гораздо более стабильна, чем полевых мышей, и пики численности грызунов определяются подъемами численности последнего вида. Вероятно, полевые мыши, заражаясь от рыжих полевков, которые признаны основным носителем вируса в Европейской части СССР, служат источником инфицирования людей, так как обитают здесь на сельскохозяйственных угодьях, где контакт человека с ними более вероятен, чем с лесными полевками [Повалишина и др., 1968].

На Дальнем Востоке в Амурской области, Хабаровском и Приморском краях, по-видимому, заражение людей геморрагической лихорадкой с почечным синдромом происходит наиболее часто от полевых мышей. Периоды возникновения заболеваний среди людей совпадали со значительными подъемами численности грызунов фоновых видов — полевой и азиатской лесной мышей [Гаврилюк, Нацкий, 1971; Беляев, 1972].

Наибольшее значение полевые мыши имеют в природных очагах лептоспироза серогруппы *Pomona*, серовара *mozdok*. Эпизоотии этого лептоспироза зарегистрированы только в западной части ареала полевой мыши: Болгарии, Дании, Чехословакии и в Европейской части СССР. Наиболее интенсивные природные

очаги известны на Северном Кавказе и в Закарпатье. В восточной части ареала зараженность полевых мышей лептоспирозом *Ромона* не установлена, хотя на Дальнем Востоке исследованы множество особей. Это, по-видимому, объясняется тем, что подвид *A. a. mantschuricus* Thorns., обитающий в восточной части ареала, не восприимчив к лептоспирам *Ромона*.

Полевые мыши из западной части ареала (*A. a. volgensis* .Ognev), обладая высокой восприимчивостью к лептоспирам *Ромона* (серовар *mozdok*), отличаются низкой инфекционной чувствительностью к этой инфекции. Лептоспироз у них, так же как и у многих других грызунов, протекает не остро, падеж никогда не отмечается. Лептоспироурия обычно начинается на 13—15-й день заражения и синхронно с ней возникают антитела. Зверьки остаются лептоспираносителями в течение 8—10 месяцев, т. е. практически пожизненно [Ананьина, 1974].

В природных очагах лептоспироза *Ромона* (*mozdok*) в пределах ареала полевых мышей везде основным носителем являются зверьки этого вида. Процент зараженных особей среди взрослых мышей достигает 40—50 и всегда бывает выше, чем у животных других видов. Обычно лесные и домовые мыши, обыкновенные полевки и другие грызуны оказываются носителями лептоспир только в тех биотопах, где они контактируют с полевыми мышами [Ананьин, 1971]. На Кавказе, где проводилось много исследований по природной очаговости, штаммы лептоспир *Ромона* были выделены от диких животных только в пределах ареала полевой мыши.

Передача инфекции от особи к особи осуществляется преимущественно водным путем. Возбудитель выводится с мочой зверька. Попав в благоприятные условия (сильно увлажненная почва, мелкие водоемы с нейтральной реакцией воды), лептоспиры могут существовать во внешней среде некоторое время, в течение которого возможно заражение здоровых зверьков. В южных районах с теплыми бесснежными зимами, где находится большинство природных очагов этого лептоспироза, эпизоотии среди полевых мышей наблюдаются круглый год, так как и зимой возможен водный путь передачи инфекции.

Сезонные колебания интенсивности эпизоотии незначительны и чаще всего определяются возрастным составом популяции. Зимой и весной среди зараженных зверьков преобладают мыши, родившиеся в конце лета и осенью. В начале лета интенсивность эпизоотии несколько понижается, так как в это время популяция пополняется молодыми зверьками, еще не успевшими заразиться. Пик эпизоотической кривой приходится на конец лета или начало осени, когда среди зараженных уже мало прошлогодних особей, но в значительном проценте поражены лептоспирозом молодые, родившиеся весной и летом. Поздней осенью



Рис. 26. Сезонные изменения хода эпизоотии лептоспироза среди полевых мышей (% зараженных зверьков)

А — относительная доля мышей разного возраста среди лептоспиросителей: 1 — зверьков, родившихся в июне — июле предшествующего года; 2 — родившихся в августе — сентябре предшествующего года; 3 — то же, в апреле — мае текущего года; 4 — то же, в июне — июле текущего года; 5 — то же, в августе — сентябре текущего года; **Б** — изменения относительной доли зараженных зверьков в различных биотопах: 6 — на заболоченных участках леса; 7 — на заболоченных лугах; 8 — на посевах

обычно интенсивность эпизоотии несколько понижается, так как к этому времени прошлогодние и родившиеся весной зверьки погибают или их становится очень мало, и в популяции преобладают молодые особи. Таким образом, на протяжении большей части года ход эпизоотии определяют особи, родившиеся в конце лета или начале осени, т. е. зверьки, поздно созревающие и отличающиеся относительно большой продолжительностью жизни. Недолговечные зверьки («эфмеры») в значительной степени определяют в короткий срок подъем эпизоотии (рис. 26, А).

Широта территориального распространения эпизоотии в разные сезоны различна. В Терско-Кумской низменности зимой заражённые зверьки встречаются только в оптимальных биотопах (увлажненные участки припойменного леса). Весной эпизоотия распространяется шире и охватывает население заболоченных открытых участков, где летом достигает высокой напряженности. Летом же, в период наибольшего подъема численности и подвижности полевых мышей, зараженные особи встречаются и на полях, расположенных недалеко от заболоченных мест. И, наконец, осенью территория, занятая эпизоотией, сужается (рис. 26, Б).

Интенсивность эпизоотии зависит от уровня численности полевых мышей и от количества выпадающих осадков в разные годы. Чем выше плотность населения, тем больше степень пере-

крытия индивидуальных участков инфицированных и здоровых животных, а следовательно, и величина риска заражения. В годы с большим количеством осадков создаются лучшие условия для передачи инфекта от особи к особи водным путем.

Оздоровление природных очагов лептоспироза, где основным носителем являются полевые мыши, целесообразно проводить в то время, когда эпизоотия сосредоточена только в оптимальных биотопах и не распространилась широко. Истребление полевых мышей проводят химическим методом. Отравленную приманку—зерно с 5%-ным фосфидом цинка рассеивают с самолета из расчета 3 кг на 1 га.

Полевые мыши там, где они достигают высокой численности, являются вредителями сельского хозяйства. Они подгрызают корни у молодых побегов кукурузы, овса, пшеницы. Особенно ощутим вред, приносимый этими мышами на полях, расположенных вблизи заболоченных мест, речных пойм, оврагов и т. п. Существенно вредят в лесном хозяйстве, уничтожая семена ценных пород деревьев [Темботов, 1962]. Поселяясь в скирдах, перегрызают и портят большое количество соломы и зерна [Кулик, 1951].

Род *Mus* Linnaeus, 1758

Включает по крайней мере 10 азиатских и 12 африканских видов. Мизон [Misonne, 1969] относит в эту группу роды *Mystromys*, *Coelomys*, *Muriculus*, *Hylonomys*, *Leggada*, *Mus* и объединяет все виды группы в три секции на основании строения и эволюции коренных зубов.

1. Секция *booduga* включает восемь азиатских видов: *M. imberbis*, *M. camini*, *M. booduga*, *M. musculus*, *M. cervicolor*, *M. pasha*, *M. triton*.

2. Секция *minutoides*—девять африканских видов: *M. minutoides*, *M. setulosus*, *M. gratus*, *M. birungensis*, *M. neavei*, *M. sorellus*, *M. tenellus*, *M. wamae*, *M. musculoides* и один азиатский вид — *M. platythrix*.

3. Секция *pahari*—четыре современных азиатских вида (*M. pahari*, *M. shortridgei*, *M. crociduroides*, *M. mayori*) и три ископаемых (*M. minotaurus*, *M. bufo*, *M. callewaerti*). Наиболее близкий род *Rattus*.

Зверьки рода *Mus* имеют небольшие размеры, длина тела не превышает обычно 100 мм; длина хвоста не менее $\frac{2}{3}$ длины тела. Морда относительно короче, а наружное ухо длиннее, чем у крыс. Окраска однотонная с преобладанием серых тонов. Остевые волосы развиты сравнительно слабо. Коренные зубы высококоронковые, с хорошо обособленными бугорками. Длина M_1 , как правило, превышает совместную длину M_2 — M_3 , передний корень M^1 полого направлен вперед; M^3 и M_3 значительно укор-

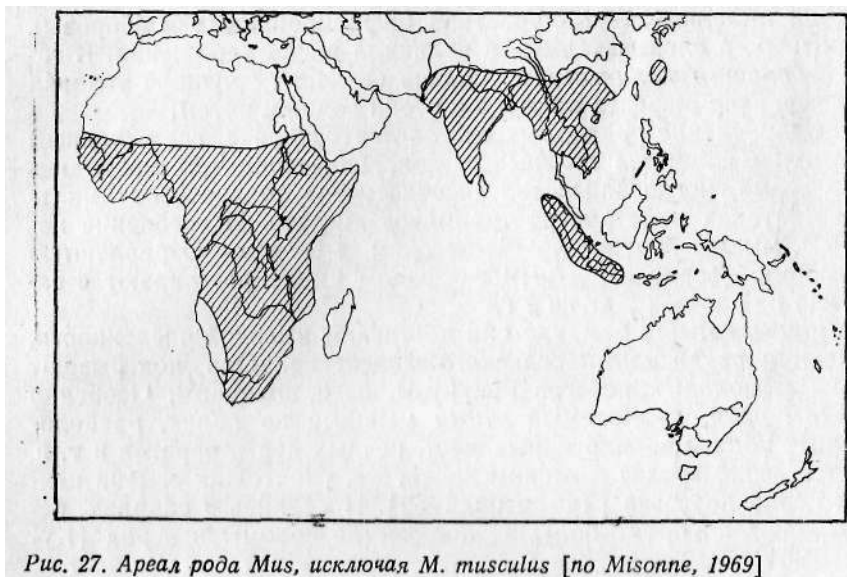


Рис. 27. Ареал рода *Mus*, исключая *M. musculus* [по Misonne, 1969]

рочены. Верхние резцы сравнительно сильно (сильнее, чем у крыс) сжаты с боков, на их задней поверхности имеется обращенный вниз ступенчатый выступ.

Населяют разнообразные природные биотопы южной части умеренного, субтропического и тропического поясов Старого Света (рис. 27), избегая пустынь и высокогорий.

Mus musculus Linnaeus, 1758 — домовая мышь

Домовая мышь — наиболее тесно связанный с человеком синантропный вид. Благодаря этому она заселила все материки и смогла проникнуть далеко на север, где может жить только в жилище человека.

Космополит. В Евразии практически заселяет весь материк. В СССР еще недавно отсутствовала в северной части Восточной Сибири от низовьев Енисея до Чукотки и Камчатки [Туликова, 1947], но за последнее время проникла во многие пункты на этой территории: в низовья р. Лены, Верхоянск, Среднеколышск [Тавровский и др., 1971; Романова, 1974]. Активно продвигается этот вид и в глубину тропической Африки [Misonne, 1969]. В горы поднимается до высоты 2000—3000 м над уровнем моря, но отсутствует в высокогорьях.

Домовая мышь встречается в жилищах человека во всех природных зонах, от тропиков до пустынь и тундр, как в сельских

населенных пунктах, так и в крупных современных городах. Заселяет все типы построек: жилые и подсобные, животноводческие, складские и т. п. помещения. В зданиях осваивает все этажи от подвалов до чердаков. Встречается на транспорте, куда попадает вместе с грузами и активно вселяется. Заселяет морские суда, главным образом пассажирские и сухогрузные, особенно те, где нет крыс. На рыболовных судах практически отсутствует [Карнаухова и др., 1962].

Кроме жилищ человека в южных районах живет и в природной обстановке. Степень синантропизма у домовой мыши в разных широтах различна. Выделяют три зоны [Туликова, 1947], где: 1) домовая мышь круглый год живет исключительно в домах человека; 2) она регулярно в летние месяцы выселяется из построек в окружающие приусадебные и естественные биотопы, но зимовать может только в жилище человека; 3) круглый год живет в природных условиях, заселяя одновременно и человеческие жилища (рис. 28). В последней зоне домовая мышь очень звритопна и встречается в самых разнообразных биотопах, а при массовом размножении доминирует среди мелких грызунов. Сер афинский [Serafinski, 1963] считает, что степень синантропизма можно использовать как экологический признак для выделения подвидов в Центральной Европе. На юге Европейской части СССР домовая мышь заселяет целинные степи, пески и полупустыни, луга, кустарниковые и бурьянные заросли в долинах рек, берега ериков, субтропическое побережье Черного моря; в горы поднимается до субальпийских лугов включительно, но выше встречается только в жилище человека; многочисленна на полях, засеянных зерновыми и пропашными культурами, приусадебных землях, в постройках [Шепотьев, 1975]. Осенью домовые мыши заселяют скирды и ометы, оставленные на убранных полях. В результате вселения и интенсивного размножения зверьков в этих объектах создаются популяции значительной плотности, имеющие важное эпизоотологическое и эпидемиологическое значение [Venables, Leslie, 1942; Кулик, 1951; Кучерук, Рубина, 1953; Rowe e. a., 1963; Gaisler, Zapletal, 1964].

В пустынях Средней Азии живет в оазисах по берегам арыков, на полях, в постройках [Солдаткин и др., 1959; Ким, 1960]. Но кроме оазисов домовые мыши здесь могут жить и в естественных биотопах: тугаях, тростниках по берегам рек, озер, морей, зарослях бурьянов и злаков среди песков. На юге Приаральских Каракумов с довольно большой плотностью заселяет небольшие котловины среди саксаульников с пухлыми солонцеватыми почвами на дне, изрезанном многочисленными и глубокими трещинами и покрытом густыми зарослями лебеды, петросимонии, мортука, солянок [Марин, Леонов, 1962]. В Калифорнии селится в тростниках на морском побережье и соленых

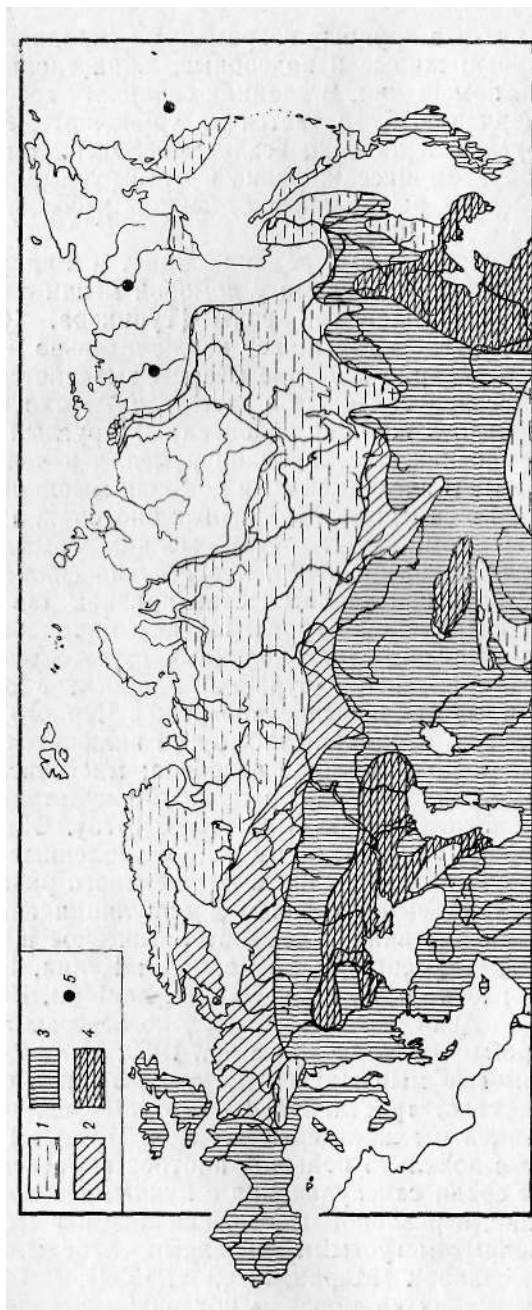


Рис. 28. Распространение *Mus musculus* во внутритропической Евразии [по Туниковой, 1947; Kischgik, 1965 с. добавлениями]

1 — обитание только в постройках человека; 2 — миграция части зверьков летом в естественные биотопы; 3 — обитание в естественных биотопах круглый год; 4 — доминирование мышей сре-

ди мелких млекопитающих при массовых размножениях; 5 — нахождение мышей в районах, где их до сих пор не было.

болотах [Green, Fertig, 1972]. В Южной Австралии постоянно живет в зарослях тростника [Newsome, 1969].

Домовой мыши свойственны значительные колебания численности. В Московской области (II зона) летом в бурьянах, на огородах, в полях пшеницы число мышей не велико и составляет 1,5—2,6 на 100 ловушко-суток, а в некоторые годы Мыши в этих биотопах могут отсутствовать. В III зоне, где наблюдаются вспышки массового размножения мышей, их численность достигает больших величин. Осенью 1956 г. в Нижнем Поволжье численность домовых мышей в природных биотопах достигала 18—26, а местами 50 зверьков на 100 ловушко-суток. В населенных пунктах она составляла 30—40 зверьков и больше на 100 ловушко-суток. При этом домовые мыши доминировали не только в населенных пунктах, но и в ометах соломы, в бурьяниках, на посевах кукурузы и жнивьях зерновых [Шелотьев, 1959]. В Ставропольском крае в 1957 г. в ометах соломы численность мышей достигала 38—58, в лесополосах — 25—56 зверьков на 100 ловушко-суток [Козлов, 1962]. В 1957 г. во время массового размножения мышей их численность осенью в постройках села достигала 91% попадания, в одном доме вылавливали до 476 мышей [Косминский, 1960, 1961]. В центральных районах Калифорнии в 1959—1960 гг. численность домовых мышей достигала 240—340 экземпляров на 1 га — 80% попадания [Pearson, 1963]. В Южной Австралии осенью (март — май) 1965 г. наблюдали вспышку размножения мышей, когда в одном омете выловили около 500 зверьков [Newsome, Crowcroft, 1971].

Вспышки массовых размножений домовых мышей повторяются несколько реже, чем обыкновенных полевых. В Предкавказье на протяжении 40 лет (1920—1960 гг.) наблюдалось пять вспышек высокой численности домовых мышей [Косминский, 1960; Козлов, 1962].

В периоды массовых размножений мелких грызунов в Европейской части СССР домовые мыши доминируют в степях предгорных районов Восточного Закавказья, степях Предкавказья, Сальских, Приазовских, Донских, степных районах Крыма, Волго-Ахтубинском районе и по всей Украине [Туликова, 1947; Кулик, 1963; Доброхотов, Мосолов, 1964].

На территориях, где домовые мыши в населении грызунов занимают второстепенное место и общая численность их ниже средней, на отдельных участках могут возникнуть очаги повышенной численности этого вида. Например, в Приаральских Каракумах в котловине площадью 2,5 га с июня по октябрь было поймано 320 домовых мышей [Марин, Леонов, 1962; Беседин, 1963]. В зарослях тростника на северо-западном побережье Аральского моря численность мышей осенью 1962 г. местами достигала 44 зверьков на 100 ловушко-суток [Малеев, 1966].

Сезонные, изменения численности мышей регулируются процессами размножения и смертности, протекающими с различной интенсивностью в разные периоды года. В природных биотопах умеренного пояса наиболее высокая численность домовых мышей наблюдается обычно в конце лета и осенью, а наименьшая — в конце зимы. Значительный подъем численности домовых мышей осенью отмечен и в Южной Австралии [Newsome, Crowcroft, 1971]. В начале лета численность увеличивается медленно, со второй половины лета, когда в размножение включаются сеголетки, она резко возрастает. Амплитуда сезонных колебаний численности может достигать 1,5—10—20 крат [Солдаткин и др., 1959; Козлов, 1962; Berry, 1968]. В населенных пунктах численность домовых мышей более устойчива, так как размножение там идет круглый год. В зоне, где мыши на лето выселяются в природные биотопы, на численность зверьков в домах влияет также процесс миграции. Обычно численность мышей в домах изменяется в течение года в 1,5—3 раза [Солдаткин и др., 1959; Щепотьев, 1959].

Кормом домовых мыши в основном служат семена диких и культурных растений, но существенную роль играет и пища животного происхождения. Широкий спектр кормов [Наумов, 1948] также способствовал развитию у вида синантропизма.

В Предкавказье мыши, живущие в природной обстановке, питаются семенами бурьянов, злаков, в полупустынных районах — семенами курая, кумарчика, кияка, в целинной степи — степных злаков, на полях — семенами пшеницы и других колосовых, кормовых и технических культур. Исследование содержимого желудков мышей в Калифорнии показало, что наиболее важным кормом являются семена щетинника, различных сорняков, культурных растений (кукуруза, пшеница, бобы, соя, сорго), но, кроме того, поедается много гусениц бабочек и насекомых [Whitaker, 1966]. В жилых помещениях мыши питаются разнообразными продуктами, которые находят в домах.

По данным экспериментальных исследований [Кулюкина, 1974], семена в рационе домовых мышей составляют в летнее и зимнее время соответственно 30—41%, животный корм — 26—35%, сочные корма (при отсутствии питьевой воды) — 44—24%. Из предложенных семян мыши предпочитали подсолнечник и просо, в небольших количествах поедали овес, пшеницу и кукурузу и совсем не ели ошелушенные желуди, сою и ячмень.

Количество поглощаемой с пищей энергии на единицу веса тела у домовых мышей значительно выше, чем у лесных и полевых мышей и рыжих и обыкновенных полевков. Процентное отношение обменной энергии к валовой энергии указывает на высокий уровень обмена веществ и несовершенство терморегуляции у домовых мышей [Кулюкина, 1974].

Обязательным условием для домовых мышей является наличие воды. Эксперименты показали, что за счет метаболизма пищи у них покрывается только 16% общей потребности в воде [Wood, Nichimura, 1968]. Лишенные воды и содержащиеся на сухом рационе зверьки гибнут. Общая потребность в воде составляет 3 мл в сутки. Постепенной адаптацией можно вдвое уменьшить потребление воды. При этом почти в два раза сокращается потеря воды с мочой и на 70% уменьшаются кожно-легочные потери [Haines e. a., 1973]. Поэтому большое значение для выживания домовых мышей в отсутствие питьевой воды имеет влажность воздуха. При 30° и влажности воздуха 80% мыши в эксперименте легко переносили лишение воды и влажного корма. В процессе последовательной адаптации к 60 и затем 40%-ной относительной влажности воздуха выжила почти половина зверьков. Но снижение относительной влажности до 30% привело мышей к гибели на 16-й день. Губительно сказывается на мышах и внезапное снижение относительной влажности с 80 до 40% [Haines, Schmidt-Nielsen, 1967].

В эксперименте мыши успешно восполняли отсутствие питьевой воды за счет сочного корма, и их среднесуточный рацион при свободном выборе корма содержал 48—60% воды [Кулюкина, 1974]. Изучение мышей, живущих на приморских болотах в Калифорнии, показало, что потребность в воде они удовлетворяют из различных источников: суккулентные растения, животная пища, роса, морская вода. Водного дефицита они не испытывают даже в засушливые периоды [Green, Fertig, 1972].

По способности переносить недостаток влаги домовая мышь уступает песчанкам и другим истинно пустынным животным, но имеющиеся у нее адаптационные возможности позволили ей освоить аридные области и проникнуть в пустыни всех материков, где она может существовать в местах, бедных водой, но с густой растительностью [Haines, Schmidt-Nielsen, 1967].

Домовые мыши достигают половозрелости в возрасте 8—10 недель, имея вес 10,6—12,5 г, и принимают участие в размножении в год своего рождения. Беременность длится около 20 (18—24) дней. В выводке от 1 до 13 детенышей, в среднем 6—7 [Наумов, 1948; Тупикова, 1947; Gibson, 1973].

Размножение домовых мышей в природных биотопах умеренного пояса приурочено к теплоте времени года. На юге Украины курганчиковые мыши (*M. m. hortulanus* Nordm) размножаются с апреля по октябрь, а в благоприятные годы до декабря [Наумов, 1940]. В Илийской котловине период размножения домовых мышей продолжается с марта по ноябрь [Фадеев, 1970]. В оазисе низовьев Амударьи в открытых стациях домовые мыши размножаются почти круглый год, только в январе не было отмечено беременных самок [Солдаткин и др., 1959].

В благоприятные годы с теплой зимой домовые мыши могут размножаться здесь и в зимнее время. Интенсивное размножение мышей зимой наблюдается в скирдах и ометах. В населенных пунктах в жилых отапливаемых помещениях домовые мыши размножаются круглый год во всех зонах, от пустынь до тундры [Туликова, 1947; Солдаткин и др., 1959; Щепотьев, 1959; Романова, 1970; Фадеев, 1970].

Сроки и продолжительность периода размножения домовых мышей в природных биотопах в основном определяются климатическими факторами и носят зональный характер. Интенсивность размножения определяется, как правило, благоприятностью условий конкретного года и места, главным образом температурой, запасами корма и наличием убежищ. Поэтому в разные годы интенсивность размножения может различаться в 2—3 раза для одних и тех же сезонов. В жилых домах интенсивность размножения мышей более постоянна, чем в природных биотопах, что связано со стабильностью условий. Отдельные же показатели интенсивности размножения часто бывают выше у зверьков, живущих в открытых биотопах. Например, величина выводка у мышей из природных местообитаний выше, чем у мышей из построек в том же районе, так в Иссык-Кульской котловине, соответственно 7 и 6 эмбрионов [Фадеев, 1970]. Максимальное число беременных самок в открытых биотопах достигало 50, а в постройках только 30% [Солдаткин и др., 1959].

Интенсивность размножения домовых мышей зависит также от плотности их населения и от конкретных отношений с другими экологически близкими видами.

В качестве убежищ домовые мыши используют естественные пустоты, трещины в земле, чужие брошенные норы, но также роют собственные норы. В постройках человека они устраивают небольшие гнезда из сухой травы, соломы или обрывков мягких материалов, которые можно найти в жилище человека. В природных биотопах мыши роют норы, используя трещины, старые ходы и, будучи слабыми землероями, предпочитают мягкую не сильно пересохшую почву [Newsome, Ш69]. Норы их относительно простые [Кондрашкин, 1950; Шкилев, 1958; Стариков, 1965]. По строению хорошо различаются летние и зимовочные норы. Летняя нора обычно состоит из одного хода протяженностью около 1 м, открывающегося на поверхности 1 или 2 отверстиями, и имеет, как правило, одну гнездовую камеру. Глубина летних нор от 15 до 33 см, а объем гнездовой камеры от 64 до 1500 см³. В камере обычно не гнездо, а подстилка. Зимние норы характеризуются большей глубиной — 35—100 см и большими размерами камер — 1700—30 000 см³. Гнезда в камерах крупные и в отличие от летних имеют хорошо выраженную структуру: наружный слой состоит из крупных стеблей раз-

личных трав, а внутренний оплетен из нежных, расщепленных на тонкие нити листьев злаков, тростника, рогозов. Особый вид зимнего убежища сооружает курганчиковая мышь (*M. m. hortulanus* Nordm) на Украине, на остепненных участках по Дунаю. Осенью из запасов семян, сложенных на поверхности и засыпанных сверху землей, складывается курганчик, под которым роется система ходов и устраивается гнездо. Диаметр курганчика достигает 100—140 см и более [Наумов., 1940, 1948; Fetetics, 1961].

Поиски концентрированного, но рассеянного в природе корма, требуют значительной подвижности зверьков. Средняя сумма суточной активности домовой мыши из жилого здания составляет в эксперименте 4,5—8,5 час. [Туликова, 1947; Туликова, Кулик, 1954]. В природных условиях мыши могут быть активны значительно дольше: 11,5—15,5 часов [Никитина и др., 1976]. Существенное влияние на продолжительность активности мышей оказывает температура внешней среды. При понижении температуры с 10—15° до 3—0,5° активность мышей в эксперименте сокращалась в 2—3 раза и составляла всего от 55 мин до 3 часов [Туликова, 1947]. В природе при очень жаркой погоде (36—43°) активность мышей также сокращается почти вдвое: до 7,0—8,5 час.

Домовые мыши — ночные животные. Основная активность у них приурочена к темному времени суток. Но иногда они бывают активны и днем. В эксперименте дневная активность составляла 3,8% всей суточной, при этом выходы из гнезда были непродолжительные, 5—20 мин. В природе наблюдаются более продолжительные дневные выходы, особенно у самцов — до 1 часа и больше (до 3 часов 39 мин). Ночная активность складывается из нескольких периодов (полифазная) значительной продолжительности. В эксперименте длительность одного периода, активности была 1 час 15 мин, а в природе — до .5 час. 43 мин у самки и 9 час. 11 мин — 12 час. 10 минут — у самца [Туликова, 1947; Туликова, Кулик, 1954; Никитина и др., 1976].

На распределение активности зверьков в течение суток влияют условия внешней среды, особенно освещение. При сумеречном освещении в полутемных помещениях мыши больше активны днем. Имеет значение также фактор беспокойства. В жилых помещениях активность мышей согласуется с ритмом жизни людей. Активная деятельность мышей вне убежища складывается из кормовой и деятельности по обследованию и охране своего участка. Наблюдения в природе за мечеными радиоактивными изотопами зверьками показали, „что по выходе из убежища они сначала исследовали территорию и обходили свой участок несколько раз, тратя на это 63%, времени. Кормовая

деятельность проявлялась преимущественно в ночные и предутренние часы и во второй половине периода активности, когда на нее тратилось до 88% времени [Никитина и др., 1976].

Размеры индивидуального участка у домовых мыши установлены только в лесополосах в северном Предкавказье, где их площадь у самцов максимум 1245 м², у самок 900 м² [Лаврова, Наумова, 1955], и в Калифорнии в районе Сан-Франциско, где средний размер индивидуального участка домовых мышей определен в 118—353 м² [Quadagno, 1968]. Непрерывные наблюдения за зверьками, мечеными Со⁶⁰, позволили установить площадь, используемую мышами в течение суток в пойме реки в полупустынной зоне Северного Прикаспия. В пойме Эмбы она была 1130—2230, на берегу Узень 1360—1850 м². Как видно, участок, используемый зверьком, невелик; например, на берегу р. Узень он имел длину около 200 м и ширину 5—22 м [Никитина и др., 1976]. Повторные поимки меченых зверьков ловушками обычно бывают на расстоянии 100—150 м, реже 300 м от места первой поимки. Только отдельных зверьков ловили на расстоянии 2—3 км [Шейнина, 1940; Лаврова, Наумова, 1955; Солдаткин и др., 1959; Никитина, 1971]. В постройках мыши, населяющие жилые помещения и чердаки, представляют разные, не смешивающиеся популяции [Adamczyk, Petruszewicz, 1966], т. е. они занимают довольно ограниченные площади.

В зоне, где домовые мыши только в летнее время живут в природных биотопах, им свойственны регулярные сезонные миграции. Весной часть зверьков выселяется из домов и хозяйственных построек в близлежащие сады, огороды, бурьянники, поля и другие подходящие местообитания. В городах мыши обычно летом выселяются из жилых домов в надворные постройки. Осенью происходит обратный процесс миграции из открытых биотопов в дома. Вселение мышей в жилые дома осенью происходит постепенно: каждое резкое понижение температуры вызывает волну вселений [Туликова, 1947]. Массовые направленные переселения домовых мышей осенью в населенные пункты описаны многократно [Шейкина, 1940 и др.].

В зоне, где мыши круглый год живут в природных биотопах, осенью также происходит частичное переселение зверьков в помещения и численность их в населенных пунктах возрастает как за счет размножения домовых популяций, так и за счет вселенцев. Не менее интенсивно, чем жилые дома, заселяются осенью мышами ометы и скирды после уборки зерновых. Там образуются значительные скопления зверьков и численность их достигает 10—24% и 38—54% попадания в ловушки [Кулик, 1951; Козлов, 1962; Щепотьев, 1975 и др.] или 10,8—13,7 зверьков в среднем на 1 тонну соломы [Newsome, 1971].

Образ жизни домашних мышей, живущих в природных биотопах, также имеет сезонные различия. Летом мыши ведут одиночный образ жизни и в норе, как правило, встречаются или взрослые одиночные зверьки или самка с выводком. В зимней же норе обычно собираются до нескольких десятков зверьков, чем достигается «групповая терморегуляция» [Туликова, 1947]. При раскопке зимой находили в одной норе до 23—29 мышей [Наумов, 1948; Кондрашкин, 1950].

Характерные паразиты домашней мыши — блохи. Их зарегистрировано только в пределах СССР 70 видов. Наиболее многочисленны представители родов *Ceratophyllus* (15 видов) и *Stenophthalmus* (10 видов). Имеются 4 специфических для домашней мыши вида блох: *Ceratophyllus mokrzeckyi*, *C. fidus*, *Leptopsylla segnis*, *L. sexdentata*. Наиболее массовые виды — *C. mokrzeckyi* и *L. segnis*; первая встречается преимущественно в естественных биотопах и связана с гнездом хозяина; вторая паразитирует главным образом на зверьках в постройках и проводит большую часть времени в шерсти хозяина [Иофф, Скалой, 1954; Ралль, 1960; Косминский, 1961]. Общий индекс обилия блох на домашних мышах, как правило, невелик. Например, в Волго-Ахтубинской пойме он был равен 0,2, что меньше, чем у других видов грызунов [Нефедова, 1958]. Индексы обилия блох на мышах в постройках значительно выше, главным образом за счет высокой численности *L. segnis* и достигают 7,0 [Косминский, 1960].

Численность блох *C. mokrzeckyi* на домашних мышах в природных биотопах дельты Волги имеет два сезонных пика: в марте и в ноябре—декабре, когда процент зверьков с блохами достигает соответственно 12,3; 15,6 и 9,8, а индексы обилия равны 0,7; 0,3 и 0,2. В эти периоды и в гнездах домашних мышей численность блох увеличивается и достигает в феврале 16,3, в декабре 11,5 блох в среднем на одно гнездо, а наибольший процент гнезд с блохами отмечен в феврале—марте (55,9 и 45,6%) и в ноябре—декабре (40,0 и 64,2%). В Волго-Ахтубинской пойме этот вид блох паразитирует на домашних мышах и в мелких населенных пунктах в жилье Человека. Максимум блох этого вида наблюдается в апреле [Колпакова и др., 1951].

Иксодовые клещи (сем. *Ixodidae*)—менее многочисленные паразиты домашних мышей и встречаются только на зверьках, обитающих в природных биотопах. В СССР у них отмечено 17 видов клещей родов *Ixodes*, *Haemaphysalis*, *Dermacentor*, *Rhipicephalus*, *Nyalomma* [Брегетова и др., 1955; Сердюкова, 1956].

На домашних мышах паразитируют главным образом личинки и в меньшем числе нимфы иксодовых клещей. Мыши — плохие прокормители клещей. Это связано с тем, что домашние мыши хорошо обороняются от нападающих клещей и успешно счесывают присосавшихся [Кучерук и др., 1955]. Поэтому индексы встречае-

мости и обилия клещей на домовых мышах обычно бывают очень низкими.

В лесополосах в черноземной разнотравно-злаковой степи Ставропольского края личинки и нимфы *Dermacentor marginatus* редко паразитируют на домовых мышах, индекс обилия составлял всего 0,009, т. е. был минимальным по сравнению с этим показателем для других видов грызунов, обитающих в лесополосах [Кучерук и др., 1955, 1956]. В Волго-Ахтубинской пойме на домовых мышах прокармливаются всего около 1,5% личинок и нимф *Rh. rossicus* и 13% личинок и нимф *D. marginatus*. Зверьки с личинками клещей составляют лишь 22,6—32,9% осмотренных, а индексы обилия достигают 0,4 для *Rh. rossicus* и 2,0 для *D. marginatus* [Нефедова, Никитина, 1958].

Гамазовые клещи (надсем. *Gamasoidea*) на домовых мышах в СССР представлены девятью видами; среди них есть специфический паразит домовой мыши, в массе встречающийся на курганчиковой мыши и в ее гнездах, — *Myolaelaps algericus*. Этот клещ распространен только там, где домовая мышь круглый год живет в естественных биотопах и на север доходит только до Воронежского заповедника. Остальные клещи широко паразитируют на различных видах мелких грызунов, особенно на крысах и мышах (*B. bacoti*, *H. musculi*, *Al. sanguineus*). В качестве переносчиков возбудителей болезней важны такие виды активных кровососов, как *H. hirsutus*, *H. glasgowi*, *Al. sanguineus*.

Краснотелки (сем. *Trombiculidae*) на домовых мышах немногочисленны и встречаются лишь на зверьках, живущих в естественных биотопах. Специфических видов нет, паразитируют те виды, которые распространены в данной области. Отмечено 47 видов главным образом родов *Leptotrombidium* и *Neotrombicula*. Встречаемость и индексы обилия этих паразитов на домовых мышах небольшие [Брегетова и др., 1955; Кудряшова, личн. сообщение].

В качестве паразитов домовой мыши зарегистрированы также железницы (сем. *Demodicidae*), волосяные (*Listrophoridae*), чесоточные (сем. *Acaridae*), хищные (сем. *Myobiidae*) и амбарные клещи (сем. *Tyroglyphidae* и *Glycyphagidae*).

У домовых мышей установлены возбудители следующих инфекций: лимфоцитарный хориоменингит, западный энцефаломиелит, клещевой энцефалит, аргентинская геморрагическая лихорадка, брюшной тиф, лихорадка цуцугамуши, клещевой риккетсиоз Северной Азии, везикулезный риккетсиоз, лихорадка Ку, бруцеллез, сальмонеллез, сибирская язва, чума, псевдотуберкулез, туляремия, листериоз, зризипелоид, лептоспирозы (*L. icterohaemorrhagiae*, *L. javanica*, *L. canicola*, *L. pomona*, *L. grippotyphosa*, *L. autumnalis*), спирохетозы, болезнь Чуза, кожный лейшманиоз, токсоплазмоз, гименолепидоз, трихинеллез, трихофития.

В природных очагах большинства инфекций домовые мыши выступают в основном как дополнительные и второстепенные носители возбудителей. Охотно используя чужие норы, мыши вступают в контакт с основными носителями и заражаются. Благодаря важным биологическим особенностям домовых мышей — способности поселяться на сельскохозяйственных землях, заселять поля зерновых и технических культур, накапливаться в скирдах и ометах и регулярно осенью мигрировать в человеческие жилища, они приобретают важное эпидемиологическое значение, образуя связующее звено между человеческими поселениями и природными очагами. Особенно велико значение домовых мышей в природных очагах чумы и туляремии, а также в очагах везикулезного риккетсиоза и лимфоцитарного хориоменингита.

В природных очагах чумы домовые мыши являются второстепенными носителями и только в периоды их повышенной численности вовлекаются в эпизоотии чумы, протекающие в популяциях основных носителей (песчанки, суслики, сурки и др.).

Наиболее широкие эпизоотии чумы среди домовых мышей регистрировались в пойме р. Урал (1946, 1958 гг.), в Волго-Ахтубинской пойме (1937—1938 гг.). Эти эпизоотии отличались высокой интенсивностью, охватом обширной площади и глубоким проникновением за пределы коренной территории пустынного (или полупустынного) природного очага [Фенюк и др., 1959, 1962].

Эпизоотия чумы на левобережье придельтовой зоны Урала в 1958 г. охватила территорию до 250 тыс. га; от домовых мышей за период с 10.V по 20.X выделено 56 культур чумного микроба и от блох, собранных с этих зверьков и из их гнезд, — 26 культур. Эпизоотия протекала при высокой численности домовых мышей, достигавшей в природных биотопах поймы 20—40—60%, а в населенных пунктах 10—20—30% попадания. В результате такой высокой численности усилился контакт домовых мышей с большими песчанками в их совместных поселениях на границе поймы и пустыни. Среди больших песчанок в 1957 и 1958 гг. протекала эпизоотия чумы, поразившая и прпуляцию домовых мышей в пойме [Фенюк и др., 1962].

В других случаях, повав в популяцию домовых мышей, чумной микроб не распространяется столь широко и выявляются лишь отдельные больные зверьки. Во время разлитой эпизоотии чумы среди больших песчанок, охватившей в 1961 г. значительные территории Северного Приаралья и Северных Кызылкумов, наблюдалась повышенная численность домовых мышей как в населенных пунктах, так и в зарослях тростника по берегу Аральского моря и в пойме Сырдарьи. На этом фоне в двух поселках в январе 1962 г. от домовых мышей выделены три культуры чумы. Благодаря проведенной в населенных пунктах дера-

тизации дальнейшего развития эпизоотии среди домовых мышей не было [Еремицкий и др., 1963].

Обычно эпизоотии чумы среди домовых мышей развиваются осенью и зимой, когда их численность значительно возрастает в результате размножения, а также происходит активная концентрация зверьков в стогах, ометах, жилых домах и т. п. Контакты домовых мышей с основными носителями чумного микроба усиливаются в осеннее время в связи с увеличением подвижности и сезонными миграциями мышей. В это время учащаются посещения домовыми мышами нор других грызунов, главным образом песчанок. Возрастает также паразитарный контакт через блох между песчанками и домовыми мышами. В Илийской котловине песчаночьи блохи *Xenopsylla* на домовых мышах в среднем составляли 11,6%, а осенью 37,5% [Фадеев, и др., 1967].

Но иногда такие условия создаются и летом и эпизоотия, развивается значительно раньше. Например, в пойме р. Урал в 1958 г. эпизоотия чумы среди домовых мышей была зарегистрирована уже в мае и продолжалась непрерывно до октября [Фенюк и др., 1962].

Домовая мышь относится к I группе высоковосприимчивых и высокочувствительных к микробу туляремии животных [Олсуфьев, Дунаева, 1960]. В зоне, где домовые мыши доминируют при массовых размножениях или достигают значительной плотности в естественных биотопах, они являются носителями возбудителя туляремии. В степных очагах туляремии домовая мышь, входит в число основных носителей, а в тугайных очагах—в число дополнительных носителей возбудителя этой инфекции [Олсуфьев, Дунаева, 1970].

Степные очаги туляремии полигостальны и поливекторны. Они приурочены главным образом к балкам и оврагам, поросшим кустарниками, где в степи концентрируются мышевидные грызуны, в том числе и домовые мыши и иксодовые клещи. Домовая мышь наряду с обыкновенной полевкой является основным носителем возбудителя. Эпизоотии среди домовых мышей развиваются в периоды их повышенной численности. Обычно эпизоотии приурочены к холодному времени года, и начало их связано, с осенним переселением зверьков в помещения и концентрацией в скирдах и ометах. В результате миграционных процессов, а также как следствие летнего размножения зверьков, резко повышается численность и значительно усиливаются контакты зверьков.

Вселение мышей в дома, ометы и т. п. объекты «приближает» эпизоотию к человеку, поэтому эпидемиологическая роль домовых мышей в степных очагах чрезвычайно велика. С ними связаны бытовые и производственные «мышинные» вспышки заболеваний туляремией, при которых заражения людей происходят в

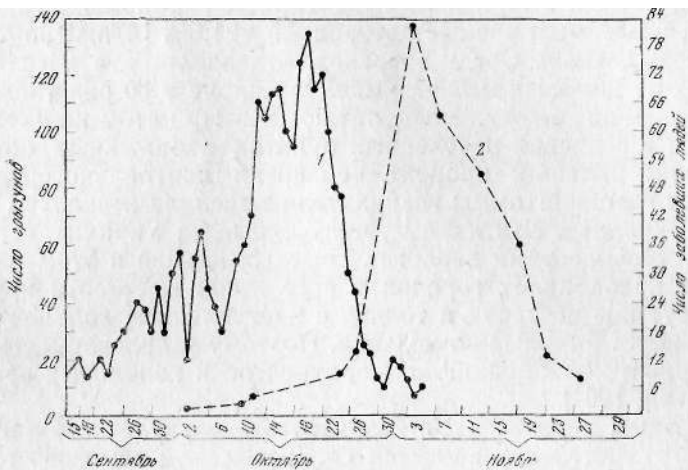


Рис. 29. Колебания численности домашних мышей в жилищах и изменение заболеваемости туляремией людей [по Майскому, 1960]

1 — число пойманных за сутки мышей; 2 — число заболевших людей

основном алиментарным и контаминационным путями. Описаны многочисленные вспышки заболеваний людей туляремией, наблюдавшиеся в годы высокой численности домашних мышей в Волгоградской, Ростовской, центральных областях РСФСР, Ставропольском крае, на Украине, в Молдавии [Майский, 1960; Максимов, 1960; Олсуфьев, Дунаева, 1970]. Развитие вспышки заболеваний обычно идет вслед за волной вселения мышей в постройки, и кривая заболеваемости повторяет форму кривой численности мышей в населенном пункте (рис. 29).

Тугайные очаги туляремии тоже полигостальны и приурочены к лесокустарникам в долинах пустынных рек. Основными носителями возбудителя служат зайцы-песчанники и гребенщикове песчанки. В периоды повышенной численности домашних мышей, обитающих в тугаях, они вовлекаются в эпизоотии (второстепенный носитель). При миграциях в населенные пункты мыши заносят туда инфекцию. Последним определяется важная эпидемиологическая роль домашних мышей в этих очагах. Заражения людей происходят при непосредственном контакте с трупами павших в пределах жилища домашних мышей, загрязненными их экскрементами продуктами или сырьем, например хлопком, хранившимся долгое время в скирдах [Шеглова, 1958].

В очагах лимфоцитарного хориоменингита, встречающегося главным образом в населенных пунктах, домовая мышь является основным источником инфекции для человека. Зараженность

домовых мышей вирусом лимфоцитарного хориоменингита достигает, по данным разных авторов, 15—21,5% [Armstrong, 1942; Гайдамович, 1958]. Среди зверьков, отловленных в населенных пунктах, от домовых мышей выделяли вирус в 10 раз чаще, чем от других видов мелких млекопитающих. При этом на окраинах города и в сельских населенных пунктах зараженные объекты составляли больший процент, чем среди центральных городских. В центре города штаммы возбудителя выделяли несколько реже, чем на окраинах. Эти данные, полученные на Украине, согласуются с особенностями экологии домовых мышей в этом районе, которые на окраинах городов и в сельской местности круглый год живут вне построек и только с наступлением холодов часть их мигрирует в жилые помещения. Поэтому заболеваемость лимфоцитарным хориоменингитом приурочена к холодному времени года [Леви, 1964].

Основным переносчиком возбудителя везикулезного (оспоподобного риккетсиоза) является специфический гамазовый клещ домовых грызунов — *Allodermanyssus sanguineus*. От этих клещей неоднократно выделяли штаммы риккетсий [Кулагин, Земская, 1953; Леви и др., 1954; Здродовский, Голиневич, 1972]. Доказана трансвариальная и трансфазовая передача возбудителя в процессе развития клеща [Киселев, 1954]. Основной теплокровный носитель риккетсий — домовая мышь наряду с серой крысой, на которой также паразитируют указанные клещи. Штаммы возбудителя выделены от домовых мышей, отловленных в домах, где были заболевания людей. Очаги везикулезного, риккетсиоза встречаются в городах и населенных пунктах, где имеется повышенная численность синантропных грызунов, в частности домовых мышей. Заболеваемость наблюдается круглый год, но максимум ее приурочен к весенне-летним месяцам — времени, когда наиболее интенсивно идет размножение домовых мышей. Поэтому основным мероприятием для ликвидации заболеваемости везикулезным, риккетсиозом и для предупреждения таких заболеваний является уничтожение грызунов, и в первую очередь домовых мышей, и их эктопаразитов в жилых помещениях [Леви и др., 1954].

Возбудитель псевдотуберкулеза (дальневосточной скарлатиноподобной лихорадки), распространен главным образом среди синантропных грызунов, но зарегистрирован также и у различных диких животных в природных биотопах [Сурков, Гайдукова, 1972]. Во Владивостоке от домовых мышей выделяли в среднем 6,2 культуры псевдотуберкулёзного микроба на 1000 исследованных зверьков, от черных крыс — 5,8, от серых крыс — 5,7. Особенно велика была зараженность чёрных крыс и домовых мышей на пищевых объектах. Наиболее часто псевдотуберкулез среди домовых мышей регистрируется в зимне-весенние месяцы. В этот

же период наблюдается сезонный пик заболеваемости людей [Григорьян и др., 1974]. Большинство исследователей считают источником заражения человека синантропных грызунов и в первую очередь домовых мышей, которые, заселяя в зимнее время жилые и хозяйственные постройки, загрязняют продукты фекалиями, содержащими микробы [Сомов, 1974; Григорьян, 1974; Знаменский, 1975].

Домовые мыши являются носителями лептоспир в основном серогруппы *Hebdomadis* (серовар *sejro*). Из 260 штаммов лептоспир, выделенных от этого вида грызунов, 212 (80%), относятся к указанной сергруппе [Ананьин, 1971]. Природные очаги лептоспироза *Hebdomadis* с основным носителем возбудителя — домовою мышью — установлены в Азербайджане, в Северном Казахстане, в Таджикистане [Карасева, 1962а, 1963; Карасева и др., 1962; Таги-Заде, Алекперов, 1970]. Все эти районы расположены в той части ареала домовою мыши, где зверьки постоянно живут в природных условиях. Очаги приурочены к увлажненным биотопам: берегам озер, долинам рек, где домовые мыши доминируют в населении мелких млекопитающих. В Северном Казахстане и равнинной части Алтайского края зараженные лептоспирозом зверьки в популяции домовых мышей составляли 16,5% [Карасева, 1962а]. В Азербайджане, близ Ленкорани, эпизоотия лептоспироза среди домовых мышей регистрировалась в течение трех лет [Таги-Заде, Алекперов, 1970]. Зараженные зверьки отмечались в течение всего года, но процент их был значительно выше весной (11,8) и летом (18,2), чем осенью (8,4). Роль домовых мышей как источников заражения человека в очагах этого лептоспироза не установлена.

***Micromys minutus* Pallas, 1771—мышь-малютка**

Самый мелкий представитель группы мышей, длина тела до 70 мм (2п=68). Распространена клееной зоне (преимущественно в южной части) и лесостепи, а также в соответствующих поясах гор от восточных Пиренеев до Хингана, Японии, северной части Монголии, северо-восточной Индии и Вьетнама (рис. 30).

Несмотря на широкое географическое распространение мыши-малютки, численность ее наибольшей части ареала ничтожна, и она относится чаще всего к редким видам. В СССР более обыкновенна она на Дальнем Востоке, в Забайкалье, предгорьях Алтая и Саян, Закарпатье. Наиболее многочисленна на Дальнем Востоке в Хабаровском и Приморском краях, где может занимать одно из первых мест среди других грызунов, составляя 30—40% в уловах их.

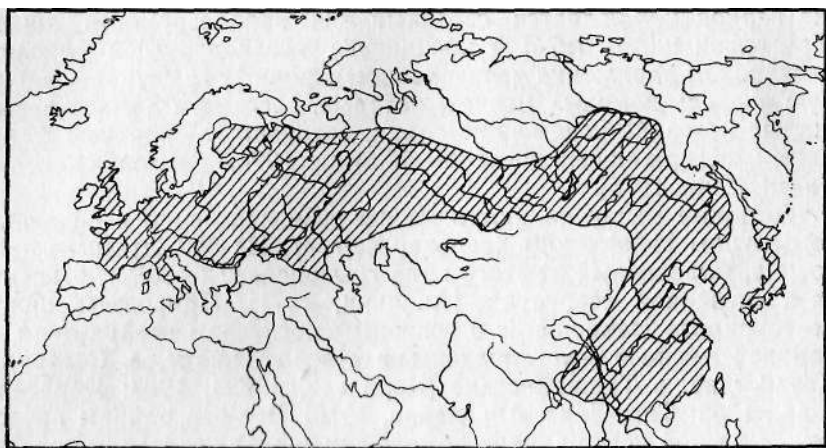


Рис. 30. Ареал *Micromys minutus*

На всем протяжении ареала наиболее обычна мышь-малютка в долинах рек. Селится этот зверек в зарослях высокой травы, бурьянах, на посевах, травянистых вырубках, в редких кустарниках, избегает сплошных лесных массивов [Громов и др., 1963].

Связь с высоким травостоем объясняется характером гнезд мышей-малюток. В теплое время года они строят из травы шарообразные гнезда, которые подвешивают к стеблям растений или располагают на земле в углублениях почвы. В местах повышенной численности этих грызунов (Приморье) на 1 га можно найти 200—300 таких гнезд [Слепцов, 1947]. На зиму малютки обычно переселяются в скирды или бурьянники. В последних зимой живут в подснежных гнездах или в несложных норах, видимо, построенных другими грызунами и брошенных ими. В скирдах на Дальнем Востоке численность мышей-малюток бывает высока, они составляют до 65—90% всего населения грызунов. Мыши-малютки занимают верхнюю часть скирда, в нижней живут другие виды грызунов — полевки, полевые мыши и др., с которыми они конкурируют и даже подвергаются прямому истреблению [Слепцов, 1947; Rowe, Taylor, 1964].

Колебания численности мышей-малюток определяются в основном метеорологическими условиями. Неблагоприятная погода оказывает на численность мышей-малюток большее влияние, чем на других грызунов. Повышенная их гибель наблюдается в дождливые сезоны и в малоснежные зимы, много зверьков погибает во время паводков и наводнений, а также при весенних палах травы и при уборке полей комбайнами. Мыши-малютки на-

чинают размножаться после весеннего выселения их из скирд, в апреле или мае. Наибольший процент беременных самок бывает обычно в июне—июле. Основная масса зверьков прекращает размножаться в августе—сентябре, но беременные самки могут встречаться и позже (в Приморье до декабря), число их больше в годы с сухой теплой осенью. За лето самка приносит два, реже три выводка. Число детенышей в помете у старых самок 5—8, у молодых 3—5. Обмен популяции осуществляется за год, большая часть зверьков живет всего 2—3 месяца [Слепцов, 1947].

Основу питания мышей-малюток составляют семена диких и культурных растений, преимущественно злаков. В летнее время зверьки употребляют в пищу, кроме того, вегетативные части растений и насекомых. Зверек очень прожорлив, за сутки съедает примерно 5 г зерна.

По характеру суточной активности мышь-малютка отличается от зверьков р. *Apodemus* более частыми выходами в дневное время. В течение суток бывает до 12 периодов активности продолжительностью от нескольких секунд до 1 часа 50 мин. Общая продолжительность активности невелика, от 3 до 6 часов [Туликова, Кулик, 1954].

Эктопаразитов на мышши-малютке мало, так как ее воздушные гнезда служат неблагоприятной средой для развития и концентрации блох и клещей. Специфических видов она не имеет. В очагах клещевого энцефалита и туляремии на мышшах-малютках встречаются личинки иксодовых клещей — переносчиков, этих инфекций, но благодаря незначительной численности зверьков они не имеют какого-либо значения в поддержании популяций клещей.

Мышь-малютка может вовлекаться в эпизоотии природноочаговых инфекций, протекающие на других грызунах, но самостоятельного значения на большей части своего ареала не имеет из-за низкой численности. У мышшей-малюток обнаружены возбудители лептоспироза, туляремии, чумы, эризипелоида, лимфоцитарного хориоменингита. Есть предположения о заражении их риккетсиями Бурнети и токсоплазмами. Заражение чумой мышшей-малюток в нашей стране не наблюдалось, выделены культуры чумы от этого вида в Китае, провинции Юньнань, где ее считают дополнительным носителем чумы. По восприимчивости и чувствительности к туляремии мышши-малютки относятся к I группе [Олсуфьев, Дунаева, 1960; 1970; Ралль, 1960; Шеханов, 1970].

Мыши-малютки являются носителями *Leptospira bataviae*. Большие эпизоотии этого лептоспироза бываю на рисовых полях в Италии и Болгарии. В СССР эти лептоспиры обнаружены в Белоруссии, Ярославской обл., в Северном Казахстане и Алтае, при этом в Белоруссии они сопровождалась заболеваниями людей [Ананьин, Карасева, 1961; Ананьин, 1971]. Эпидемиологиче-

ское значение этот вид может иметь только в тех районах, где образуются большие скопления зверьков в скирдах; можно предполагать, что там они наряду с другими грызунами могут вызывать обмолотные вспышки туляремии.

В Приморье, где численность мышей-малюток значительна, возможно их участие в поддержании очагов японского энцефалита, так как она занимает типичные Стации дневок комаров-переносчиков этого заболевания.

Учет численности мышей-малюток проводится, как и других видов мелких грызунов, по попаданию в ловушки-плашки и канавки; в местах, где они обильны, возможен подсчет их наземных гнезд. В скирдах их численность оценивается по числу добытых зверьков при переборке. При этом следует учитывать, что в скирды зверьки переселяются с большой территорией.

Род *Rattus Fischer, 1803* — обыкновенные крысы

Мелкие грызуны величиной, как правило, от домово́й мыши до белки, весом от 30 до 500 г, длиной тела от 70 до 300 мм; некоторые виды более крупные (средней величины). Все они имеют длинный редковолосистый хвост, крупные глаза, большие или средней величины ушные раковины. Почти все — хорошо лазающие ночные зверьки.

Объем рода *Rattus* трактуется далеко не однозначно: Моррис [Morris, 1965] относит к нему 137 видов, Андерсон, Джонс [Anderson, Jones, 1967]—120, Ю. М. Ралль [1960] упоминает о 550 формах этого рода. В последней сводке о Muridae Старого Света [Misonne, 1969] принята следующая система. *Rattus* — это один из трех отделов (Division) подсемейства Murinae, который представляет центральную линию эволюции подсемейства. Отдел состоит из шести групп, каждая из которых объединяет близкие роды или подроды. Одна из них — это группа (род в данном случае) *Rattus*, состоящая из четырех подродов. В подроде *Rattus* имеется шесть австралийских видов и восемь западных (к последним относятся наиболее известные *R. norvegicus*, *R. rattus*, *R. exulans*, *R. rattoides* = *R. turkestanicus*). В подроде *Stenomys* имеется восемь видов, распространенных на о-ве Новая Гвинея, в Австралии и на ближайших к ним островах. В подроде *Leopoldamus*—девять видов из Юго-Восточной Азии и в подроде *Bullimus* — 11 видов из Юго-Восточной Азии, Больших Зондских и Филиппинских островов.

Rattus — очень разнообразная группа сравнительно с другими млекопитающими. Возможно, что это связано с относительной ее молодостью: она произошла в начале четвертичного периода в Юго-Восточной Азии, в плейстоцене крысы *Rattus* проникли в Австралию и, видимо, начали распространяться на запад —

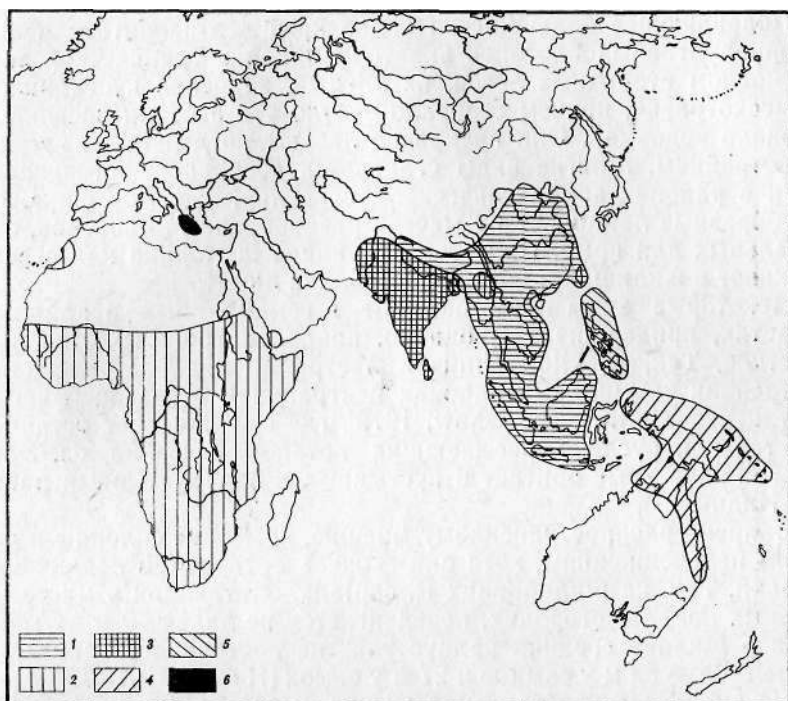


Рис. 31. Распространение различных групп *Rattus*, исключая *R. rattus*, *R. norvegicus*, *R. exulans* [по Misonne, 1969]

1 — *Maxomys*; 2 — *Praomys*; 3 — *Millardia*; 4 — *Uromys*; 5 — *Apomys*; 6 — *Kritimys*

в Африку [Ралль, 1960; Thenius, 1972]. В тропической Африке Имеется очень богатая фауна крыс, относящихся не к роду *Rattus*, а к другим разнообразным родам. Так, известные африканские носители чумы — многососковая крыса (*R. natalensis*=*R. coucha*) и крыса Кайзера (*R. kajseri*) сейчас относятся, соответственно, к специфическим африканским родам *Mastomys* и *Aetomys*.

Естественный ареал рода находится в жарких странах Азии. Наиболее богатую фауну крыс имеют тропические области Юго-Восточной Азии вместе с Индонезией и Индией (рис. 31). Многие виды крыс склонны к обитанию в поселениях людей, в результате наиболее синантропные виды смогли распространиться с помощью человека далеко за пределы своего естественного ареала. Так, серая крыса и черная крыса стали почти космополитами, а полинезийская крыса распространилась по всем островам Тихого океана.

Подавляющее большинство видов крыс—это обитатели высокопродуктивных биотопов экваториальной и тропической зон, в основном вторичных лесов, их опушек, зарослей кустарников и высокотравья, причем особенно охотно эти зверьки поселяются около водоемов. Они прекрасно лазают по деревьям, кустам и постройкам. Многие виды становятся особенно многочисленными в районах земледельческого освоения, где формируются своеобразные ландшафты с массой разнообразных биотопов, оптимальных для крыс. При этом ряд видов постоянно или сезонно живет в жилищах и других постройках людей.

Некоторые виды крыс обитают в семиаридных и аридных областях, придерживаясь, однако, наиболее богатых жизнью участков. Так, *R. vilosissimus* в Австралии распространена во внутренних засушливых районах центральной и северной части континента [Collins, Bradshaw, 1973], где она населяет останцовые горы и русла пересыхающих потоков бассейна оз. Эри. Много видов крыс обитает в пустынных и полупустынных районах Индии.

Вопреки распространенному мнению, крысы не склонны к далеким передвижениям, хотя они — очень активные и подвижные зверьки. Так, на Филиппинах *R. exulans*, обитающая в массе на рисовых полях и огородах, передвигается не далее 40 м от гнезда, а в Малайе средний радиус участка постоянного обитания *R. melta* — 32 м у самцов и 27 м у самок [Ноерре, 1973].

По типу участков обитания можно выделить три группы видов крыс — обитатели деревьев, наземные виды и виды обоих ярусов. Виды второй и третьей групп могут жить на полях, огородах, в жилье человека.

Крысы в целом относятся к растительноядным животным, склонным к полифагии. Последнее выражается в том, что они охотно поедают различных беспозвоночных, а при случае птиц, мелких млекопитающих и падаль. Листья потребляют неохотно, предпочитая плоды, побеги и стебли, содержащие много питательных веществ.

Размножение всех крыс замечательно своей интенсивностью: короткая беременность (20—27 дней), быстрое половое созревание (у *R. assimilis* 1,5 месяца для самок и 2,5 для самцов), многократная беременность (4—8 выводков за год), большое число детенышей в одном помете (до 15 у пасюка). Годовая смертность популяции достигает 95%, но в результате интенсивного размножения ее численность остается постоянной. Значительная скорость обновления популяции обуславливает возможность быстрой генетической адаптации к меняющимся условиям среды. По той же причине разовое истребление крыс неэффективно — стоимость борьбы не окупается из-за непродолжительности периода низкой численности.

Крысы — это основные вредители самых разнообразных ценностей хозяйства человека, преимущественно продуктов сельского хозяйства — зерна, технических культур. Так, на полях островов Океании крысы питаются главным образом кокосовыми орехами и приносят ощутимый вред плантациям, а там, где пальм нет, потребляют в большом количестве фрукты или сахарный тростник. На юге Средней Азии туркестанская крыса наиболее многочисленна во фруктовых садах и хранилищах фруктов [Аллабергенов, 1974].

В целом ущерб от крыс складывается из фактического вреда, заболеланий людей и скота, затрат на истребление крыс и на мероприятия по охране от них объектов. Наиболее весомы продовольственные потери. Во всем мире крысы уничтожают до 33 млн тонн пшеницы и риса в год. Стоимость потерянного из-за крыс продовольствия оценивается в Англии в 15 млн фунтов стерлингов в год, в США — в 300 млн долларов, во Франции — 200 млн франков [Deoras, 1975].

Среди эктопаразитов крыс наибольшее медицинское значение имеют блохи и краснотелковые клещи. Поэтому они изучены лучше других групп. Видовое разнообразие тех и других весьма значительно. Это связано с тем, что при высокой подвижности и склонности к хищничеству крысы прокармливают много как неспецифических видов кровососов, так и форм, специфичных для разнообразных млекопитающих.

Среди крысиных блох наиболее известна *X. cheopis*, распространившаяся вместе с серой и черной крысами по всему свету из Юго-Восточной Азии — своей первоначальной области обитания. Другая блоха крыс Восточной Азии — *Ceratophyllus (Monopsyllus) anisus* — до сих пор встречается преимущественно в этой области (юг Восточной Сибири, Япония, С.-В. и Восточный Китай); в пределах СССР эта блоха сравнительно малочисленна, но уже на юге Приморья, п-ве Корея и Японии это — многочисленный вид. Гораздо шире распространена третья специфическая блоха крыс — *C. fasciatus*, которая по численности нередко превосходит *X. cheopis*; она характерна для регионов умеренного климата (например, Украина, Хабаровский край, Дальний Восток), тогда как в С.-В. Китае уже доминирует *X. cheopis*. Все эти блохи доминируют на крысах, обитающих в городах и сельских поселках, тогда как за их пределами на крысах доминируют блохи диких мышевидных грызунов [Kucheruk, 1965]. Среди паразитов крыс, не встречающихся в пределах СССР, важное эпизоотологическое значение имеют *C. wualis* и *C. nicanus* — паразиты крыс Восточного и Юго-Восточного Китая, *X. brasiliensis* — крыс тропической и Южной Африки, *X. astia* — крыс Ирана, Индии и прилежащих стран, *X. hawaiiensis* — крыс Гавайских островов.

Из гамазовых клещей специфическими паразитами крыс *p. Rattus* являются *Ornithonyssus bacoti*, *Laelaps nuttalli* и *L. echidnicus*; два первых встречаются преимущественно на серой крысе [Земская, 1973]. Кроме того, на крысах зарегистрировано много видов гамазид как полизооидных, так и специфичных для других зверьков (всего 19 на крысах фауны СССР).

На трех видах крыс фауны СССР зарегистрировано 11 иксодовых клещей и 22 вида краснотелок, среди которых нет видов, специфичных для этих грызунов [Брегетова и др., 1965].

Крысы и их специфическая блоха *X. cheopis* — самые известные носители возбудителя чумы; с ними связывается обострение эпидемической ситуации в жарких странах всего мира в первой половине XX в. Прежние пандемии чумы также в значительной мере были связаны с этими животными.

По нашему мнению, можно выделить несколько типов очагов чумы по значению крыс в циркуляции микроба.

1) Истинно крысиные очаги, в которых как природные, так и антропоургические очаги существуют в основном или исключительно благодаря этим грызунам; они распространены в странах экваториального и тропического климата (Юго-Восточная Азия, тропическая Африка, Гавайские острова). Имеется два подтипа очагов, различающиеся по обилию и разнообразию видов крыс — носителей чумы: а) Полигостальные очаги, в которых разнообразные виды крыс наряду с другими млекопитающими являются как основными, так и второстепенными носителями чумы как в естественных, так и в антропоургических ландшафтах (Индонезия, Бирма, Кампучия, Юго-Восточный Китай); например, в Индонезии энзоотию чумы поддерживают массовые грызуны *R. exulans*, *R. tiomanicus*, *R. rattus*, *R. niviventer* и их блоха *X. cheopis*. В Бирме чуму хранят *R. rattus*, *R. norvegicus*, *R. exulans*, *R. losea*, *R. concolor*. б) Олигостальные очаги, в которых основными носителями чумы являются только крысы одного—трех видов. Так, во многих областях Африки южнее Сахары только два вида крыс — автохтонная многососковая крыса *Mastomys natalensis* и интродуцированная черная крыса — являются основными носителями; переносчики — *X. cheopis* и *X. brasiliensis*. На Гавайских островах энзоотию поддерживают автохтонная *R. hawaiiensis* вместе с островным видом блох *X. hawaiiensis*.

2) Псевдокрысиные очаги, где крысы не служат основными носителями возбудителя в природных очагах, а являются только второстепенными, хотя они имеют важное значение при обострении эпизоотии, перенося возбудителя из природных очагов в жилище человека. Так, в очагах Индии, Восточного и Северо-Восточного Китая, в ряде областей Южной, Центральной

и Северной Америки крысы серая (на западе США и Северо-Востоке Китая) и черная (в остальных, более южных странах) часто вовлекаются в эпизоотии, протекающие среди основных носителей (пушистые крысы и песчанки в Индии, даурский суслик в Северо-Восточном Китае и др.) Возможно, что аналогичная ситуация имеется в Северной и Западной Африке [Варшавский и др., 1971].

3) Вторичные крысиные природные очаги чумы, возникшие в результате проникновения и укоренения в данной стране видов паразитарной системы чумы. Известны на Мадагаскаре, где интродуцированные черные крысы живут ныне как типичные дикие грызуны и выступают в роли основного носителя чумы [Козакевич и др., 1973]. Возможно, что к этому же типу, а не ко второму, относятся крысиные природные очаги чумы на Гавайских островах.

Лихорадка Ласса — недавно обнаруженное острое вирусное очень контагиозное заболевание людей в тропиках Западной Африки. Основной носитель — многососковая крыса (*R. natalensis*=*Mastomys coucha*=*M. natalensis*). Это зверек размером с полуденную песчанку, широко распространенный по всей Африке южнее Сахары. Обитает в разнообразных биотопах (саванны, древесные и кустарниковые заросли, вырубki, плантации, жилые и хозяйственные постройки), экологически замещая домовую мышь. Она связывает дикие и синантропные популяции грызунов при сезонных миграциях из открытых стадий в закрытые. В хижинах земледельцев обитает по 4—10 особей в каждой. Во многих популяциях вида бывают массовые размножения. Считается, что заражение человека от многососковой крысы является непосредственной первопричиной эпидемических вспышек лихорадки Ласса. Циркуляция вируса среди крыс происходит, как предполагают, или аэрогенным путем, или с помощью гамазовых клещей. В Сьерра-Леоне вирус выделен из органов 10 из 46 многососковых крыс. Очаги лихорадки Ласса обнаружены пока что только в Нигерии, Либерии и Сьерра-Леоне, но предполагается, что они распространены в Африке столь же широко, как и *M. natalensis* [Ладный и др., 1973].

Будучи в большинстве своем наземными зверьками влажных биотопов, крысы часто являются носителями патогенных лептоспир. Виды, обитающие на деревьях, бывают заражены лептоспирами очень редко [Smith e. a., 1961, цит. по Ананьину, 1971]. В Юго-Восточной Азии на рисовых плантациях среди *R. g. argentiventer* распространена *L. javanica*, в Австралии на полях сахарного тростника среди доминирующих *R. sordidus conatus* — *L. australis*, в Европе и СССР на рисовых полях у *R. norvegicus* часто встречается *L. icterohaemorrhagiae* [Ананьин, 1971].

В областях с особенно высокой численностью крыс (п-ов Индокитай с прилежащими районами Индии и КНР, Индонезия, Филиппины и др.) они играют основную роль в природных очагах лихорадки цуцугамуши, будучи, как и виды *Apodemus*, прокормителями краснотелковых клещей [Traub, Wisseman, 1974]. Последние обитают преимущественно во влажных биотопах, где среди грызунов доминируют крысы разных видов. В Малайзии все семь видов крыс поражаются возбудителями этой лихорадки примерно в одинаковой степени, причем уровень зараженности наземных и полудревесных видов не отличается. Зараженные зверьки чаще встречаются в лесу, чем в окультуренных ландшафтах, но инфицирование людей происходит чаще в последних [Тарасевич, 1969; и др.].

Известно участие *R. exulans* в циркуляции токсоплазм. Два космополитических вида крыс (серая и черная), будучи настоящими синантропами, являются основными носителями возбудителей специфических болезней, циркулирующих преимущественно в урбанических очагах; это лимфоцитарный хориоменингит, везикулярный или осповидный риккетсиоз, 'крысиный сыпной тиф, иктерогеморрагический лептоспироз [Kucheruk, 1965].

В результате непосредственного контакта людям от крыс передается только одна инфекция — содоку, или болезнь крысиного укуса. В США регистрируется ежегодно более 14 тыс. укусов крысами, происходящих главным образом в неблагоустроенных районах города [Hanlon, 1971].

Остальные возбудители передаются косвенным путем — через эктопаразитов и выделения крыс. Трудно оценить сравнительную значимость обоих косвенных путей передачи, однако следует иметь в виду, что блохи крыс передают людям лишь чуму, краснотелковые клещи — только лихорадку цуцугамуши, роль иксодовых и гамазовых клещей, скорее всего, вообще незначительная, тогда как все остальные заболевания передаются через выделения крыс.

***Rattus norvegicus berkenotheut*, 1769—
серая крыса (пасюк)**

Вид относится к подроду *Rattus* и имеет 42 хромосомы. Предполагаемый район происхождения — Восточная Азия. В СССР, как и в других странах умеренного климата, имеет наибольшее эпидемиологическое значение среди всех грызунов. От близких видов отличается наибольшей смышленностью и способностью приспосабливаться к обитанию в самых разнообразных условиях вблизи обильной пищи и воды.

Ареал в основном находится во внетропических частях Старого и Нового Света (рис. 32). Наиболее широко серая крыса распространена на востоке Азии (южнее Амура).

Во всех районах ареала пасюки летом могут жить вне населенных пунктов, а в умеренных широтах и южнее более или менее значительная часть населения вида круглогодично обитает за пределами населенных пунктов. Во всех случаях эти зверьки придерживаются берегов стоячих водоемов или спокойных участков русла реки.

Численность пасюков довольно стабильна и составляет около 10 экз. на 1 км берега водоема. Она изменяется главным образом под влиянием паводков; при низком подъеме воды обилие крыс может заметно увеличиваться (в 2—20 раз). Плотность населения в городах может быть весьма значительной: до 30—50 на 1 га.

Питание, в общем, не отличается от типичного для всех крыс. С особой охотой они потребляют любые животные корма и концентрированные растительные корма и очень редко питаются зеленью.

Размножение приурочено в основном к весне, когда одна самка может принести до трех пометов при продолжительности беременности 22—23 дня. Второй период интенсивного размножения бывает в сентябре. Общее число беременных самок даже в сезон активного размножения сравнительно невелико и не превышает 20% [Кузякин, 1951; Попов, 1960]. Число эмбрионов у самок достигает 13—17 [Кондрашкин, 1950; Кузякин* 1951]. Типично раннее созревание: в возрасте 3—4 месяце молодые уже способны размножаться.

В городских поселениях крысы живут до четырех лет. Их возраст определяется по степени стертости зубов точнее, чем по линиям склеивания.

На высоких и крутых берегах водоемов крысы живут в норах, располагающихся группами, которые насчитывают до 50 отверстий; отдельные норы имеют общую длину ходов до 5 м и глубину до 70 см, в них имеется по 1—5 гнездовых камер с подстилкой [Кондрашкин, 1950]. Во время наводнения крысы устраивают гнезда на ветках или скрываются в дуплах. В сельских населенных пунктах также роют норы (под постройками и в их стенах). В городах обитают преимущественно в нижних, особенно в подвальных этажах зданий.

Серые крысы живут колониями, занимающими участок подходящего биотопа в природе, а в населенных пунктах одно или группы строений. При неизменных условиях величина колонии стабильна. Колонии серых крыс на мусорных свалках и в животноводческих помещениях, изученные Лунд Могенс [Lund Mogens, 1975], состояли из многих семей, каждая из которых

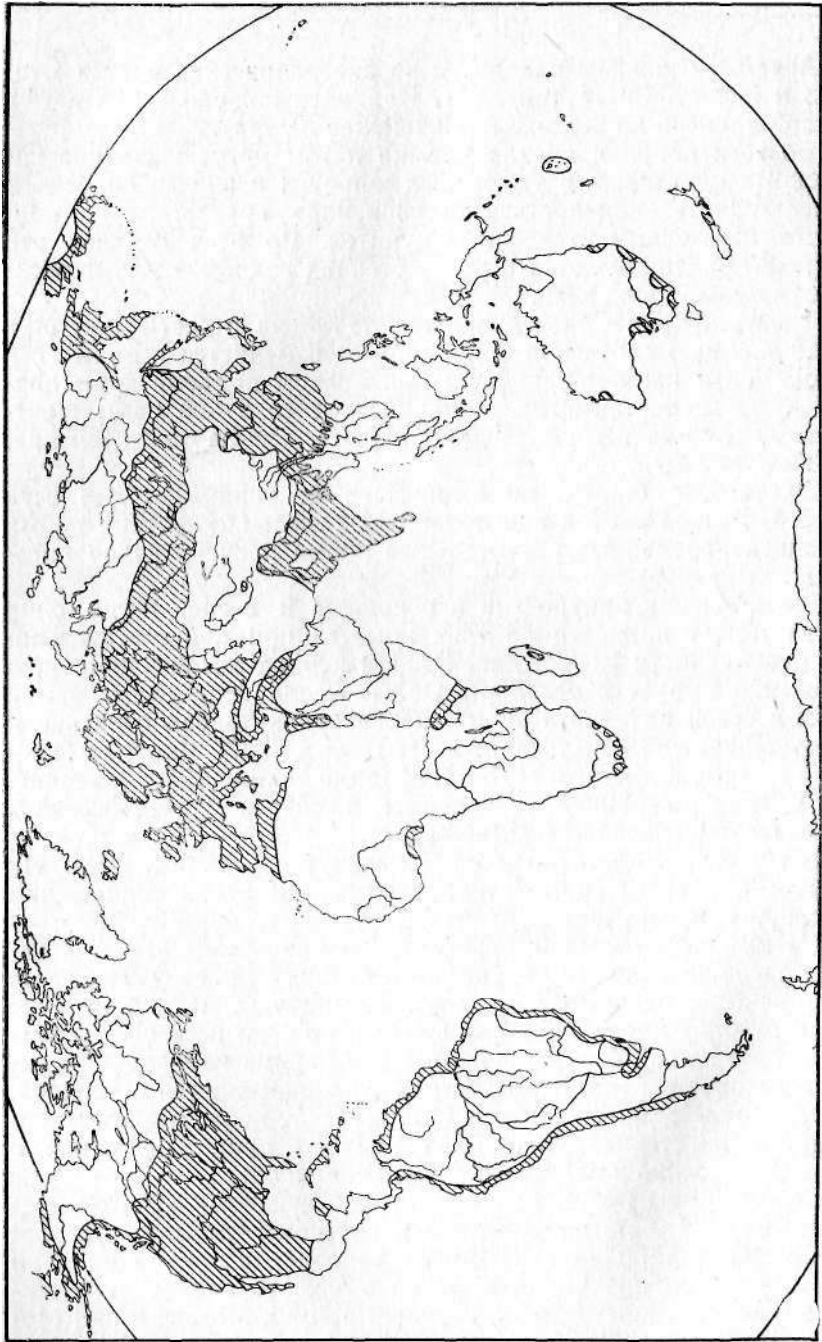


Рис. 32. *Apea Ralltus norvegicus*

включала самца и одну или нескольких самок с их потомством. Самец охраняет участок, где находятся выводковые гнезда его группы, тогда как места сбора корма используют крысы всех семейных групп колонии. Крысята в возрасте около трех месяцев покидают семью и начинают вести самостоятельную жизнь.

Серых крыс считают чрезвычайно склонными к миграциям, однако специальные точные наблюдения за передвижениями меченых зверьков в городах показали, что серые крысы, напротив, весьма оседлы [Судейкин, 1976]. Они долгое время, годами, живут на облюбованной территории (одно здание, например) и выходят за ее пределы лишь по традиционным путям, которые, по-видимому, имеют следовые («запаховые») метки. Возможно, что по этим же путям большей частью происходит расселение молодых пасюков и миграции взрослых. При этом бездомные особи могут уходить на весьма далекое (многокилометровое) расстояние от места прежнего обитания.

Среди эктопаразитов серых крыс наиболее обильны и разнообразны блохи. Так, на территории Сибири и Дальнего Востока на них зарегистрирован 51 вид блох [Жовтый, Нечаева, 1975], тогда как на всей территории СССР на крысах встречается 8 видов иксодовых клещей, 18 гамазовых и 11 краснотелковых [Брегетова и др., 1955]. Специфические виды этих эктопаразитов (три вида блох и три вида гамазовых клещей) были упомянуты в очерке рода *Rattus*.

Во всем мире или в крупных регионах серые крысы распространяют возбудителей многих болезней. Это чума, туляремия, лептоспирозы, псевдотуберкулез, листериоз, эризипеллоид, сальмонеллезы, бруцеллез, крысиный сыпной тиф, осповидный риккетсиоз, клещевые риккетсиозы Северной Азии, Скалистых гор, лихорадка цуцугамуши, лихорадка Ку, токсоплазмоз, лямблиоз, болезнь содоку, а также *Hepatoozon muris*, грибки *Trichophyton mentagrophytes*, *Microsporum gypseum*.

Роль основного носителя этот вид выполняет только в очагах псевдотуберкулеза на Дальнем Востоке, желтушного лептоспироза в населенных пунктах многих районов, болезни содоку и крысиного сыпного тифа на всем протяжении их ареалов. Возбудители остальных болезней попадают в популяции крыс от их основных носителей (из природы) и более или менее долго циркулируют среди них. Классическим примером является чума. Более сложен путь циркуляции возбудителей, поражающих диких, синантропных и домашних животных, которые к тому же могут постоянно циркулировать среди скота (лихорадка Ку, лептоспирозы, эризипеллоид, листериоз, бруцеллез, сальмонеллез). Серые крысы играют важную роль в поддержании устойчивости очагов этих болезней, формирующихся на скотных дворах, а на предприятиях, перерабатывающих продукты

животного происхождения, серые крысы становятся основными носителями возбудителей.

В очагах чумы серые крысы в ходе сезонных миграций из природы в населенные пункты могут заносить возбудителя, полученного от естественных носителей, в города и села Индии, Индонезии, западного побережья США и других районов. Эпизоотии среди пасюков развиваются очень быстро ввиду сильной их заблошивленности и общественного образа жизни. Однако такие эпизоотии сейчас редко приводят к заболеваниям людей вследствие отсутствия блох в жилищах.

Длительная циркуляция чумного микроба в городских поселениях серых крыс умеренного пояса облегчается тем, что их популяции весьма гетерогенны по чувствительности к *Y. pestis* [Анисимова, 1962].

Среди различных лептоспир с серой крысой особенно тесно связана *L. icterohaemorrhagiae* — возбудитель болезни Васильева — Вейля. Эпизоотии этой болезни нередко обнаруживаются в больших городах Старого и Нового Света, на рисовых полях Италии и Испании, а природные очаги выявлены в плавнях Кубани и Абхазии. В Юго-Восточной Азии, включая Большие Зондские острова, столь же тесно связана с серой крысой *L. bataviae*. Изредка эти грызуны являются носителями *L. pomona* и очень редко — лептоспир других серогрупп.

В природных очагах псевдотуберкулеза на Сахалине и в прилежащих районах материка серая крыса относится к числу основных носителей. Одновременно они играют основную роль и в антропоургических очагах псевдотуберкулеза. Кочующие серые крысы связывают очаги всех типов. В других частях нашей страны, а также за рубежом, эта инфекция у серых крыс регистрируется реже, чем у других синантропных грызунов.

Серых крыс, зараженных листериями, обнаруживали в населенных пунктах различных типов (от хуторов до крупнейших городов), расположенных в различных зонах — от лесной до пустынной, а также в природных стациях [Огнева, 1964 и др.]. Однако в эксперименте серые крысы оказались устойчивыми к заражению листериями.

Из риккетсиозов серые крысы наравне с другими синантропными грызунами распространяют крысиный, или эндемический, сыпной тиф (преимущественно с помощью блох), который вместе с крысами распространился по всему свету [Балашов, Дайтер, 1973]. Осповидный (везикулезный) риккетсиоз, известный в городах СССР, США, а также в Центральной Африке, изучен плохо. Он связан с синантропными грызунами; возбудителя переносят гамазовые клещи (*Allodermanyssus sanguineus*, *Ornithonyssus bacoti*). Клещевые риккетсиозы обнаруживались у серых крыс, обитающих в естественных биотопах Хабаровско-

го и Красноярского краев [Балашов, Дайтер, 1973], а также в городах средней части Европы. Возбудитель лихорадки цуцугамуши обнаруживается у серых крыс в Австралии и в Южном Приморье [Тарасевич, 1969]. Лихорадка Ку известна как заболевание серых крыс в Крыму, Азербайджане, Омской обл., в ЧССР и Тунисе [Федорова, 1968]. Экспериментальное заболевание протекает у них легко или бессимптомно, но при этом наблюдается бактериемия и выделение возбудителя с мочой и фекалиями [Балашов, Дайтер, 1973].

Зараженные эризипелоидом серые крысы встречались в населенных пунктах Восточной Сибири, Сахалина, Омской обл. и в Москве, где они регистрировались как в центральных частях городов, так и на окраинах, что говорит о возможности циркуляции возбудителя вне связи с животноводческими хозяйствами.

Токсоплазмоз зарегистрирован как широко распространенное заболевание серых крыс на Украине, в особенности в Одессе, а также в Грузии, Польше и на Гавайских островах.

При изучении сальмонеллезов серых крыс в Омске идентифицированы возбудители мышинного тифа, холеры свиней, сальмонеллы Дублин, энтеридис, паратифа Б. Такие же штаммы выделяли в Омске от людей, что позволило предполагать циркуляцию их между крысами и людьми [Троп, Чуловский, 1959]. В Израиле пасюков определенно считают источниками заражения людей сальмонеллами, преимущественно *S. enteritidis* и *S. sofia* [Gratz, 1973].

Бруцеллез у серых крыс регистрировался в СССР (Москва, Ленинград, Свердловск, Украина), в США, Франции и Великобритании. В эксперименте даже при массивном заражении инфекция исчезает через 2 месяца. Возбудитель болезни крысиного укуса (содоку), по-видимому, широко распространен среди пасюков. Так, в Швеции более 70% этих грызунов являются носителями *Actinobacillus muris* [Holmgren, Tunevall, 1971].

В целом эпидемическая роль серых крыс заключается в том, что в продуктовых складах и магазинах они загрязняют продукты питания и тем самым могут распространять среди людей возбудителей нетрансмиссивных болезней. Далее, агрессивность пасюков и склонность к хищничеству приводит к заражению людей болезнью крысиного укуса. Наконец, крысы рассеивают блох, очень многочисленных на них.

При определении численности крыс следует рассчитывать учетные данные на 100 ловушко-суток, а не на 1000 м².

Rattus rattus Linnaeus, 1758 — черная крыса

Для вида *R. rattus* характерно изобилие подвидов при космополитическом распространении. Азиатские формы имеют больше хромосом ($2n=42$), чем крысы из Австралии, островов Новая Зеландия, Новая Гвинея, Европы (Италия), Аргентины, Бразилии, Чили ($2n=38$); в ряде стран (Египет, Монголия, Таиланд) имеются полиморфные популяции. Центром происхождения первых считают восточную Азию, вторых — южную Индию [Niethammer, 1975; и др.].

Распространившись всеветно, черная крыса во многих странах жаркого климата (от экватора до субтропиков) стала обычным обитателем не только населенных пунктов и сельскохозяйственных угодий, но и естественных биотопов. Этот зверек стал многочисленным видом «дикой» фауны в Австралии, на Мадагаскаре, во многих странах тропической Африки, а в СССР — на Черноморском побережье Кавказа.

Оптимальные условия обитания находит в густых зарослях кустарников и высокотравья. В домах и других постройках предпочитает поселиться на чердаках. Численность может быть высокой. Так, в лесах Новой Зеландии обычно бывает 0,7–3,7, а в годы максимума — 37–49 экз. на 1 га [Daniel, 1972]. В тропических странах, например в Индии, в поселках встречаются по 10–20 крыс на 1 дом.

Черная крыса — основной вид, населяющий морские суда, в особенности перевозящие зерно и продукты. Крысы сейчас имеются на 10,6% судов, прибывающих из Индии, 6,8% — из Сингапура, 3,3% — Вьетнама и лишь на 1,5% судов советских рейсов [Беляев и др., 1975]. В прошлом крысы населяли почти все суда.

Пища разнообразна. Например, в Новой Зеландии весной и летом желудки черных крыс наполнены главным образом (77–83% объема) животными (преимущественно насекомыми), тогда как осенью и зимой доминирует (62–89%) растительная диета, в то же время на островах близ Тасмании пища *R. rattus* на 72% состояла из растений (зелень — 58%) и на 14% — из насекомых [Daniel, 1972].

Распространение черных крыс преимущественно судами и локализация их оптимальных биотопов на побережьях и вдоль речных долин приводит к тому, что до сих пор во многих странах мира эти зверьки встречаются в портовых кварталах по побережьям, а внутрь континентов проникают лишь по долинам рек (это хорошо известно, например, для Северной Африки и Австралии).

Размножение в тропиках круглогодично, в других поясах его сезон сокращается. Так, в Новой Зеландии в весенне-лет-

нем сезоне (сентябрь—апрель) самки дают по 4,2—4,8 помета по 3—8 (среднее 5,9—6,1) эмбрионов в каждом. Первый помет самки могут приносить в возрасте 3—5 месяцев. Продолжительность жизни самок—17, самцов—11 месяцев [Daniel, 1972; и др.].

Убежища, в том числе выводковые гнезда, устраивают на поверхности или среди веток кустарников; нор не роют. Черные крысы, ведя синантропный образ жизни, образуют колонии, как и пасюки, но меньшего размера; отдельные семьи, составляющие колонию, также имеют меньший размер [Lund Mogens, 1975].

Подвижность черных крыс выше, чем пасюков,— у них обширнее участки и больше путей передвижения [Lund 'Mogens, 1975]. Так, взрослые самцы в лесах Новой Зеландии [Daniel, 1972] передвигаются на расстояние до 190 м (среднее 55 м), а самки — до 120 м (среднее 39 м).

Эктопаразиты черной крысы, как и других крыс, представлены главным образом блохами. Это в основном те же виды, что и на серой крысе. Клещи, паразитирующие на черной крысе, не отличаются столь же большим разнообразием. Так, в СССР на *R. rattus* отмечено четыре вида иксодовых клещей, три — гамзовых, один — краснотелок [Брегетова и др., 1955].

Медицинское значение черных крыс известно хуже, чем серых. На своей родине — в Юго-Восточной Азии — черная крыса как преимущественно синантропный и высокочувствительный к чуме вид значительно осложняет эпидемическую обстановку, получая возбудителя от менее синантропных видов крыс, на Яве, например, от *R. exulans* или *R. tiomanicus*. *R. rattus* входит в группу основных носителей чумы также во Вьетнаме, Юго-Восточном Китае, в Бирме. В Индии она часто включается в эпизоотии чумы и, как в Индонезии, обостряет эпидемическую ситуацию. Иная ситуация наблюдается ныне в тропической Африке, где *R. rattus* настолько освоилась в качестве синантропного зверька, что стала наравне с *M. natalensis* основным носителем *Y. pestis* (это известно для Заира, Уганды, побережья Анголы, возможно, такая же ситуация имеется в Замбии и Малави). На Мадагаскаре черная крыса стала единственным основным носителем чумы, освоившись на острове. В Африке, севернее тропиков, черная крыса не играет роли в очагах чумы. Так, в Северной Африке распространение этого вида ограничено портовыми кварталами городов и она не связана с природными очагами чумы. В Южной Америке повсеместно наблюдается однотипная ситуация — черная крыса вместе с местными полусинантропными хомяками является связующим звеном в переносе чумы из природных очагов в населенные пункты. На них доминируют не только *X. cheopis*, но и ме-

стные блохи рода *Polygenis*. Черная крыса как основной обитатель морских судов играет главную роль в переносе чумы между странами и континентами.

Возбудитель лихорадки цуцугамуши, широко распространенный среди многих крыс, выделен от *R. rattus* на о-ве Лусон. Участие в циркуляции лептоспир (*L. ballum*, *L. icterohaemorrhagiae*) зарегистрировано в Абхазии [Бернштейн, 1959] и в Англии. Путем выделения культур установлено, что черные крысы участвуют в циркуляции возбудителя висцерального лейшманиоза в Судане, в Югославии, в Ираке. В Судане они — второстепенные носители, в других странах ситуация не известна. Возбудитель болезни Чагаса обнаружен у черных крыс в штате Сан-Паулу (Бразилия), в Панаме, где этот вид считается основным носителем, важным в эпидемическом отношении [Rocha de Silva *et al.*, 1975; и др.]. Кроме того, известно, что черные крысы принимают участие в циркуляции возбудителей лимфоцитарного хориоменингита, псевдотуберкулеза и лихорадки Ку.

СЕМЕЙСТВО CASTORIDAE GRAY, 1872 — БОБРОВЫЕ

Род *Castor* — речные бобры — представлен двумя видами: европейским речным бобром *C. fiber* L. (2n=48), обитающим в Евразии, и канадским речным бобром *C. canadensis* Kuchl. (2n=40), населяющим Северную Америку.

Бобры — относительно крупные млекопитающие, длина тела 70 см — 1 м, вес — 11—30 кг. Пальцы задних конечностей соединены плавательной перепонкой, хвост широкий, плоский, покрытый крупными роговыми чешуйками. Шерсть от светло-коричневого до почти черного цвета с густым подшерстком. Бобры — водные, растительноядные животные с преимущественно ночной активностью.

Европейский бобр — ценнейший пушной зверь, в прошлом был распространен по всей лесной зоне и лесостепи нашей страны. К началу XX в. в результате хищнического промысла бобры были почти полностью уничтожены. В незначительном количестве они сохранились в наиболее глухих районах Белоруссии и Украины, Воронежской области, в Сибири на левобережье Оби и в истоках Енисея [Скалой, 1951; Дежкин, 1961]. При установлении Советской власти охота на бобров была запрещена. Были созданы заповедники и фермы, и с 30-х годов начали проводить реакклиматизацию бобров. К началу 1965 г. по СССР было расселено 9000 бобров, 48% было взято из Воронежского заповедника. Общая численность бобров оценена к этому времени в 50 000, а по учетам 1969—1971 гг. — в 130 000 голов. С 1963 г. разрешена лимитированная добыча бобров на шкурку. С 1963 по 1972 г. в РСФСР и БССР добыто

на шкурку 21 000 бобров. В 1975 г. принято постановление увеличить промысел до 20—30 тыс. бобров в год (Решение V Всесоюзного совещания по рациональному использованию речного бобра) *.

В настоящее время бобры обитают в 52 областях, краях и автономных республиках РСФСР, в 12 областях БССР, в 9 областях УССР, почти во всех основных водоемах Литвы, за исключением самой северной части, встречаются во многих водоемах Латвии, Эстонии, а также появились в Казахстане (в пределах Уральской обл.). Наиболее богаты бобрами Воронежская, Брянская, Горьковская, Смоленская, Томская, Архангельская и Рязанская области, Марийская и Мордовская АССР, много бобров в Белоруссии, меньше на Украине и в Прибалтике. Карельскую АССР и Карельский перешеек в Ленинградской обл. стали заселять канадские бобры, пришедшие из Финляндии, где были акклиматизированы в 30-х годах [Жарков, 1969; Лавров, 1975].

За пределами СССР бобр есть во Франции (низовья Роны), ГДР и ФРГ (бассейн Эльбы), Польше (бассейн Вислы), в Норвегии, Швеции, Финляндии, на Западе Монголии и в Северо-Западном Китае (рис. 33).

Бобры заселяют водоемы с лесной и кустарниковой растительностью по берегам. Излюбленными местами их обитания служат заросшие пойменные озера и старицы, слабо проточные речные плесы и затоны. Это типично растительные животные с ярко выраженной сезонностью смены кормов. Летом бобры потребляют в основном травы, зимой—кору, тонкие ветви деревьев, особенно осин и ив. Корм на зиму бобры запасают, устраивая склады возле жилищ. Они могут достигать 20 м².

Размножается бобр раз в году. Спаривание происходит в январе по март. Беременность длится 105—107 дней. Бобрят в выводке 1—5, у канадского бобра до 8. Выкармливание молодых длится около двух месяцев, но с трех недель детеныши уже начинают есть траву. Половозрелости достигают на 2—3-й год. Продолжительность жизни, в отличие от других грызунов, очень велика, в неволе бобры жили до 35 лет, в природе известен случай, когда 17-летняя самка принесла потомство. Максимальный зарегистрированный возраст канадского бобра — 21 год.

Живут бобры в норах, если берега водоемов достаточно крутые, на заболоченных местах строят хатки. Для поддержания достаточного уровня воды бобры сооружают плотины.

Бобры держатся семьями, среднее число животных в них— 2,3—5,2, максимум 12. Протяженность отдельных поселений по

* См. Труды Воронежск. гос. заповеди., 1975, вып. 21, т. 1, с. 225—229.

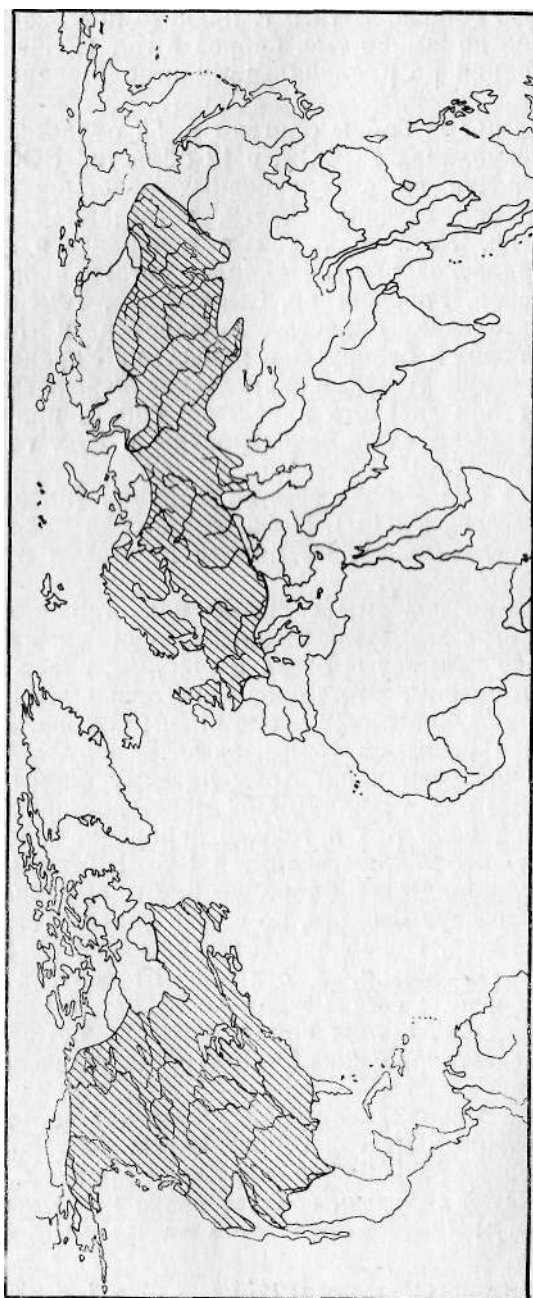


Рис. 33. Восстановленный ареал рода *Castor* (американская часть ареала — по Hall, Kelson, 1959)

руслу реки колеблется в зависимости от кормности угодий: в бассейне Воронежа от 0,2 до 0,5 км, в бассейне Оки в лучших участках — 0,3—0,8, а в наиболее бедных кормами — 1,5—3,5 км; участки семей, тянущиеся на 1,5—3 км, отмечены в Коми АССР. Поселение одной семьи от другой отстоит обычно на 200—500 м, при высокой плотности на 80—100 м, а при низкой одна семья от другой может жить в 10 км. Взаимоотношения членов разных семей недружелюбные. При встречах часты драки, нередко заканчивающиеся гибелью одного из партнеров.

Кормность угодий определяет постоянство бобровых поселений. На участках с постоянным и быстрым восстановлением древесно-кустарниковой растительности поселения бобра постоянны. Там, где этого нет, бобры переселяются каждые 3—5 или 8—10 лет в зависимости от запасов корма. Кроме таких кочевков, совершаемых через ряд лет, там, где летние пастбища отделены от зимних, существуют регулярные сезонные кочевки. У сибирских бобров регулярны перемещения в период половодья. На большие расстояния уходят бобры во время расселения, они переходят даже водоразделы, а по течению передвигаются на десятки километров. Зимой подвижность бобров ограничена, хотя из убежища животные выходят постоянно и в большие морозы, но ведут в таких случаях подледный образ жизни. Зимние участки по протяженности не уступают летним. Активность бобра преимущественно ночная, но в период запаса корма он активен и днем [Жарков, Соколов, 1967]¹.

Бобр дает ценный мех, еще больше ценится бобровая струя, применяющаяся в парфюмерии и медицине [Бельфер, 1975]. Мясо бобра съедобно. О современном состоянии бобров в Европейских странах опубликован ряд статей разных авторов.

Бобр контактирует с другими видами водных животных: ондатрой, водяной крысой, вухухолью. Его норы посещают мышевидные грызуны и землеройки. Однако, благодаря полуводному образу жизни бобра, паразиты, общие с мышевидными грызунами, на нем встречаются крайне редко. Отмечены единичные встречи личинок и нимф клеща *Derrnacentor marginatus* и гамазовых клещей, свойственных полевкам и особенно водяной полевке: *Naemogamasus nidi*, *Laelaps muris*, *Hirstionyssus isabellinus*, и блохи мышей *Stenophtalmus agyrtes* и *Leptopsylla segnis*. В гнездовых подстилках бобра обнаружены в основном детритоядные и растительоядные организмы и поедающие их хищные беспозвоночные [Барабаш-Никифоров, 1959].

В эпизоотологии природноочаговых болезней в СССР бобр не имеет значения, благодаря низкой и стабильной численности, дисперсности поселений и практически отсутствию эктопа-

¹ См. «Acta theriologica», 1965, т. 10, вып. 6, 7, 8, 9; 1967, т. 12, вып. 1, 2, 3.

разитов-кровососов, свойственных другим грызунам. Кроме того, все поселения бобра находятся под контролем человека. Предполагали, что при расселении ондатры в бобровых угодьях среди бобров могут возникнуть эпизоотии туляремии, но экспериментальные исследования показали, что европейские бобры малочувствительны к этой инфекции. В отличие от европейских бобров канадские — чувствительны к туляремии. В США в шести штатах выявлены эпизоотии среди канадских бобров как в естественных условиях, так и при содержании на фермах. В СССР, там, где на фермах разводят канадских бобров, также было обнаружено заражение их туляремией. Видимо, не следует расселять этот вид в пределах ареала возбудителя туляремии [Дунаева, 1953; Олсуфьев, Дунаева, 1960; Davis e. a., 1970].

У бобров установлено носительство токсоплазм. На фермах они болеют пастереллезом, салмонеллезом и различными глистными заболеваниями: клонорхозом, альвеококкозом, стирхохозом, травососиозом и др. [Ромашов, 1969].

Способы учета бобров основаны на подсчете их поселений. Число бобров в поселении определяется по числу сооружений, запасов кормов, погрызов. В последние годы для учета бобровых поселений стала применяться авиация. Лучшее время для учета бобров — конец лета — начало осени [Дьяков, 1975].

СЕМЕЙСТВО MYOCASTORIDAE MILLER ET GIDLEY, 1918 - НУТРИЕВЫЕ

Семейство включает один род с единственным современным видом *Myocastor coarctatus* Molina — нутрия, или болотный бобр.

Нутрия — средней величины млекопитающее, длина тела 60—80 см, вес в среднем 6 кг, крупные особи до 12 кг. Пальцы задних конечностей соединены плавательной перепонкой, хвост круглый в поперечном сечении. Шерсть на спине буровато-коричневая, светлеющая к бокам. Ости грубые, подшерсток очень

1 3
густой. Коренных зубов R_{1-3} , M_{1-3} . Ведет околотоводный образ

жизни, растительноядное животное.

Нутрия — южноамериканский зверь (рис. 34). В СССР завезен в 1930 г. В естественных условиях акклиматизирован в Азербайджанской, Армянской, Грузинской, Киргизской, Таджикской и Туркменской ССР, большей частью в этих районах нутрия находится на полувольном содержании. Нутриевые фермы созданы в южных и центральных областях Европейской части СССР. В Европе нутрия была выпущена в Голландии, Франции и Скандинавии и т. д., где также содержится в основном на фермах, но частично дичает, в суровые зимы дикие

популяции вымирают, так что в Евразии вид не вошел в естественные биоценозы, соответственно не может играть существенной роли в природных очагах.

Нутрия ведет полуводный образ жизни, заселяет озера, малые реки, топкие кочкарники, предпочитает водоемы среди заболоченных лесных массивов. Лучше всего она прижилась в Колхиде. Решающим фактором, ограничивающим ее распространение, служит замерзание водоемов. Питается нутрия самыми разнообразными видами водных и болотных растений, поедая нежные и сочные их части. Реже потребляет животные корма: анодонт, пиявок, раков.

Размножается круглый год. В природе одна самка дает обычно 2—3 помета, в среднем по 4 детеныша (от 1 до 10). Беременность продолжается 128—133 дня, выкармливание детенышей — 2 месяца. Половозрелость наступает в возрасте 4—5 месяцев. Продолжительность жизни нутрии — 8 лет.

В зарослях тростника и рогаза нутрия устраивает надводные гнезда, в крутых берегах роет норы. Длина хода не превышает 2—3 м, он заканчивается камерой без выстилки. Кормовой участок в густых зарослях не превышает 100 м². После выедания растительности на одном участке нутрия перекочевывает на другое место. В связи с этим для нутрии характерны постоянные перемещения по территории. При расселении животные уходят на большие расстояния, в некоторых случаях до 25 км. Активны зверьки преимущественно в сумерках и ночью.

Поскольку в СССР население нутрий находится под контролем человека, то эпидемической опасности они не представляют. Полуводный образ жизни настораживал исследователей в отношении двух заболеваний: туляремии и лептоспироза. Однако к туляремии нутрии оказались высокоустойчивы [Олсуфьев, Дунаева, 1960]. Относительно лептоспироза специалисты опасались, что значительное количество выделяемой таким крупным животным мочи, а также постоянные перекочевки могут способствовать обсеменению лептоспирами большой площади. Однако вспышек заболеваний, связанных с нутрией, неизвестно!. В то же время в Грузии от нее выделена *Leptospira icterohaemorrhagiae*,

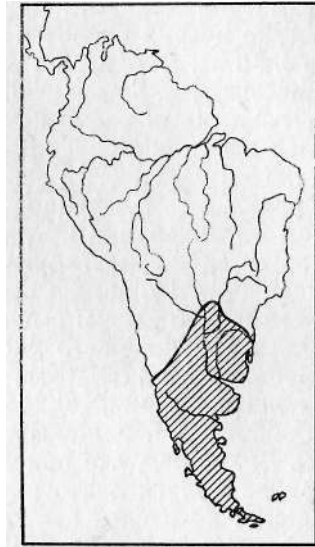


Рис. 34. Естественный ареал сем. *Myocastoridae* (по Anderson, Jones, 1967)

а в Азербайджане *L. canieola*, *L. hebdomadis*, *L. australis*. В Аргентине нутрия числится одним из основных хозяев *L. icterohaemorrhagiae*. В США у нее обнаружен *L. autumnalis*, *L. australis*, *L. bataviae*, *L. pyrogenes*. Серологические реакции, поставленные с сыворотками крови-нутрий из Азербайджана, были положительны к *L. icterohaemorrhagiae*, *L. javanica*, *L. canicola*, *L. ballura*, *L. pyrogenes*, *L. cynopteri*, *L. autumnalis*, *L. grippotyphosa*, *L. pomona*, *L. hebdomadis*, *L. bataviae*, *L. hyos*. При серологическом обследовании нутрий из зверосовхозов процент зверьков с положительно реагирующими сыворотками был относительно высок (4—31%, выше всего в Ленкорани). Сыворотки работников нутриевых ферм имели положительные реакции в 12,2% случаев, а окружающего населения — в 5,6%. Таким образом, есть основание предполагать, что лептоспироз от нутрий передается человеку. Нутрии, находящиеся на полувольном содержании, были больше поражены лептоспирами, чем разводящиеся в клетках. Возможно, что при акклиматизации в районах, где распространены очаги лептоспироза, нутрии включаются в круг теплокровных носителей лептоспир (Какабадзе и др., 1956; Борисова, 1970, 1971; Ананьин, 1971).

Помимо лептоспироза в условиях зверосовхозов от нутрий выделены возбудители листериоза, псевдотуберкулеза, сальмонеллеза, туляремии. Серологические исследования и другие косвенные данные указывают на возможное носительство ими бруцеллеза, туберкулеза, лимфоцитарного хориоменингита, клещевого риккетсиоза, лихорадки цуцугамуши, токсоплазмоза. Однако это не значит, что нутрии служат компонентами в природных очагах всех перечисленных инфекций [Шеханов, 1970].

СЕМЕЙСТВО MYOXIDAE GRAY, 1821 — СОНИ

Включает два современных подсемейства (*Myoxinae* и *Graphiurinae*) и одно вымершее подсем. *Gliravinae*. Зверьки мелкой и средней величины, длина тела не свыше 200 мм, в различной степени приспособлены к древесному образу жизни. Хвост длиннее тела, у наземных форм покрыт редкими волосами, у древесных — пушистый. Передние конечности четырехпалые, задние пятипалые, с небольшими острыми, круто изогнутыми когтями (коготь на внутреннем пальце задней конечности может отсутствовать) и сильно развитыми подошвенными мозолями (кроме *Myomimus*). Пальцы длинные и очень подвижные, особенно наружные, могут сильно отводиться в стороны. Волосистой покров густой, короткий, остевые волосы развиты слабо. Окраска однотонная, от серой до коричневой, по бокам головы иногда имеются темные полосы. Череп округлый, соотношение длины мозгового и лицевого отделов как у неспециализированных грызунов,

реже лицевой отдел укорочен. Зубы с хорошо развитыми корнями. Верхние резцы сравнительно мощные, нижние — тонкие. Зубная формула: $\frac{1}{1}, \frac{0}{0}, \frac{1}{1}, \frac{3}{3}$. Распространены в Европе, Азии и Африке.

**ПОДСЕМЕЙСТВО GRAPHIURINAE PALMER, 1899 —
АФРИКАНСКИЕ СОНИ**

1 род *Graphiurus* (17 видов).

Распространены в Африке к югу от Сахары (рис. 35), живут как на деревьях, так и на каменистых участках, обладают громким пронзительным криком, проявляют склонность к хищничеству, нападая на других мелких грызунов [Anderson, Jones, 1967].

Медицинское значение изучено слабо. Серологическое исследование на чуму одного экземпляра *G. murinus* из Кении дало отрицательный результат.

**ПОДСЕМЕЙСТВО MYOXINAE BLASIUS, 1857 —
НАСТОЯЩИЕ СОНИ**

Насчитывает 7—8 ископаемых и 6 современных родов: *Glis* (1 вид: *G. glis* L. — полчок), *Dryomys* (1 вид: *D. nitedula* Pall. — лесная соня), *Eliomys* (1 вид: *E. quercinus* L. — садовая соня), *Muscardinus* (1 вид: *M. avellanarius* L. — орешниковая соня), *Glirulus* (1 вид: *G. japonicus* — японская соня), *Myomimus* (3 вида: *M. personatus* Ognev — закаспийская мышевидная соня, *M. bulgarius* Rossolimo — болгарская мышевидная соня, *M. setzeri* Rossolimo — иранская мышевидная соня).

Распространены в Европе (кроме северных таежных районов), на Кавказе, в горах Передней, Средней и Малой Азии, в Японии, а также на севере Африки (рис. 35).

Сони всюду заселяют преимущественно широколиственные леса. Полчок предпочитает старые широколиственные и фруктово-широколиственные насаждения. Встречается в основном в крупных лесных массивах. Орешниковая соня населяет главным образом молодые насаждения, как широколиственные, так и мелколиственные и даже смешанные хвойно-лиственные молодняки, а в средневозрастных заселяет участки с хорошо развитым подлеском. В старолесьях относительно редка. Садовая соня встречается преимущественно в хвойных лесах: сосновых борах и ельниках старых и средневозрастных, а в молодняках редка. Лесная соня в горах Средней Азии предпочитает низкорослые густые заросли кустарников, в равнинных широколиственных и смешанных лесах Европы заселяет участки с густым подлеском или густым высоким травяным покровом. Кроме естественных

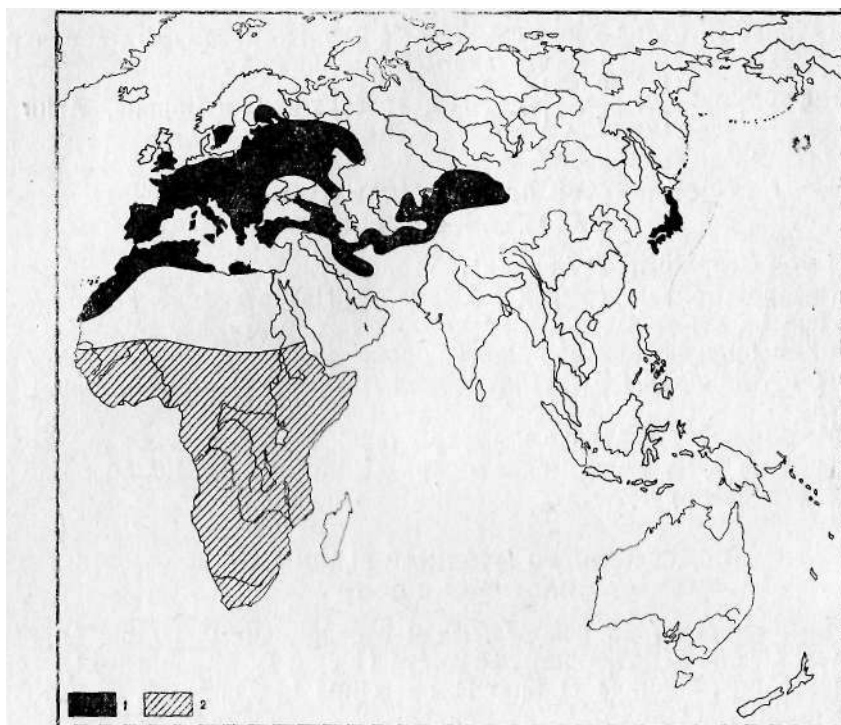


Рис. 35. Ареал сем. *Myoxidae*

1 — *Myoxinae*; 2 — *Graphiurinae* [по Anderson, Jones, 1967]

угодий поселяется в культурных и заброшенных фруктовых садах, полезащитных лесных полосах, байрачных лесах и городских садах. Этот зверек встречается как в больших массивах леса, так и в овражных лесах, но всегда приурочен к участкам с повышенной влажностью и припойменным лесам.

Сони обычно — малочисленные животные. Плотность их населения составляет единицы зверьков на гектар. Исключение представляет полчок на Кавказе, где местами его численность достигает 30 особей на гектар. Больших колебаний численности у сонь не наблюдается я резкие подъемы ее практически исключены: ежегодное пополнение их популяций обычно лишь немногим превышает естественную убыль особей (во время зимовки, от врагов и т. п.).

Сони — зимоспящие зверьки, в спячке проводят до восьми месяцев. Активны становятся весной, обычно в мае. Продолжительней всего спячка у полчка; он активен всего четыре месяца.

Размножение начинается весной, вскоре после выхода из спячки. Первыми весной начинают размножаться взрослые особи, родившиеся предыдущей весной и еще раньше. В середине лета приступают к размножению зверьки, родившиеся во второй половине лета предыдущего года. Самки за лето приносят обычно один выводок. В некоторых частях ареала у полчков и орешниковых сонь бывает два выводка.

Половозрелость у сонь, как правило, наступает через год. Отдельные молодые зверьки орешниковых сонь, родившиеся в начале лета, могут достигать половозрелости и спариваться в первое лето жизни. Но размножение этих единичных зверьков не влияет на прирост популяции, так как поздние выводки все равно гибнут. Основу размножающейся части популяции составляют зверьки двухлетнего возраста. Живут сони до 3—4 лет. Через 4—5 лет популяция сонь полностью обновляется.

Питаются сони желудями, орехами — буковыми, грецкими, лещиной, различными семенами, плодами диких фруктовых деревьев. Большое значение в питании сонь имеет животная пища, главным образом насекомые. На зиму сони (полчок, орешниковая) делают запасы пищи.

Гнезда сони устраивают в дуплах деревьев, в норах под корнями (полчок, лесная); орешниковая, кроме того, устраивает из сухой травы и листьев шарообразные гнезда на ветвях кустарников. Часто заселяют искусственные гнездовья для птиц (орешниковая, лесная, полчок). Наиболее интенсивно такие гнездовья заселяются в молодых лесах, где мало естественных дупел. При этом сони разоряют птичье гнездо, губят не только яйца, но и птенцов, а иногда и взрослых птиц [Лихачев, 1954, 1972].

Полчки в поисках орехов уходят от своего дневного убежища на расстояние до 2 км. Орешниковые сони (взрослые) держатся на небольших участках. Кочевки совершают не более чем на 300 м. Молодые весенних выводков откочевывают от своих гнезд на расстояние до 100 м и более. Молодые же, родившиеся во второй половине лета, осенью не расселяются, а зимуют в местах своего рождения. Так как зимняя гибель сонь велика, весенние кочевки сонь наблюдались сравнительно редко [Лихачев, 1965, 1967].

Сони — ночные животные, но выходят и днем.

У сонь есть свои специфические виды блох (*Myoxopsylla jordani*, *M. lavetani*) и виды, общие с белками (*Ceratophyllus sciurogum*). Встречаются у сонь также птичьи блохи (*Ceratophyllus borealis*), так как сони часто используют убежища, где гнездятся птицы [Соснина, 1949; Иофф, Скалой, 1954]. В прокормлении иксодовых клещей сони принимают незначительное участие, так как ведут ночной образ жизни и много времени проводят на деревьях и кустарниках. На полчке и лесной сонь отмечены

I. laguri, *I. ricinus*, *I. crenulatus*, *R. rossicus*, *R. turanicus* [Соснина, 1949; Брегетов а и др., 1955].

Хозяйственное значение этой группы млекопитающих невелико. В местах более высокой численности (Кавказ) сони причиняют некоторый вред садоводству и виноградарству, поедая и портя фрукты и орехи в садах. Полчок является объектом промысла (малоценная пушнина).

Эпидемиологическая и эпизоотологическая роль не выяснены, но, по всей вероятности, она незначительна. Некоторые эпидемиологическое значение может иметь лишь полчок, который в ряде мест является объектом промысла. У лесной сони установлен клещевой энцефалит; у орешниковой — эризипелоид.

СЕМЕЙСТВО SELEVINIIDAE ARGYROPULO
ET VINOGRADOV, 1939 —
СЕЛЕВИНИИ, ИЛИ БОЯЛЫЧНЫЕ СОНИ

Единственный род и вид этого семейства — *Selevinia betpakdalensis* Belosludov et Vazhanov (1938) — обитает в пустыне Бетпак-Дала и в некоторых местах Восточного Казахстана. Встречается в пустыне с зарослями боялыча и белой полыни. Ведет сумеречный образ жизни, питается насекомыми и, вероятно, растительной пищей. На зиму впадает в спячку. Биология и эпизоотологическое значение не изучены [Громов и др., 1963].

СЕМЕЙСТВО PLATACANTHOMYIDAE MILLER
ET GIDLEY, 1918 — КОЛЮЧИЕ СОНИ

Два монотипических рода распространены в тропических лесах на юге полуострова Индостан, на востоке Индокитая и в самой южной части КНР. *Typhlomys* обитает в лесах до высоты 1200 м, возможно и выше; *Platacanthomys* встречается в каменистых облесенных ущельях. Прогрызают ходы и строят гнезда в дуплах на вершинах старых деревьев. Питаются плодами, семенами, корнями. Биология и медицинское значение не изучены [Anderson, Jones, 1967].

СЕМЕЙСТВО STENODACTYLIDAE ZITTEL, 1893 —
ГУНДИ

Четыре современных рода: р. *Stenodactylus* (3 вида), р. *Felovia* (1 вид), р. *Massoutiera* (3 вида), р. *Pectinator* (1 вид).

Распространены в Северной Африке от Сенегала и Марокко (включая палеоарктическую прибрежную полосу) до Сомали (рис.36).

Небольшие зверьки размером 160—240 мм с коротким (10—50 мм) опушенным хвостом. На каждой конечности по четыре пальца. Тело покрыто мягким мехом; когти не удлинены; два внутренних пальца с гребневидной щеткой жестких волос. Череп выровненный, расширенный в задней части. Коренные зубы с постоянным ростом; зубная формула: $-\frac{1}{1}, \frac{0}{0}, \frac{1}{1}$ или $\frac{2}{2}, \frac{3}{3} = 24$.

Премоляры обычно выпадают до того, как прорежутся M^3 и M_3 . Верхние резцы не изогнуты, без желобков или с очень слабой бороздкой (*Felovia*).

Заселяют каменистые участки в аридных и полуаридных районах, где живут в расщелинах и пустотах между камнями. Дневные зверьки, жаркую часть дня проводят в убежище. Размножаются в январе и апреле. Молодые (1—2) рождаются покрытые шерстью, зрячие и способные бегать [Anderson, Jones, 1967; Соколов, 1977].

Медицинское значение изучено слабо. Из мозга *Stenodactylus gundi* выделен возбудитель токсоплазмоза [Nikolle, Manceaux, 1908].

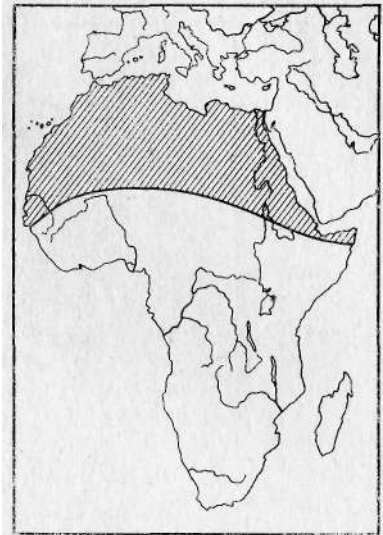


Рис. 36. Ареал сем. *Ctenodactylidae*

СЕМЕЙСТВО ZAPODIDAE COUES, 1875 — МЫШОВКИ И ПРЫГУНЧИКИ

Два подсемейства (рис. 37) объединяют 4 рода и 11 видов. Подсемейство *Zapodinae* (прыгунчики) распространено в Северной Америке: *Narcezarus*, *Zapus* и Азии: *Eozapus*; Подсемейство *Sicistinae* (мышовки) встречается в Евразии, включает 1 род *Sicista* с 6 видами: *S. betulina* Pall, (тайга Евразии), *S. subtilis* Pall, (степи Евразии), *S. paraea* Hollister (Алтай), *S. caudata* Thomas (Сихотэ-Алинь и северо-восток КНР), *S. caucasica* Vinogradov (Кавказ), *S. tianschanica* Salensky (Тянь-Шань).

Лесная мышовка (*Sicista betulina*) распространена в Восточной Европе, от северной тайги (низовья Печоры) до северного Предкавказья, в южной части Западной Сибири и Красноярского края, на Алтае, в Саянах, Прибайкалье (рис. 38). Населяют леса в основном хвойные, смешанные и широколиственные, а также лесополосы и отдельные лесные массивы в степной зоне.

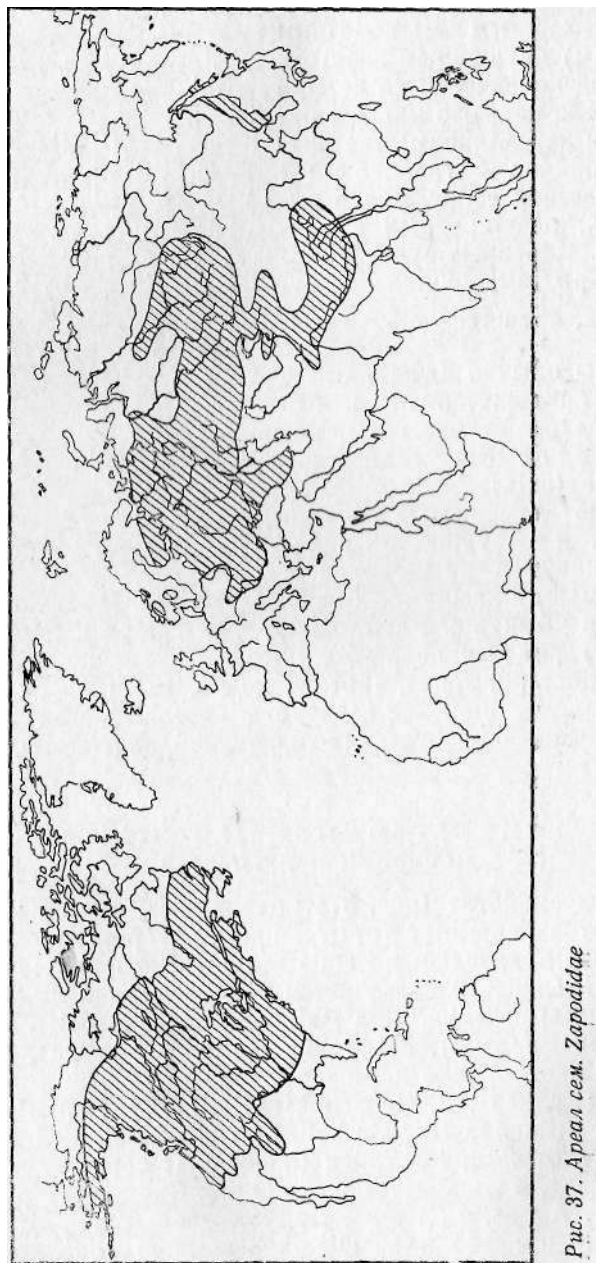
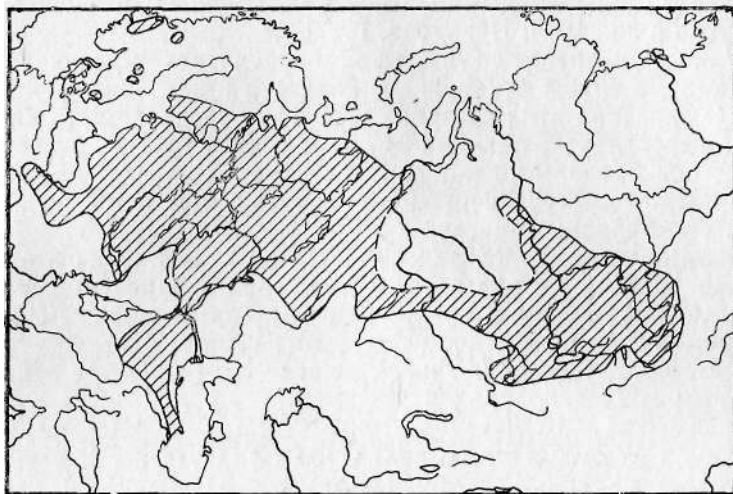


Рис. 37. Ареал сем. Zorodidae

Рис. 38. Ареал *Sicista betulina*

Зимоспящий зверек, активен 3—5 теплых месяцев, остальное время проводит в спячке. Питается насекомыми и мелкими семенами деревьев и трав. Собственных нор не роет, живет в дуплах, трухлявых пнях, дерновинах злаков. В лесной подстилке и под корой пней продельвает многочисленные ходы. Размножается один раз в году, приносит по 4—6 детенышей. Зверьки активны в темное время суток. Во многих частях ареала достигают значительной численности: в Саянах 25—30 экз./га, в Кировской обл. — 9 экз./га. Сезонный максимум численности обычно наблюдается в августе. Многолетние изменения численности происходят не синхронно с таковыми у других мелких лесных зверьков. Мышовки, проводящие зиму в спячке, меньше зависят от зимних запасов корма, а глубокий снежный покров в тайге обеспечивает благоприятные температурные условия зимовки. Поэтому после неблагоприятных для других мелких грызунов зим мышовки могут оказаться самыми многочисленными зверьками в лесном биоценозе [Благосклонов, 1948; Даль, Чугунов, 1956; Никифоров, 1963; Штильмарк, 1965; Кулик и др., 1968; Айрапетьянц, 1969].

Мышовки участвуют в прокормлении личинок и нимф иксодовых клещей, хотя индексы обилия клещей на мышовках меньше, чем на лесных мышах, полевках и землеройках. Здесь, вероятно, играет роль их особая чувствительность к температуре: даже в летнее время, в период их бодрствования, мышовки при

понижении температуры до 10° легко впадают в оцепенение. [Суворова и др., 1963; Назарова, 1967].

От лесных мыдювок выделен возбудитель эризипелоида, туляремии, а также обнаружены антитела к клещевому энцефалиту. О значении этих зверьков в очагах перечисленных инфекций за недостаточностью данных пока судить трудно. Во всяком случае, они прокармливают определенное количество личинок и нимф клещей — переносчиков возбудителя, чем и определяется их роль в природных очагах.

Степная мышовка (*Sicista subtilis*) распространена в степях Евразии. Остальные виды мышовок — горные животные, имеют ограниченные ареалы и приурочены к степным, луговым, полупустынным и лесным поясам отдельных горных систем.

Эпизоотологическое и эпидемиологическое значение этих видов не изучено.

СЕМЕЙСТВО SPALACIDAE GRAY, 1821 — СЛЕПЫШОВЫЕ

По современной систематике ныне живущие формы слепышей относятся к двум родам: *Microspalax* и *Spalax*, включающим восемь видов (рис. 39).

Под — *Microspalax Nehr.* *Microspalax* (*Microspalax*) *ehrenbergi* Nehr. — слепыш Эренберга, северные районы Ливии и АРЕ, Израиль, Иордания, Ливан, Сирия, Ирак, возможно, южные районы Турции. 2п = 52—54. Наименее изучен.

M. (*Mesospalax*) *nehringi* Satunin — слепыш Неринга. Турция, Северный Ирак, Закавказье СССР. 2п = 50.

M. (*Mesospalax*) *leucodon* Nordmann — европейский горный, или белозубый, слепыш. Югославия, северная Греция, европейская Турция, Болгария, Венгрия, Румыния, Молдавия и прилегающие участки Украины (2п = 48, 50, 54, 56).

Под — *Spalax Gilldenstaedt.* *S. giganteus* Nehr. — гигантский слепыш. Полупустыни прикаспийских районов северо-восточного Предкавказья, и далее на восток от Урала до Эмбы (2п = 62).

S. arenarius Reshetink — песчаный слепыш. Левобережье Нижнего Приднепровья, к югу от Каховки до Черного моря. 2п = 62.

S. micropthalmus Guld. — слепыш обыкновенный. Степи между Днепром и Волгой, кроме нижнеднепровских песков, западное Предкавказье. 2п = 60.

S. polonius Mehely — подольский слепыш. Правобережная Украина, кроме самых северных участков и советской Буковины.

S. graecus Nehring — буковинский слепыш. Советская Буковина и прилегающие районы Румынии. 2п = 64.

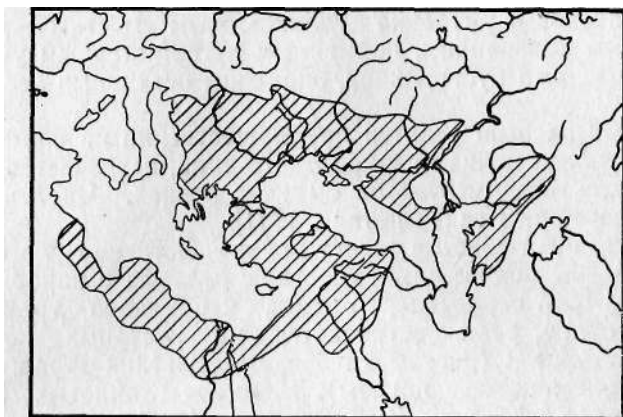


Рис. 39. Ареал сем. Spalacidae [по Топачевскому, 1969]

Слепыши — животные средней величины, длина тела до 350 мм. Внешний облик и экологические особенностей слепышей связаны с их подземным образом жизни. Голова и резцы — основные орудия рытья, в связи с чем голова массивная, а резцы выдаются вперед и отделены от ротовой полости кожистой складкой. Туловище вальковатое, шейный перехват не выражен. Шерсть от почти белого, серо-палевого цвета до охристо-бурого. Глаза и ушные раковины отсутствуют.

Распространены слепыши спорадически, пятнами, наиболее плотно заселяют хорошо увлажненные участки со злаково-разнотравной растительностью.

Слепыш Неринга в Закавказье заселяет пояс горных ковыльных и бородавчатых степей на каштановых почвах, встречаясь на высоте от 1400 до 2400 м над ур. м. (наиболее многочислен на высоте 1500—1600 м). Населяет увлажненные долины среди гор и покрытые высоким травостоем сравнительно влажные луга, в условиях культурных ландшафтов селится на посевах и огородах. Плотность — местами до 8—9 зверьков на 1 га [Погосян, 1946].

Белозубый слепыш населяет преимущественно участки нераспаханной степи на склонах холмов, речных долин, вдоль дорог и лесных полос, довольно многочислен на пастбищах, в заброшенных садах и виноградниках, на посевах многолетних трав и корнеплодов, изредка заходит в лесные массивы. Плотность до 6—8 зверьков на 1 га [Янголенко, 1965].

Гигантский слепыш населяет глинистые и песчаные полупустыни и пустыни, в пределах которых наиболее многочислен по

массивам песков и умеренно увлажненным местам — долинам рек, озерным котловинам, пойменным лугово-степным участкам, часто с зарослями кустарников, окраинам островных лесов [Гарбузов, 1964],

Песчаный слепыш селится преимущественно на слабоувлажненных песчаных почвах черноземного типа, встречается в березовых колках. Отсутствует на сыпучих песках. Численность — до 7—10 особей на 1 га [Решетник, 1941].

Обыкновенный слепыш живет преимущественно по склонам балок и другим пониженным участкам рельефа с наиболее плодородной почвой черноземного типа и обильной травянистой растительностью, реже встречается на песчаных почвах и культурных землях (посевы хлебов, многолетних трав, бахчи, огороды, полевозащитные полосы). Избегает глинистых и очень рыхлых почв [Дукельская, 1932; Решетник, 1941].

Подольский слепыш заселяет целинные степные участки, обочины и насыпи грунтовых и железных дорог, межи, открытые и поросшие кустарником склоны оврагов и балок, встречается в лесных насаждениях, посевах многолетних трав и хлопка, изредка заходит на посевы зерновых и огороды. Предпочитает черноземные почвы, но более часто, чем предыдущий вид, поселяется в песках. Численность до 8 особей на 1 га [Абелянцев, 1951].

Буковинский слепыш заселяет станции, сходные с предыдущим видом. Численность в условиях возделываемых земель — 1—3 особи на 1 га, на целинных участках и посевах многолетних трав доходит до 20 особей на 1 га [Янголенко, 1965].

Слепыши ведут почти исключительно подземный образ жизни, на поверхность выходят крайне редко. Питаются преимущественно подземными частями растений: клубнями, корневищами, корнями; на зиму делают запасы, в норах обыкновенного слепыша находили до 2—2,5 кг корней и корневищ, в норах горного* слепыша — до 18 кг картофеля.

Слепыши ведут одиночный образ жизни, каждый зверек имеет свою систему ходов, которую ревниво охраняет. Глубина залегания и протяженность ходов несколько отличаются у разных видов (табл. 12). Землю из ходов слепыш выбрасывает на поверхность. По этим выбросам легко находят поселения слепыша.

Размножение слепышей недостаточно изучено. Более подробные сведения существуют относительно обыкновенного слепыша. Половозрелости самки достигают на второй год жизни. Обычно они размножаются раз в году — ранней весной, спаривание приходится на январь — март, рождение детенышей заканчивается в апреле, лактация длится три недели, выход и расселение молодняка приходится на май — начало июня. Число

Таблица 12. Характеристика подземных сооружений и выбросов слепышей разных видов

Вид	Глубина		Протяжен- ность ходов, м	Выбросы, см	
	нор, м	ходов, см		диаметр	высота
<i>S. nehringi</i>	0,8—1,5	5—40	—	25—120	12—26
<i>S. leucodon</i>	1,5—3,5	5—30	65—100	20—25	25—30
<i>S. microphthalmus</i>	1,2—3,2	10—25	170—350	20—240	—
<i>S. polonicus</i>	0,9—2,7	13—21	10—275	30—67	10—23
<i>S. arenarius</i>	1*	40—50	—	—	—
<i>S. giganteus</i>	3,0	40—50	—	—	—

* Залегание ходов на большой глубине ограничено избыточной влажностью. О норах *S. ehrenbergi* и *S. graecus* сведений нет.

зверьков в помете от 1 до 8, чаще 3. У белозубых слепышей молдавских и причерноморско-украинских популяций в теплые осени (ноябрь) отмечены вторые выводки [Топачевский, 1969].

Активные слепыши круглый год, зимой зверьки уходят в более глубокие ходы, роющая деятельность их ослабевает, но не прекращается. Суточная активность, по наблюдениям за белозубыми слепышами, меченными Со⁶⁰, — неритмичная, многофазовая. За 24 часа бывает 7—8 фаз активности, продолжительностью от 15 мин до 3 часов 30 мин, общее время активности в сутки — 8 час. 30 мин. За сутки зверек проходит 1,5 км [Namar e. a., 1970]. Норы слепышей служат временными и постоянными убежищами для многих животных. В брошенных ходах встречаются суслики, серые хомячки, обыкновенные полевки, степные пеструшки, домовые и полевые мыши.

Большую часть паразитов слепышей составляют специфические виды их блох и клещей, приспособившихся, как и хозяин, к подземному образу жизни (блохи *Stenophthalmus spalacis*, *C. gigantospalacis*, *C. uralospalacis*; гамазиды: *Hirstionyssus georgicus*, *H. macedonicus*). На них найдены клещи *Ixodes ricinus* и *Dermacentor marginatus* — хранители туляремии и некоторые виды блох и гамазовых клещей, обычно прокармливающих на других видах грызунов: блохи *Ceratophyllus consimilis* и *C. ilovaiskii*, гамазовые клещи *Haemogamasus nidi*, *Eulaelaps stabularis* и др. [Июфф, Тифлов, 1954; Андрейко, 1963; Земская, 1973].

Благодаря одиночному образу жизни, спорадическому распространению, отсутствию значительных скоплений слепыши практически не имеют контактов для передачи инфекций. Однако надо учитывать, что к *F. tularensis* эта группа высокочувствительна и высоковосприимчива [Олсуфьев, Дунаева, 1960].

Слепыши вредят посевам, пастбищам, садам и лесным насаждениям, поедая корни, клубни, корневища всевозможных растений, а также подрывая валы оросительных систем. Выбросов слепышей иногда так много, что они сокращают полезную площадь посева или луга [Гуляевская, 1954].

Учеты слепышей ведут по выбросам земли, добывают либо подстерегая у разрытых ходов, либо специальной ловушкой Б. Голова.

СЕМЕЙСТВО PTEROMYIDAE BRANDT, 1855 —
ЛЕТЯГОВЫЕ

Семейство включает 13 родов и 34 вида :

- Aeretes (1 вид) — Китай
- Aeromys (1 вид) • — Юго-Вост. Азия
- Belomys (1 вид) — Юго-Вост. Азия
- Eupetaurus (1 вид) — Кашмир
- Glaucomys (2 вида) — Сев. Америка
- Hylotropes (8 видов) — Южн. Азия
- Iomys (1 вид) — Суматра, Ява, Калимантан
- Petaurillus (3 вида) — Юго-Вост. Азия
- Petaurista (5 видов) — Вост. и Юго-Вост. Азия
- Petinomys (7 видов) — Южн. Азия
- Pteromys (2 вида) — Евразия
- Pteromyscus (1 вид) — Юго-Вост. Азия
- Trogopterus (1 вид) — Китай

Размеры средние. Характерно наличие кожистой, покрытой шерстью складки между передними и задними конечностями, которая увеличивает несущую поверхность при планирующем полете. Зубы с хорошо развитыми корнями и низкой коронкой. Зуб-

• 1 2 _____ 1 3
 ная формула/ $\frac{1}{1}$, $P\frac{1}{1}$, $M\frac{0}{0}$ — Дариотип описан для немногих видов: у *P. petaurista* диплоидное число хромосом равно 38, у видов рода *Glaucomys* — 48.

Распространены в Евразии на материке и крупных островах, а также в Северной и Центральной Америке. Заселяют широколиственные и хвойно-широколиственные леса умеренного и тропического поясов. Древесные животные, питаются семенами, плодами деревьев.

Pteromys volans Linnaeus, 1758 —
 летяга обыкновенная

Распространена в Евразии от Кольского полуострова до Чукотки и Сахалина (отсутствует на Камчатке и Курилах) и от северной границы леса на юг до северной границы лесостепи на

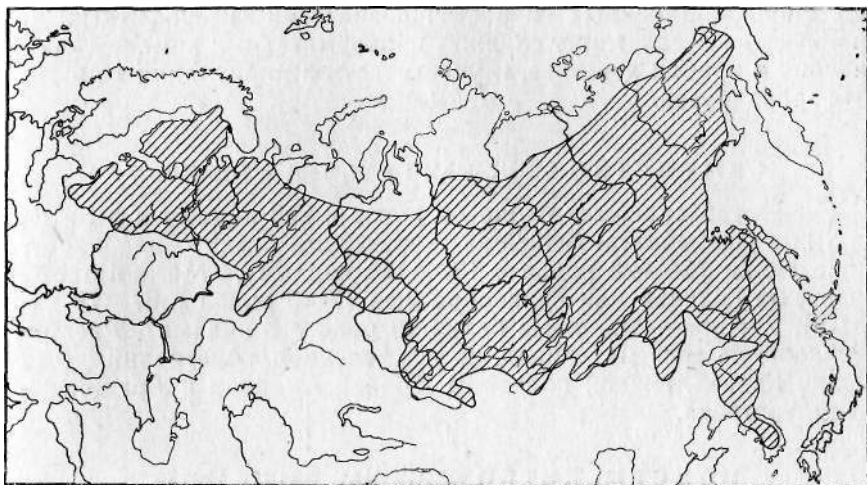


Рис. 40. Ареал *Pteromys volans*.

востоке и широколиственных лесов на западе, а также на Алтае, в Саянах, Приморье, северо-востоке КНР и п-ве Корея (рис. 40).

Предпочитает смешанные леса с большой примесью осины и березы, в Якутии — лиственничные леса. Гнезда устраивает в дуплах крупных деревьев (осины, березы, кедра), на высоте 3—12 м, занимает беличьи гайны и даже скворешни. Питается березой (листья, сережки, почки, кора с тонких веток), почками лиственницы, сосны. Летом ест ягоды. На Алтае наибольшая плотность наблюдалась в разреженном березовом лесу на склонах южной экспозиции; четыре гнезда на 1 км маршрута. Передвигается планирующими прыжками с дерева на дерево, на землю спускается редко. Ночной зверек; активен круглый год, зимой выходит из гнезда даже в сильные морозы.

Эктопаразитов известно немного. Имеется специфический вид блох *Eopsylla nuda* и встречается клещ *Ixodes persulcatus*.

Эпидемиологическое и эпизоотологическое значение не известно, но, по всей вероятности, оно невелико, поскольку этот одиночный ночной зверек живет в основном на деревьях. С мышевидными грызунами и иксодовыми клещами его контакт поэтому мал. Более тесная связь может быть у летяги с белками и птицами-дуплогнездниками через гнездовых паразитов и комаров, выплаживающихся в дуплах, пазухах листьев и тому подобных временных водоемах (главным образом в широколиственных лесах Дальнего Востока).

Другие виды летяг, встречающиеся южнее в дальневосточных широколиственных и восточноазиатских ксерофитных и тропических лесах, могут служить прокормителями комаров, обитающих в кронах деревьев, и участвовать в циркуляции комариных арбовирусов.

СЕМЕЙСТВО SCIURIOAE GRAY, 1821 - БЕЛИЧЬИ

Семейство включает около 40 родов с 230 видами и делится на три подсемейства: Sciurinae—древесные беличьи или настоящие белки (24—28 родов с 130—133 видами), Marmotinae—наземные беличьи или суркообразные (7—9 родов с 67—78 видами), Xerinae—земляные белки (3 рода с 6 видами). Распространены на всех материках, за исключением Австралии, о-ва Новая Гвинея, южной половины Южной Америки и Аравийского полуострова.

ПОДСЕМЕЙСТВО SCIURINAE BAIRD, 1857 — НАСТОЯЩИЕ БЕЛКИ

Подсемейство объединяет четыре трибы:

Sciurini — настоящие белки. Включает 6 родов с 44 видами, распространенными в Евразии, Северной Америке и северной половине Южной Америки.

Tamiasciurini—американские красные белки. Состоит из 1 рода с 2 видами, обитающими в Северной Америке.

Funambulini — пальмовые белки. Включает 9 родов с 45 видами, распространенными в Африке и Юго-Восточной Азии.

Callosciurini — южноазиатские белки. Включает 9 родов с 42 видами, распространенными в Юго-Восточной Азии.

Представители подсемейства настоящих белок являются второстепенными носителями чумы. Возбудителя этой инфекции выделяли от *Sciurus stramineus* в Эквадоре, от *Tamiasciurus douglasii* в США, от нескольких видов *Funambulus* в Индии, Пакистане и в Шри Ланка, от *Callosciurus erythraeus* в КНР. Известно заражение белок туляремией, лептоспирозами, риккетсиозами к клещевым энцефалитом.

Род *Sciurus* Linnaeus, 1776 — белки

По разным авторам — от 25 до 37 видов. Зверьки средней величины, длина тела до 290 мм, с длинным (более половины длины тела) хвостом, покрытым длинными густыми волосами, которые на нижней поверхности хвоста «расчесаны» на две стороны. Задние конечности длиннее передних, четвертый палец на обеих конечностях самый длинный, первый не редуцирован. Уши

сравнительно длинные, опушенные. Окраска однотонная, а *j* тропических форм с продольными полосами на спине. У северных форм цвет зимнего и летнего меха различен. Зубы с хорошо развитыми корнями, коренные низкокоронковые, жевательная поверхность бугорчато-гребенчатая, гребни низкие. Зубная формула: $\overset{i}{j} \frac{1}{1}, P \frac{2-1}{1}, M \frac{3}{3}$.

Древесные формы обитают в дуплах или построенных гнездах, питаются преимущественно семенами и почками хвойных пород (северные формы), плодами, орехами, зелеными частями деревьев и кустарников (тропические виды).

Распространены в равнинных и горных лесах Северной Евразии, Северной Америки и северной части Южной Америки в умеренном, субтропическом и тропическом поясах. В Новом Свете род представлен многими видами, в Евразии обитают два вида: обыкновенная и персидская белки.

***Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1776 — обыкновенная белка**

Длина тела 18—28 см, хвоста 14—18 см, уха 2,2—3,5 см. Конечности и уши относительно длинные. На задней ступне четыре подошвенных бугра. Подошвы зимой обрастают густым мехом. Брюшко всегда белое. Окраска верхней части туловища меняется по сезонам: летом — от охристо-красноватого и ярко рыжего до черновато-бурого и черного, зимой — от пепельно-серого до темно-серого и черного. Индивидуальная изменчивость выражена в окраске хвоста (чернохвостой, бурохвостки, краснохвостки). Имеются в отличие от персидской белки два переднекоренных зуба. 2п=40 [Орлов, 1974].

Распространена в Евразии в лесной зоне от Западной Европы до Монголии, Северо-Восточного Китая, п-ва Корея и Японии. Водится на Сахалине и Шантарских островах. На Камчатку проникла, в 1929 г. Акклиматизирована в ряде мест за пределами естественного ареала: в Крыму, на Северном Кавказе, в Тянь-Шане и Северном Казахстане (рис. 41).

Лесной зверек, гнезда устраивает на деревьях: в дуплах или строит на ветках наружное гнездо — гайно. Список естественных кормов включает свыше 130 наименований. Но основным кормом белки повсеместно в течение всего года служат семена хвойных пород, из которых наиболее важные ель, сосна кедр, в том числе слайниковый, лиственница. Обычным сезонным кормом являются шляпочные грибы (установлено поедание 45 видов). Остальные растительные корма (почки хвойных, кора молодых побегов, хвоя, лишайники, ягоды и пр.) относятся к неполноценным, сезонным или эпизодическим, потребляемым при недостатке семян и грибов. Белки часто кормятся на земле, но

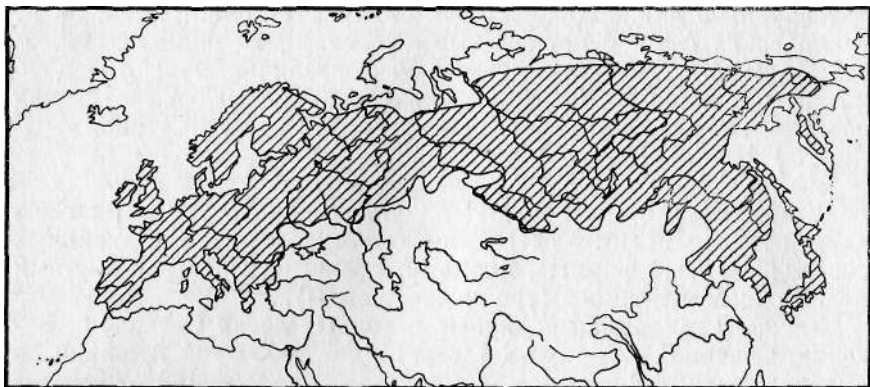


Рис. 41. Ареал *Sciurus vulgaris*

передвигаются преимущественно в кронах деревьев. Убежищами и путями передвижения наземных животных (норами, наземными гнездами, тропинками, ходами, в подстилке и почве) не пользуются.

Размножение начинается в январе — феврале и заканчивается в июле — августе. За это время самки обычно приносят два выводка. Второй, летний, помет приносят не все самки. В южных частях ареала иногда бывает третий выводок. Продолжительность беременности 35—40 дней. Интервалы между первой и второй беременностью у одной самки колеблются от 50—55 до 80 дней. В выводке обычно от 2—3 до 8—11 бельчат. Сроки и интенсивность размножения изменяются в зависимости от внешних условий, упитанности и возраста производителей.

Половозрелости белки достигают в возрасте 10—12 месяцев. Продолжительность жизни зверьков до 5 лет, а при отсутствии промысла до 8—9 лет. Взрослых зверьков в популяции обычно около 20%, а в районах нерегулярного промысла — 33—36%. Однако зверьки старше четырех лет составляют всего 2,9% популяции.

Белка предпочитает сомкнутые высокоствольные, зрелые насаждения смешанного состава: елово-кедрово-лиственничные, лиственнично-еловые, лиственнично-елово-сосновые, а также чистые ельники. Эти угодья обладают хорошими защитными и кормовыми условиями и служат белке гнездовыми и кормовыми станциями. Сосновые насаждения менее благоприятны. Сосняки-брусничники привлекают белку в основном благодаря растущим там грибам. Разреженные багульниковые сосняки мало привлекаются, и белки там встречаются (редко). Березняки посещаются белкой в годы, когда она питается преимущественно грибами.

Сосняки и березняки служат белке главным образом кормовыми станциями.

Белкам свойственны сезонные миграции. Начало летних миграций определяется сроками размножения. Белчата становятся самостоятельными только на третьем месяце жизни. Поэтому расселение первого выводка происходит во второй половине июля и в августе. Станциями размножения белки служат высокоствольные еловые и кедровые леса. В случае неурожая семян в этих лесах вслед за молодыми начинают кочевать и взрослые зверьки. Осенью белки появляются в различных биотопах, где в период размножения их не было: в редкостойных сосновых, березовых лесах, молодняках, на болотах и даже безлесных участках. Кочевки продолжаются до зимних морозов и выпадения глубокого снега, препятствующего передвижению. Тогда зверьки останавливаются на зимовку, строят зимние гнезда. Если в местах зимовки отсутствуют семена хвойных, белки питаются почками древесных пород, лишайниками, древесными грибами. При значительном неурожае корма на больших территориях миграции белки приобретают массовый направленный характер.

Белка активна днем; зимой в спячку не впадает, но в очень сильные морозы может по нескольку недель не выходить из тайны.

Промысловый вид. Охотятся на белку с собакой. Отстрел ведется зимой.

Белка имеет собственных специфических эктопаразитов и общих с другими грызунами, живущими на деревьях (летагой, сонями). Для нее характерны блохи: *Tarsopsylla octodecimdentata*, *Aenigmopsylla grodekovi*, *Ceratophyllus sciurorum*. На белке встречаются многие виды клещей (иксодовые, гамазовые, краснотелки). Однако в число основных прокормителей кровососущих клещей она не входит благодаря преимущественно древесному образу жизни. Особенно сильно белки бывают поражены эндопаразитами (зарегистрировано 50 видов; средняя зараженность 58,9%), среди которых преобладают кокцидии, ленточные (тении) и круглые (оксиуриды) черви. Чаще всего белки страдают от специфических кокцидозов. Наиболее полные сведения по образу жизни обыкновенной белки представлены в книгах следующих авторов: А. Н. Формозов и др. [1934], О. В. Егоров [1961], И. Д. Кирис [1973], М. Шоптен [M. Shopten, 1954]; В. Гевальт [Gewalt, 1956].

Контакт белки с наземными видами млекопитающих и их эктопаразитами ограничен. Вероятно, поэтому, она относительно редко вовлекается в эпизоотии, текущие на этих видах, и нигде в природных очагах не является основным носителем возбудителя. По восприимчивости и инфекционной чувствительности к туляремии белка относится ко II группе восприимчивых, но ма-

лочувствительных животных [Олсуфьев, Дунаева, 1970]. Тем не менее в Якутии эпизоотия туляремии, протекавшая среди зайцев-беляков и мелких грызунов, распространилась на популяцию белок и вызвала среди них гибель [Кирис, 1973].

В Хакасии у белок установлен листериоз; в Павлодарской области отмечено массовое заболевание белок-телеуток пастереллезом; на северо-востоке Якутии наблюдался падеж белок от диплококковой септицемии; от белки выделены возбудители клещевого энцефалита и лептоспироза «серогруппы *Hebdomadis* [Кирис, 1973], найдены антитела к лихорадке Ку [Федорова, 1968]. В Англии описано массовое заболевание и гибель белок, вызванные стафилококком [Edward, 1962].

Обыкновенная белка — важный промысловый вид и ежегодно заготавливают много сотен тысяч шкурок этого зверька. Несмотря на это, массовых заболеваний охотников, обусловленных заражением от белки, до сих пор не известно.

В Северной Америке (США, штат Айова) от белки *S. niger* выделена культура лептоспир *L. grippotyphosa* [Diesch e. a., 1967], а в штате Калифорния (США) у этой белки описан случай бешенства [Carrucci e. a., 1972] и установлена туляремия [Олсуфьев, Дунаева, 1970]. У белки *S. carolinensis* в США установлен столбняк и выделена культура *Clostridium tetani* [Wobeser, 1969].

ПОДСЕМЕЙСТВО MARMOTINAE РОСОСК, 1923— НАЗЕМНЫЕ БЕЛИЧЬИ

Подсемейство включает 7—10 родов с 70—82 современными видами, объединяемыми в пять триб (Tamiini — бурундуки, Otospermophilini — американские суслики, Citellini — настоящие суслики, Marmotini — сурки, Synomysini — луговые собачки), распространение которых охватывает внетропическую Евразию и Северную Америку [Громов и др., 1965; MacClintock, 1970].

Представители двух триб — американских сусликов и луговых собачек — распространены только в Северной Америке.

Триба Otospermophilini — американские суслики. Включает 4 рода с 18 видами (Otospermophilus — 6 видов, Xerospermophilus — 2 вида, Ictidomys — 5 видов, Ammospermophilus — 5 видов). Суслики разнообразных размеров, от видов, чья длина меньше 250—260 мм и вес около 150 г (Ammospermophilus, Xerospermophilus), до зверьков с длиной тела, превышающей 500 мм (*O. variegatus*). Обитают в равнинных и горных степях, полупустынях и пустынях Северной Америки. Ряд видов (*O. beecheyi*, *O. variegatus*, *O. lateralis*) относятся к основным хозяевам чумы в Северной Америке. *A. leucurus*, *Ot. beecheyi* известны как носители туляремии.

Триба *Synomyini* — луговые собачки. Содержит один род с пятью видами (*Synomys gunnisoni*, *S. leucurus*, *S. ludovicianus*, *S. mexicanus*, *S. parvidens*). Зверьки среднего размера, достигающие величины крупных сусликов, длина тела 350—430 мм, вес до 1400—1700 г. Похожи на миниатюрных сурков, окраска однотонная светло-желтая. Наружное ухо короткое и широкое, умеренно опушенное. Хвост короткий, редко длиннее 1/4 туловища, хорошо опушенный. Колониальные, дневные зверьки, строящие глубокие норы с большими наружными выбросами. Распространены в прериях, полупустынях и пустынях центральной и южной части Северной Америки. Все пять видов известны как хранители чумы. В США возбудитель чумы был изолирован от луговых собачек на территории восьми штатов. В связи с тем, что аборигены Северной Америки охотно используют луговых собачек в пищу, эти зверьки до настоящего времени служат в США источником заражения чумой людей. С 1956 по 1969 г. из 35 случаев первичного заражения людей чумой 9 возникли в результате контакта с луговыми собачками [Kartman, 1970].

Триба *Marmotini* — сурки. Включает род *Marmota* с 8—14 видами.

Род *Marmota* Frisch, 1775 — сурки

В составе рода насчитывают до 14 следующих видов:

M. himalayana Hodgs.— гималайский сурок. Кариотип не известен. Распространен в высокогорных лугах, степях и тундростепях Центральной Азии от Куньлуня, Наньпаниа до Гималаев.

M. bobak Mull.— байбак (2п=38). Распространен в зональных степях Евразии от Украины до Иртыша.

M. baibacina Kast.— серый сурок (2п=38). Распространен от Казахского мелкосопочника, Новосибирской и Томской областей до Тянь-Шаня и Алтая.

M. sibirica Radde — тарбаган (2п=38). Распространен в степях Монголии.

M. menzbieri Kasch.— сурок Мензбира (2п=38). Западный Тянь-Шань (Таласский Алатау, Чаткальский и Кураминский хребты).

M. caudata Geof.— длиннохвостый сурок (2п=38). Горные и высокогорные районы от среднеазиатских республик СССР до Пакистана и Индии.

M. marmota L.— альпийский сурок (2п=38). Высокогорные луга Альп, Карпат и Пиренеев.

M. camtschatica Pall.— черношапочный сурок (2п=40). Альпийские луга и тундро-степи Восточной Сибири.

M. olympus Merг — олимпийский сурок (2п=40). Горы Олимпес на северо-западе США.

M. caligata Esch.— седой сурок (2п=42). Высокогорья северо-западной и западной частей Северной Америки.

M. vancouverensis Swarth.— ванкуверский сурок (2п=42). Высокогорья хребтов на р-ве Ванкувер, Канада.

M. flaviventris Aud. et Bach.— желтобрюхий сурок (2п = 42). Западная часть Северной Америки.

M. monax L.— лесной сурок (2п—38). Открытые биотопы лесной зоны Северной Америки, от юго-восточной Аляски до Атлантического побережья.

M. broweri Hall and Gilm.— аляскинский сурок (2п=36). Аляска.

Многие авторы считают тарбагана, серого и гималайского сурков лишь подвидами байбака. Есть мнение, что ванкуверский сурок является подвидом серого сурка.

Сурки отличаются от других представителей подсемейства наземных белчиных крупными размерами (вес до 8 кг, длина тела до 60 см, кондилобазальная длина черепа до 114 мм) и образом жизни.

Сурки широко распространены в открытом ландшафте гор и равнин северного полушария (рис. 42). Многие виды обитают в горных степях Средней и Центральной Азии, проникая на север до холодных тундро-степей за полярным кругом в Восточной Сибири и на Аляске. Как в Старом, так и в Новом Свете известны горные виды с ограниченными ареалами.

В плиоцене и в конце плейстоцена распространение рода было более южным (Кавказ, юг США), а в Восточной Европе сурки доходили в северном направлении до широт Москвы. В историческое время их ареал сокращается под влиянием деятельности человека, особенно у видов — обитателей равнин.

Сурки населяют зональные и горные степи и луга, высокогорные тундры и пустыни, каменистые биотопы в различных высотных поясах гор. Повсеместно они предпочитают местообитания с низкотравной растительностью, не ограничивающей кругозора. Некоторые виды не избегают леса и высокогорных лугов, поселяясь на опушках и по речинам. Излюбленными местообитаниями горных сурков являются нагромождения камней, в частности морены, среди альпийских лугов и луго-степей.

Важнейшими условиями, которым должен удовлетворять биотоп сурка, являются возможность обеспечения пищевых потребностей в соответствии с зеленоядностью (длительная вегетация растительности) и наличие слоя мелкозема для выкапывания достаточно глубоких нор. В разных частях огромного ареала местообитания разнообразны, но повсеместно зверьки поселяются на участках с расчлененным рельефом и комплексной

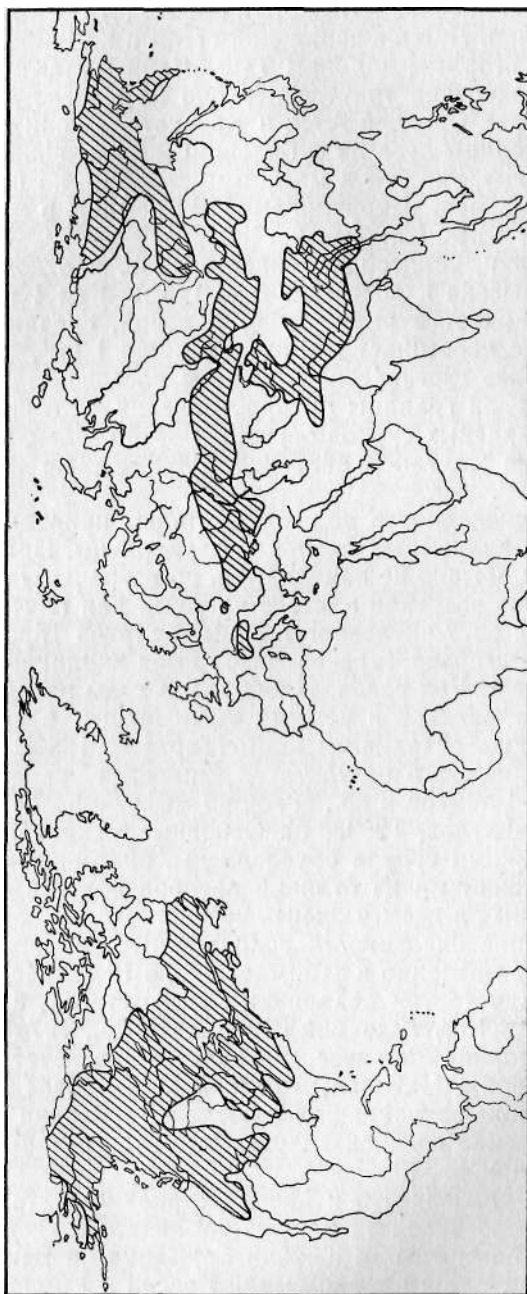


Рис. 42. Ареал рода *Marmota*

низкотравной растительностью, что и объясняет мозаичное размещение их колоний. Лишь в зональной степи и по широким всхолмленным высокогорным долинам Тянь-Шаня и Памиро-Алая их непрерывные поселения тянутся нередко на многие десятки километров. В горах Средней Азии и Казахстана они в основном живут выше границы леса на субальпийских и альпийских лугах и в горной тундре, тяготея к мягкому рельефу, но не избегают также скалистых мест и крупноглыбовых осыпей, в которых устраивают летние убежища.

На территории, занятой колонией сурков, плотность населения довольно высока и достигает 8—10 особей на 1 га. Однако, благодаря мозаичности размещения колоний, средняя численность обычно не превышает 300 зверьков на 1 км², даже при степном, наиболее густонаселенном типе поселения. У верхней и нижней высотной границы распространения в горах численность серых и красных сурков обычно 10—30 особей, а черношапочных сурков в Якутии [Капитонов, 1960] — даже менее пяти зверьков на 1 км².

Колебания численности под воздействием природных факторов невелики и, видимо, не более чем двухкратны. При этом контуры поселений обычно не изменяются, но возрастает или уменьшается плотность зверьков в менее удобных для обитания колониях. Подобный рост численности серых сурков произошел в сухостепных предгорьях Терской-Алатау под влиянием обильных осадков в конце 1940-х годов. Наоборот, в годы засух описаны перемены тарбаганов и рост их численности в высокогорье Хангая, где лучше сохранялся корм [Тарасов, 1950]. Заметное снижение численности в результате эпизоотии не установлено [Кучерук, 1955; Бибиков и др., 1973], но местное воздействие они оказывают [Некипелов, 1959а, б]. Основные механизмы регулирования численности сурков обусловлены, видимо, перегруппировками, вытекающими из отличий воспроизводства и смертности в оптимальных и пессимальных частях целостных поселений.

Восстановление численности сокращенных человеком популяций протекает медленно и занимает около 10 лет, если участок большей площади (сотни квадратных километров), а плотность составляет около 10% исходной [Бибиков и др., 1973]. На небольших территориях процесс ускоряется за счет вселения зверьков со стороны. Начальным этапом восстановления является перегруппировка сохранившихся после истребления одиночных зверьков и усиление воспроизводства во вновь возникших семьях [Бибиков, Жирнова, 1956].

Сокращение численности и ареала сурков — обитателей равнин — происходило вслед за распашкой зональных степей. Еще до XVIII в. байбак исчез в Южной Германии и Венгрии, а в XIX в. на большей части черноземной России и Украины [Огнев,

1947]. Уже в нынешнем столетии по этой же причине и вследствие хищнического промысла сильно сократилось распространение байбака в Казахстане (1920-е и 1960-е годы), Забайкалье (1920-е и 1940—1950-е годы) и Монголии (1960-е годы). Наоборот, на Украине, в Воронежской, Ростовской и Ульяновской областях в последние десятилетия, благодаря охране, наблюдается некоторое увеличение их численности и расселение.

Возможности сельскохозяйственного освоения горных степей ограничены, и популяции горных видов меньше страдают от антропогенного воздействия. Однако их распространение сокращено неумеренным промыслом в нижнем, более доступном поясе гор Средней Азии, Казахстана, Алтая и Южной Сибири. В 1950-е и 1960-е годы значительно уменьшена численность красного и серого сурков в высокогорье Центрального Тянь-Шаня (Алайская долина, Аксай, верховье рек Нарын, Сарыджаз и Текес) с целью оздоровления Центрально-Тяньианских и Алайского природных очагов чумы. Но к настоящему времени на большей части этой площади (10 тыс. км²) численность их восстановилась.

Все сурки — типичные зеленояды. Они предпочитают сочные и молодые части растений — листья, побеги, цветы, незрелые плоды. Повсеместно в пище преобладает мезофильное разнотравье, особенно богатые белком бобовые растения* (астргалы, остролодки и др.). Весной среди поедаемых видов заметную роль играют эфемеры, злаки, осоки, а в некоторых местах также и подземные части растений. Списки кормовых растений включают нередко более сотни видов, но многие из них потребляются в малом, количестве и короткое время [Бибиков, 1967].

Предпочитание сочных, растущих частей растений согласуется со слабым пережевыванием пищи, вследствие чего в желудках сурков обнаруживаются их крупные куски. С пищевой специализацией связана и манера кормежки. Пасущийся зверек постоянно передвигается, выбирая и скусывая излюбленные части растений. Животная пища используется редко. Только в необычных условиях, например при засухе и недостатке влажного корма, может существенно возрасть роль саранчовых, наземных моллюсков, гусениц и т. п.

На зиму корм не запасают, но к осени накапливают много жира (до 40% к весу тела), который расходуется в период спячки и в течение первого месяца наземной активности. Упитанность служит наглядным показателем физиологического состояния зверьков, и ее изменения (сезонные, годовые, ландшафтные и др.) коррелируют с чувствительностью организма к возбудителям различных болезней.

Потомство сурки приносят один раз в году, весной. В выводках обычно около пяти сурчат, до 70% которых погибает в те-

чение первого года жизни. Воспроизводство замедлено поздним половым созреванием (в годовалом возрасте у лесного сурка, в двухлетнем — у сурка Мензбира, трех- и четырехлетнем — у большинства остальных видов). Продолжительность жизни в природе — до 15 лет, но в популяции встречаются лишь единичные особи старше 10 лет.

Различия величины приплода, так же как и участия самок в размножении, обусловлены ландшафтными условиями жизни, степенью упитанности в предыдущем сезоне и ходом спячки [Некипелов, 1957; и др.]. Зависят они также и от возрастного состава популяции, поскольку более молодые и старые самки отличаются пониженным воспроизводством. Наиболее высока интенсивность размножения у американского лесного сурка [Snyder, Christian, 1960] и черношапочного в Якутии [Капитонов, 1960]. Понижена она у сурка Мензбира.

В популяциях с разреженной численностью размножение усиливается благодаря увеличению размера выводков и более раннему половому созреванию молодых. Однако непременным условием увеличения воспроизводства в сокращенной популяции является завершение перегруппировки сохранившихся зверьков.

Местообитания сурков легко узнать по наличию сурчин — холмиков задернованного грунта, выброшенного при рытье нор. Сурчины достигают в поперечнике 20 м и высоты 1 м. На них располагаются входные отверстия, ведущие вглубь подземного убежища. Число их варьирует от 1 до 10, причем выходов больше в увлажненном ландшафте, где выгодна усиленная вентиляция, способствующая оттаиванию и просыханию грунта. Горные виды часто пользуются расщелинами и пустотами в скальной породе, а их норы иногда не имеют заметных сурчин.

Гнездовая нора — грандиозное подземное сооружение. Протяженность ходов нередко достигает 50 м, а глубина расположения камер — 3 м и более. Глубже других камер находится зимняя, в которой семья совместно (кроме лесного сурка, зимующего поодиночке) проводит спячку. Летние камеры меньше размером и устроены на небольшой глубине, обычно до 1 м. Камеры устланы гнездовой подстилкой из сухой травы или, реже, растербленных корневищ. Там, где зверьки спят зимой, подстилки бывает много, до 16 кг. Микроклимат различен в разных частях сложного подземного сооружения; он наиболее постоянен на большей глубине, в зимних камерах. Для еще большей изоляции сурки забивают ходы, ведущие к зимней камере, земляными «ли травяными пробками». Зверьки и их сожители отлично используют микроклиматические особенности своего убежища, перемещаясь в различные его части соответственно сезону года. Некоторым же популяциям сурков свойственна смена зимних и летних

нор. Такие норы сохраняются тысячелетиями и используются многими поколениями сурков [Динесман, 1968].

Помимо основной гнездовой норы на участке обитания семьи сурков имеется до десятка защитных нор, в которые зверьки скрываются при внезапной опасности. Они устроены просто и не имеют гнездовых камер.

Привязанность к норам и большая продолжительность жизни обуславливают оседлость сурков, территориальный консерватизм. Вместе с тем емкость местообитаний ограничена для этих крупных грызунов, и новые их генерации вынуждены расселяться, покидая родительский участок. Мечевие серых сурков в Тянь-Шане показало, что на расстояние свыше 1 км переместилось лишь 5% повторно выловленных зверьков. Остальные оставались поблизости от первоначального места вылова.

Семейно-групповой образ жизни выражается в совместной зимовке, в мирных отношениях между особями разных поколений и в общем пользовании пастбищем и норами на участке обитания. «Закрепление» территории за семейными группами хорошо выражено у всех видов и подкрепляется маркировкой участка. Размеры семейных участков от 0,5 га до нескольких десятков гектар в зависимости от степени благоприятности местообитания и плотности зверьков. Участки обитания соседствующих семей занимают территорию, населенную парцеллами или колониями, жители которых объединены генетически и этнологически — единой реакцией на внешние раздражения, например, неожиданно возникшую опасность. Перемещения зверьков чаще всего происходят в границах колонии, что, видимо, очень важно для понимания закономерностей распространения эпизотии.

Существенной чертой характеристики каждой колонии или элементарной популяции сурков служит постоянство обеспечения кормовых и защитных условий. Обитатели колоний, размещенных в оптимальных местообитаниях, представлены в основном оседлыми особями, в то время как в других живут преимущественно более подвижные зверьки (неполовозрелые, яловые самки, неустроенные самцы). Доля оседлых животных весьма изменчива, и от возрастного состава обитателей колонии (как впрочем, и ее отдельных частей) зависит уровень популяционного контакта. Последний осуществляется в первую очередь среди обитателей колонии и не столь постоянно между зверьками соседних колоний.

Более крупной и обособленной пространственной группировкой является местная популяция, объединяющая в горах население сурков в бассейне небольшой речки. Составляющие местную популяцию колонии обычно разнокачественны, причем те из них, которые размещены в оптимуме, служат «фокусами», притяни-

вающими население менее ценных местообитаний, или центрами расселения при изменившихся условиях. Более высок популяционный контакт там, где оптимальные местообитания занимают небольшую часть поселения.

Постоянные перемещения сурков вызывают смена летних и зимних нор, наличие и доступность корма в разных частях участка обитания семьи или колонии. В связи с засухой или, наоборот, задержкой таяния снега кормовые перемещения происходят на сотни метров и приводят к росту контакта зверьков с норами. Иногда подобные перекочевки усиливаются под влиянием деятельности человека (размещения юрт, снотобоя и т. п.). Закономерные передвижения вызывает также расселение подростов (часто после 2-й или 3-й спячек), но они охватывают лишь часть популяции и не имеют столь большого эпизоотологического значения, как расселение сусликов.

Сезонные различия активности сурков отчетливы. Ранней весной после завершения спячки зверьки мало активны и не отходят далеко от зимних нор. Постепенно возрастает продолжительность пребывания их на поверхности и дальность перемещений, достигающие максимума ко времени выхода подростка. Во второй половине лета внутривидовой контакт неуклонно снижается по мере приближения спячки.

Нарушение структуры популяции при разреживании численности сопровождается увеличением подвижности сохранившихся особей, перегруппировкой их в оптимальные местообитания и образованием новых семейных групп. До окончания перегруппировок внутривидовой контакт повышен, что способствует сохранению и распространению возбудителей болезней.

В норах сурков и в их шерсти наиболее многочисленны из кровососущих паразитов блохи и иксодовые клещи. Вши *Meohaemotopinus palearcticus* и *Enderleinellus longuiccephalus* обычны, но немногочисленны. Другие кровососы (аргасовые, гамазовые и краентелковые клещи и двукрылые — комары, оводы, редко москиты) связаны с сурками мало и не по всему ареалу. Например, из гамазовых клещей на монгольском сурке и байбаке встречены представители рода *Haemogamasus*, на альпийском и байбаке — *Hirstionyssus blanchardi* и на лесном — *Haemolaelaps glasgowi*. Находки краснотелковых и аргасовых клещей единичны. Личинки оводов рода *Oestromya* паразитируют под кожей красного сурка в Таджикистане и у монгольского сурка в Забайкалье.

Известно более десятка видов иксодовых клещей, найденных в шерсти сурков, во лишь один — *Ixodes stenuatus* — является их специфическим паразитом в Евразии. Это относительно теплолюбивая форма до сих пор не найдена на черношалоном сурке в Восточной Сибири и на альпийском сурке; крайне редка она

и в холодном высокогорье Центральной Азии. *I. crenulatus* зимуют в трещинах ходов и камер сурочьей норы. На зверьках встречается во всех стадиях метаморфоза, причем в наибольшем числе ранней весной. Более многочисленны они (до нескольких тысяч в одной норе) в степном и лугостенном поясе гор, причем индексы обилия на зверьках достигают многих десятков экземпляров [Бибииков, 1967].

Блохи — наиболее обычные и хорошо изученные паразиты сурков. Эти насекомые обладают специфическим механизмом передачи возбудителей бактериальных болезней — блокообразованием — и играют важную роль в существовании природных очагов. Специфических для этих грызунов видов блох немного, но кроме них на сурках постоянно обнаруживают этих насекомых, свойственных другим животным, — мышевидным грызунам, сусликам, хищникам, птицам [Иофф, 1949]. Подобные находки указывают на наличие контактов через эктопаразитов и подтверждают большое значение сурочьих нор, в которых осуществляется обмен блохами между хозяевами норы и их многочисленными сожителями.

Повсеместно на сурках Евразии (кроме Альп) паразитирует блоха *Oropsylla silantiewi*. В Северной Америке ее замещает *O. arctomys* и *Diamanus (Oropisylla) montanus* [Jellison, 1945]. В горах Средней Азии распространены *Rhadinopsylla li ventricosa*, обитающие в подстилке сурочьих гнезд и лишь на короткое время нападающие на хозяев для кровооосания. Более тесные связи с самими зверьками имеют представители рода *Ceratophyllus* — *C. lebedewi* (красный и серый сурки), *C. menzbieri* (сурок Мензбира), *C. dolabris* (серый и гималайский сурки); они большую часть времени проводят на теле грызунов.

Основное количество блох находится в гнездах сурков (более 95% их популяции). На участке обитания семьи сурков их общая численность колеблется от 300 до 800 насекомых [Бибииков и др., 1973]. Сезонные изменения численности обусловлены наличием одного (в районах преобладания *Ceratophyllus*) или чаще двух пиков, которые обусловлены весенним и позднелетним выплодами блох новой генерации. По данным радиоактивного мечения в Тянь-Шане, перед выходом сурков из спячки более 60% популяции блох в зимних норах составляли молодые, 34% взрослые позднелетней и осенней генераций и 5% старые особи [Берендяева и др., 1967]. Скорость отмирания блох замедлена в холодном высокогорье, что способствует сохранению зараженных переносчиков и возбудителя чумы от одного эпизоотического сезона до другого. Сурки установлены как носители возбудителей в природных очагах различных болезней (табл. 13), но лишь в немногих случаях (чума и, вероятно, энцефалит Повасана) они играют роль основного хозяина.

Таблица 13. Носительство сурками возбудителей болезней в природе

Болезни	Местонахождение	Автор
Пастереллез	Монголия	Кучерук и соавт. [1951]
Псевдотуберкулез	То же	Шамова [1959]
Салмонеллез	Монголия и Забайкалье	Кучерук и соавт. [1951]; Тимофеева, Головачева [1961]
Эризипелюид	То же	Тот же
Листерииоз	Забайкалье	» »
Туляремия	То же	» »
Чума	Забайкалье, Наньшань, Тянь-Шань, Памиро-Алай, США, Канада	Ралль [1960]; Бибииков и соавт. [1973]
Лептоспирозы	Тянь-Шань, Пенсильвания (США)	Ананьин [1971]
Риккетсиозы	Северный Казахстан, Скалистые горы (США)	Карулин, Пчелкина [1958]; Федорова [1968]
Токсоплазмоз		Калякин [1971]
Энцефалит Повассана	Колорадо, Южная Дакота (США), Онтарио (Канада)	McLean e. a. [1964; 1965]

Как видно из таблицы, круг зоонозов, в существовании которых принимают участие сурки, довольно широк. Вероятно, этот список далеко еще не полон, а для большинства установленных для сурков болезней не выяснено распространение природных очагов и закономерности циркуляции возбудителя. Нередко в одной и той же местности у сурков одновременно протекают эпизоотии нескольких болезней. Так, заболевания пастереллезом, сопровождающиеся выделением штаммов эризипелотрикса и салмонелл и вызывавшие большой падеж, наблюдались на территории чумных очагов [Кучерук и др., 1951; Шамова, 1959]. Также установлено смешанное инфицирование сурков возбудителями туляремии, псевдотуберкулеза, листериоза и чумы в различных сочетаниях.

О частоте вовлечения сурков в эпизоотии сведения по большинству выявленных инфекций скудны. Поэтому приведем лишь данные по недавно выявленной эпизоотии энцефалита Повассана, пастереллезу и наиболее полно изученным эпизоотиям чумы.

Эпизоотия энцефалита Повассана (группа Б клещевых вирусов) в популяции лесных сурков изучена Мак Ливом с соавторами [McLean e. a., 1964, 1965] в Онтарио (Канада). Главный переносчик клещ *Ixodes cookei*—паразит сурка. Изоляция двух штаммов вируса из крови сурков весной 1964 г. показывает наличие активной инфекции уже в это время. Антитела к вирусу

Повассана обнаружены у 148 из 350 исследованных сурков. Титры серологических реакций нарастали у сурчат от 0 в мае до 25% в августе. Наличие эпизоотии подтверждено более чем в половине обследованных точек. Кроме сурков в нее вовлекались красные белки и мышевидные грызуны.

Разлитая эпизоотия пастереллеза изучена в Восточной Монголии в 1944 г. [Кучерук и др., 1951]. На обследованной территории, протяженностью более 50 км с востока на северо-запад, установлен значительный падеж тарбаганов (всего подобран 331 труп). Начало эпизоотии не установлено, в июне она была наиболее интенсивной, а с первой половины июля падеж прекратился. Наибольшая интенсивность падежа (0,6 трупа на 1 га) отмечена на участке высокой плотности населения сурков.

Чумные эпизоотии протекают обычно локально, охватывая ограниченные части популяции и колонии сурков. Одновременно болеют чумой обитатели нескольких семейных участков, в то время как большая часть местной популяции в данном сезоне остается свободной от возбудителя. Даже в Монголии и Забайкалье, где описаны разлитые эпизоотии на площади в несколько десятков квадратных километров [Некипелов, 1959; Тарасов, 1961], больных зверьков находили лишь в отдельных пунктах. Еще более ограничены в пространстве эпизоотии чумы в горах Средней Азии, где одна выявленная эпизоотия приходится на 10—30 км² площади обследованных очагов чумы. При этом среднее число зараженных зверьков не превышает, как правило, 2—3% от числа исследованных. Однако непосредственно в точках протекания эпизоотии зараженность зверьков может достигать 11,8% [Бибиков и др., 1973] или даже 22% от числа зверьков в норах, где выявлены больные животные.

Отношение сурков к возбудителям болезней экспериментально изучено только при туляремии и чуме. В. В. Рошин и соавторы [1969] установили, что серый и красный сурки высокочувствительны к тулярийному микробу, а байбак из Северного Казахстана малочувствителен к этой инфекции и отнесен ими ко II группе. DCLM для степного сурка составило 10⁸ микробных клеток (м. к.). Байбак же с Украины оказался высоковосприимчивым и высокочувствительным к туляремии. При заражении дозой 1—10 м. к. в опытах установлена генерализованная тулярийная инфекция и гибель на 5—13-е сутки [Ландик и др., 1968].

По отношению к чумному микробу все изученные сурки оказались восприимчивыми. Чувствительность их отличается у разных видов и по сезонам года. Она понижена в период спячки и наиболее высока в середине периода активной жизни [Гайский, 1944]. Ранней весной зверьки относительно резистентны, особенно взрослые (LD₅₀ У серого сурка — 1905 м. к.). В мае — июле

LD_{60} колеблется в пределах 26—60 м. к., но ко времени залегания в спячку этот показатель чувствительности организма возрастает до 676 м. к. [Пейеахие, 1968]. Сходные сезонные изменения чувствительности установлены у монгольского и красного сурков. Однако последний оказался в целом более резистентным сравнительно с другими видами [Бибиков и др., 1973].

Резкие изменения организма сурков как среды обитания чумного микроба наблюдаются перед залеганием в спячку и во время нее. Л. А. Пейеахие [1958] заразил 108 серых сурков в августе дозами 100—200 тыс. м. к.; 23 животных (21%) погибли от чумы до начала спячки, у 7 (6,3%) наблюдалась генерализация инфекции весной, остальные освободились от микроба чумы. Сходные результаты получены и в опытах с красными сурками, но возможность переживания микробов в течение зимы в организме этого вида была меньше. Надо заметить, что экспериментальное изучение сурков позволяет заключить о наличии чувствительных к чуме особей также и в периоды высокой резистентности благодаря эколого-физиологической неоднородности популяции.

Пути передачи возбудителей в популяции сурков хорошо изучены только в природных очагах чумы. При других инфекциях этот вопрос применительно к суркам исследован недостаточно. Так, предполагают, что в природном очаге энцефалита Повассана сурки получают вирус после выхода из спячки со слюной при питании клещей, которые сохраняют его зимой и передают от одной стадии развития другой. Сходные пути передачи осуществляются с помощью иксодовых клещей в очагах риккетсиоза. Однако заражение теплокровного хозяина происходит обычно алиментарным или респираторным путем через содержащие вирус фекалии клещей [Балашов, 1967]. Так же, как и при вирусе энцефалита, травсовариальная передача риккетсий осуществляется непостоянно. В природных очагах туляремии наиболее эффективными переносчиками и хранителями микроба служат иксодовые клещи, однако их роль в передаче возбудителя суркам специально не исследована.

В сурочьих очагах чумы длительное сохранение микроба обеспечивают блохи (до 420 дней у *R. li ventricosa*). Передаче инфекции здоровому сурку от питавшейся на больном зверьке блохи способствует образование у нее блока — закупорки преджелудка размножившимися микробами. При попытке кровоеосащения поступающая кровь смывает микробы с передней части пробки и они попадают в организм реципиента. У разных видов сурочьих блох частота блокирования преджелудка составляет 8,6—25% (при температуре +10°). Более высокая температура уменьшает частоту блокообразования. Нередко блок образуется спустя длительный срок после заражающего кормления: через

два, три и даже семь месяцев. Эти данные подтверждают возможность заражения зверьков перезимовывавшими насекомыми, которые получили возбудителя предшествовавшим летом.

Природные очаги чумы занимают небольшую часть ареала сурков в Забайкалье, Хентее, Хангае, Северном Тибете, Алтае, Тянь-Шане, Алае и Гиссаре и, вероятно, Западном Непале (где в 1963 и 1967 гг. зарегистрированы вспышки чумы местного происхождения). Вне пределов очагов полностью лежат ареалы черношалочного сурка, казахстанского и европейского байбаков и альпийского сурка. В Северной Америке география очагов чумы сурков изучена слабее, чем в Азии, и известно лишь о выделении чумного микроба из желтобрюхих сурков или их блох в нескольких штатах США и в провинции Британская Колумбия в Канаде [Pollitzer, 1954]. Причины столь мозаичного размещения очагов не установлены, но предполагают решающее значение особенностей ландшафта и климата, определяющих тип поселения сурков, ритм их жизни, обилие и активность блох — переносчиков и хранителей микроба. Важную роль придают высокой подвижности грызунов, обеспечивающей устойчивый контакт в их популяциях [Бибиков и др., 1973],

В Тянь-Шаньских, Алайском и Гиссарском природных очагах чумы основные носители — серый и красный сурки. В качестве дополнительного резервуара инфекции выступают полевки *Microtias gregalis* и *M. carruthersi*. В очагах, лежащих восточнее, а именно в Забайкалье, Хентее, Хангае, Монгольском Алтае, северном Тибете, кроме монгольского или гималайского сурков, основными носителями являются суслики — даурский и длиннохвостый. Примечательно, что в местах, где сурков стало мало (Тува, Забайкалье), на фоне несомненного снижения активности эпизоотии микроб чумы сохраняется в популяциях сусликов. Смена функций основного носителя, описанная впервые Мейером [Meuer, 1947], является важной, но недостаточно изученной при чуме особенностью, которая вытекает из значительных сдвигов в биопенотической структуре очага и изменяет условия циркуляции чумного микроба, а возможно, также биологические и патогенные свойства возбудителя (алтайские и гиссарские штаммы).

В соответствии с четким сезонным ритмом жизни сурков, чередованием периодов спячки и наземной активности эпизоотии в их популяциях протекают исключительно в летнее время. При этом интенсивность эпизоотии обусловлена сезонными изменениями внутривидового контакта и чувствительности организма к чумному микробу [Бибиков и др., 1973]. Так, ранней весной, в течение 1,5—2 месяцев после выхода зверьков из спячки, массовые заболевания отсутствуют. В это время происходит накопление возбудителя чумы. По мере переселения животных в летние норы они подвергаются нападению перезимовавших

гам голодных блох. Повторные кровососания стимулируют размножение чумного микроба в организме насекомых и увеличивают число заблокированных блох в природе. Снижение резистентности организма способствует появлению больных животных с сепсисом.

В середине лета напряженность эпизоотии резко возрастает. Она совладевает с линькой сурков, высокой их подвижностью и контактом с летними норами, температура в которых благоприятствует частому питанию блох и интенсивному блокообразованию, необходимому для эффективной передачи возбудителя. В последнем месяце бодрствования происходит постепенное угасание эпизоотии в связи с уменьшением подвижности сурков и возрастанием сопротивляемости чумному микробу организма большинства сильно заживших животных. Однако в популяции всегда имеются отдельные особи, не подготовившиеся к спячке и склонные к «бродажничеству». Вероятно, они-то и составляют в последней фазе тот «горючий материал», который обеспечивает продолжение эпизоотии вплоть до залегания в спячку. В восточных очагах большую продолжительность эпизоотии— до 6—8 месяцев [Некипелов, 1959б, в; Кучерук, 1960] обеспечивает вовлечение в нее сусликов, а также пищух и полевок.

Сезонные изменения напряженности эпизоотии чумы среди сурков в различных очагах внетропической Азии сопоставил В. В. Кучерук [1960]. Он установил, что в высокогорных очагах кривая течения эпизоотии одновершинна, а в более теплых, визкогорных, намечается две вершины: поздневесенняя (майская или июньская) и осенняя, приходящаяся на август— сентябрь. Эти различия объясняются сроками бодрствования сурков и вовлечением других грызунов, обеспечивающих продолжение эпизоотии после залегания сурков в спячку.

Сохранение чумного микроба зимой происходит как в организме теплокровных хозяев (иногда они погибают в результате генерализации процесса весной следующего года), так и в перезимовавших зараженных блохах. В пользу преимущественного значения последних свидетельствует многочисленность случаев обнаружения чумных блох весной при редкости находки в этот период больных зверьков [Бибиков и др., 1973]. Зараженные блохи перезимовывают, вероятно, не только в зимних камерах вместе со спящими зверьками, но и в летних норах, где отрицательная температура нередко может способствовать их «консервации» в состоянии глубокого холодового оцепенения.

Годовые изменения напряженности эпизоотии чумы известны давно. Еще в конце прошлого века указывали на связь моров у тарбаганов с засухами, а впоследствии П. П. Тарасов [1961] подтвердил и объяснил ее на большом материале. Обострение эпи-

зоотии чумы при засухе вызывают: 1) повышение подвижности грызунов из-за недостатка корма и увеличение в связи с этим контакта в Их популяциях; 2) ослабление организма грызунов, а следовательно, и падение устойчивости к заболеваниям; 3) увеличение блошиности ослабленных недостатком корма и бродящих в поисках его зверьков. Кроме того, в условиях засухи, вероятно, возрастает эффективность передачи чумного микроба, вследствие увеличения активности блох.

В высокогорных очагах эпизоотии чумы обостряются в холодные дождливые годы. Именно при избытке осадков, выпадающих здесь нередко в виде снега, задерживается вегетация и угнетается низкотравная альпийская растительность, что создает бескормицу, как при засухе в низкогорье. Недостаток кормов ослабляет популяцию сурков, вызывает рост контакта между зверьками и норами и, в конечном счете, распространение среди них заболеваний. Таким образом, провоцирующие эпизоотии отклонения погоды различно проявляются в отличающихся по ландшафту очагах чумы или их частях. Кроме того, не удастся заметить полного совпадения годовых изменений напряженности эпизоотии с погодой. Дело в том, что эпизоотии чумы — сложный биологический процесс, обладающий определенной «инерцией». Широко распространившись в популяции грызунов, она не прекращается еще 1—2 года, так же как продолжается сильный лесной пожар при начавшемся дожде [Бибиков и др., 1973].

Пространственная структура очагов чумы обусловлена расчлененностью ареала основного носителя — сурка. Помимо различий в видовой принадлежности сурков и их блох, описанные автономные очаги отличаются составом и ролью других грызунов, зайцеобразных и хищников, способствующих в различной степени их существованию. Автономные очаги Центрального Тянь-Шаня, изученные лучше других, включают каждый по несколько относительно обособленных мезоочагов, соответствующих местным популяциям основного носителя. Продолжительность существования мезоочагов во времени условно определена средним (вековым) климатическим циклом [Бибиков и др., 1973]. Еще с меньшей самостоятельностью и с десятилетним климатическим циклом связывают срок непрерывного существования микроочагов чумы в горах.

Микроочаговую природу эпизоотии чумы сурков впервые предположили И. Г. Иоффе и соавторы [1951]. Они рассматривали в качестве микроочагов очень небольшие по площади кусочки целостных поселений грызунов, которые по существу являлись точками обнаружения больных зверьков и их эктопаразитов. Дальнейшими наблюдениями не подтвердилось многолетнее сохранение возбудителя на столь небольшой территории, площадью в несколько десятков гектаров. Микроочаги сурочьей

чумы не ограничиваются станциями переживания основного носителя, они включают также сопредельные части поселения, тесно связанные с населением оптимальных мест обитания. Только взаимодействие разнокачественных частей популяции обеспечивает микроочаговость как природное явление.

Редкость случаев выделения чумного микроба из одной и той же норы или небольшой их группы в течение нескольких лет (при особенно тщательном обследовании ранее установленных «чумных» нор) и, наоборот, находки больных зверьков в разных частях поселения в разные годы свидетельствуют о преемственности и непрерывности чумной эпизоотии в микроочаге. Заболевания грызунов вспыхивают локально то в одной, то в другой части такого целостного поселения, площадь которого обычно составляет несколько квадратных километров. Постоянное перемещение семейных эпизоотии по территории микроочага закономерно. Его вызывают не только изменения кормовых условий по годам в различных частях поселения, но и местные сдвиги возрастного и полового составов, а также иммунитета в популяции сурков [Бибиков и др., 1973].

Крупные размеры, ценный мех, интенсивная роющая деятельность и носительство возбудителей болезней при многочисленности в некоторых частях ареала определяют существенную роль сурков в природе и хозяйстве человека.

Хорошо известна ландшафтообразующая роль сурков. Без учета деятельности этих грызунов-землероев и обогащения грунта переработанными органическими веществами нельзя представить становления степного ландшафта. Кроме того, норы сурков дают необходимое в открытом ландшафте убежище многочисленным позвоночным и беспозвоночным животным-сожителям, играющим важную роль в функционировании зональных и горных степей. Однако, чем интенсивнее освоены степи человеком, тем сильнее его интересы вступают в противоречие с исконными обитателями степи — сурками. Так, при отгонном животноводстве, когда пастбища лишь на короткое время используются домашними животными, роль сурков как пищевых конкурентов скота невелика. В районах, где заготавливают сено, сурчины сильно мешают применению машин. При земледельческом же освоении их поселений сурки становятся вредителями, вытаптывают и поедают всходы зерновых и других культурных растений.

Сурки издавна служили объектом охоты из-за отличного меха, вкусного и жирного мяса. С начала нынешнего века сильно возрос спрос на них и увеличилась стоимость шкурок. Перед Первой мировой войной в Забайкалье, Монголии и Казахстане заготавливали до 4—6 млн шкур сурка, что постепенно привело к истощению ресурсов этих животных. Из-за сокращения численности они потеряли промысловое значение сначала в европей-

еких степях, затем в Забайкалье и равнинном Казахстане. В последние годы уменьшились заготовки также и в Монголии. В СССР они не превышают теперь 200 тыс. шкур в год и имеют тенденцию к дальнейшему сокращению. По существу только в горах Казахстана и Средней Азии сурки пока еще имеют промысловое значение.

У кочевых народов Азии (монголы, тибетцы, буряты и др.) еще в давние времена существовали легенды о связи чумных заболеваний людей с морями у сурков-тарбаганов. Само монгольское название чумы — «тарбаган убэчин», т. е. тарбаганья болезнь, красноречиво подтверждает первичный источник ее — сурка. Русские врачи еще до открытия микроба чумы, в 90-х годах прошлого столетия, прямо указали, что началом изученных вспышек всегда был контакт человека с больным сурком. Однако из-за малой плотности населения людей и хорошего знакомства их с болезнью, принимавшимися немедленно мерами изоляции больных и запрещения охоты в местах заражений эпидемии не вырастали до значительных размеров.

В начале нынешнего века промысел сурков повсюду резко усилился. Возросший спрос на шкурки привлек к добыче этих грызунов широкие слои непрофессиональных охотников, не знакомых с опасностью заражения. Этот ажиотаж по отношению к сурочьему промыслу послужил причиной возникновения нескольких крупных вспышек в Монголии, Забайкалье и горах Средней Азии. Особенно печальную известность получила эпидемия чумы в Маньчжурии в 1910—1911 гг., унесшая около 60 тыс. человеческих жизней.

Заражение чумой человека, по данным В. П. Смирнова [(1961)], проанализировавшего 190 вспышек в МНР с 1886 по 1957 г., обуславливал контакт населения с монгольскими сурками. Только в четырех случаях причиной заболевания явились длиннохвостые суслики. С другими грызунами население не контактирует, а синантропные грызуны в юртах практически отсутствуют. Из общего числа вспышек 51 % были следствием контакта во время промысла, 23% связаны с бытовыми и прочими контактами и в 28% характер контакта не выяснен.

Человек заражается чаще всего через поврежденную кожу при снятии шкурок с сурков и разделке их мяса для пищи. Об этом говорит локализация бубонов у первых заболевших преимущественно в подмышечной области. Из 126 первичных случаев бубонной чумы только восемь можно было отнести к заражению человека в результате укуса блох. Отмечена также кишечная форма болезни, возникавшая при употреблении в пищу мяса сурков, а кроме того, зарегистрировано 15 случаев заражения людей первичной легочной чумой [Смирнов, 1961].

Преобладание промыслово-охотничьего пути заражения хорошо иллюстрируют и сроки изученных в Монголии вспышек: май — 1,2, июнь — 4,8, июль — 13, август — 33, сентябрь — 37, октябрь — 11 %. Известно, что здесь начинают добывать сурков для пищи с июня, а со второй половины июля приступают уже к промыслу ради меха.

Наиболее распространено добывание сурков капканами, которые маскируют у входа в нору или на «наблюдательной площадке» на сурчине. Опытные охотники добывают капканами по 10—15 сурков в день. В Монголии, Забайкалье и на Алтае раньше широко использовали проволочные петли. Это весьма истребительный способ, особенно весной. Эффективность отстрела из малокалиберной винтовки зависит от меткости стрелка и его умения при скрадывании. Подкараулившие с ружьем у нор промысловики не используют из-за длительного отсиживания спрятавшихся зверьков. В условиях расчлененного рельефа в Монголии охотятся с помощью ловчих собак. Неожиданно появляясь из-за гребня, собаки, сопровождающие верхового охотника, бросаются наперерез бегущему к норе зверьку и дают его. Такая охота увлекательна и добычлива.

Различные приемы охоты на сурков в природных очагах чумы таят неодинаковую эпидемическую опасность. Считают например, что большая опасность контакта с чумным зверьком возникает при охоте с собаками, капканом и петельном лове. Во время же скрадывания стрелок наблюдает за поведением зверька и не стреляет вялых и плохо перелинявших животных, подозревая вероятность их болезни. Однако Г. С. Летов [1959], изучивший эпидемические особенности промысла в Монголии, приводит примеры отстрела даже опытными охотниками чумных сурков, которые внешним видом и поведением не отличались от здоровых. Пожалуй, наиболее надежной противоэпидемической рекомендацией к охоте на сурков в очаге чумы является усиление контроля численности этих животных ранней весной, когда в их популяциях практически отсутствуют эпизоотии.

Сохранение и рациональное использование ресурсов сурков, а также управление их популяциями в очагах чумы невозможно без систематического проведения учета численности животных. Сурков учитывают визуально с биноклем на маршрутах и площадках. В последующем пересчитывают число зарегистрированных зверьков на всю обследованную площадь или только на занятую их поселениями. Также визуально определяют число обитателей жилых нор, чтобы затем установить среднюю их обитаемость для конкретных поселений. Визуальный учет даже при многократных наблюдениях не позволяет полностью выявить всех обитателей, так как часть зверьков находится в норах. Поэтому используют поправочные коэффициенты к данным визуального

учета (от 1,4 весной до 3,0 поздним летом). Величина их зависит от сезона при условии проведения наблюдений в наиболее благоприятные часы суток. В последний месяц перед залеганием в спячку визуальный учет ненадежен даже с введением поправки на пониженную наземную активность.

На ровной местности подсчет зверьков на маршрутах затруднен. Поэтому на маршрутах определенной ширины устанавливают число жилых нор, пересчитывают его на площадь, а затем устанавливают запасы зверьков, используя показатель среднего числа обитателей одной жилой норы.

Составной частью работы по учету численности сурков является картографирование их поселений, детальность которого определяется поставленной задачей. Особенно необходимо картографирование на ландшафтной основе при широком обследовании территории для выяснения контуров поселений и занятой им площади. Если этого не сделать, легко допустить существенную ошибку при экстраполяции учетных данных с малых контуров на большое пространство.

ЕСТЕСТВЕННОЕ НОСИТЕЛЬСТВО ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ ЧЕЛОВЕКА ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ ОТРЯДОВ ЗАЙЦЕОБРАЗНЫХ (LAGOMORPHA) И ГРЫЗУНОВ (RODENTIA) ФАУНЫ СССР

Буквенные обозначения возбудителей некоторых болезней, перечисленных в разделе «Естественное носительство болезней человека представителями отрядов зайцеобразных и грызунов фауны СССР».

<p>Салмонеллы Salmonella</p> <p>S. enteritidis а S. typhi murium б S. paratyphi A et B в</p> <p>Бруцеллы Brucella</p> <p>B. melitensis а B. bovis б B. suis в</p> <p>Лептоспиры Leptospira</p> <p>L. pomona з L. grippityphosa и L. hebdomadis к L. bataviae л L. tarassovi м L. kazachstanica н</p>	<p>Спирохеты Borrelia</p> <p>B. hispanica а B. dutloni б B. persica в B. latyshevi г B. caucasica д B. turicatae е B. hermsi ж</p> <p>Лейшмании Leishmania</p> <p>L. tropica major а L. mexicana mexicana б L. mexicana amazonensis в L. heriti г</p>	<p>Лептоспиры Leptospira</p> <p>L. icterohaemorrhagiae а L. javanica б L. canicola в L. ballum г L. pyrogenes д L. autumnalis е L. australis ж</p> <p>L. brasiliensis д L. br. panamensis е L. archibaldi ж L. donovani infantum з</p>
---	---	---

Название вида	Установлено носительство прямым выделением возбудителя болезни (В) или серологически (Сер); значение в очагах и характеристика фауны эктопаразитов (выявлено число видов блох (Бл), иксодовых (ИКл), гамазовых (ГКл), аргасовых (АКл), краснотелковых (КрКл) клещей)	Условия и механизмы заражения человека
---------------	--	--

ОТРЯД LAGOMORPHA — ЗАЙЦЕОБРАЗНЫЕ — 63 вида; в СССР — 12в, носителей — 41*, EB — 3,42**

Сем. Lagomidae — пищухи — 49 видов; в СССР — 7в, носителей — 17в; EB — 2,4

Ochotona roylei Пищуха большеухая	В — личинки альвеококка Бл — 3в, КрКл — 1в
Ochotona alpina пищуха алтайская, или северная	В — клещевой энцефалит, эризипелонд; Сер — Ку-лихорадка. Бл — 15в, ИКл — 3в, ГКл — 4в, КрКл — 1в
Ochotona prisei пищуха монгольская	В — чума, клещевой энцефалит, клещевой риккетсиоз, псевдотуберкулез, Сер — токсоплазмоз. Бл — 37в, ГКл — 1в, КрКл — 1в. Основной носитель чумы в Горно-Алтайском очаге
Ochotona rufescens пищуха рыжеватая	В — Ку-лихорадка; Бл — 2в, ИКл — 1в, ГКл — 1в. За рубежом — Сер — крымская геморрагическая лихорадка (Иран)
Ochotona daurica пищуха даурская	В — чума, туляремия, эризипелонд; Сер — псевдотуберкулез. Бл — 23в, ИКл — 1в, ГКл — 2в, КрКл — 1в
Ochotona pusilla пищуха степная	Сер — Ку-лихорадка, токсоплазмоз. Бл — 2в, ИКл — 1в, ГКл — 2в, КрКл — 1в

Сем. Leporidae — зайцы — 49 видов; в СССР — 3в, носителей — 28, EB — 5,6

Lepus timidus заяц-беляк	В — клещевой энцефалит, туляремия, салмонеллез (б)**, эризипелонд, псевдотуберкулез, дикроцелиоз; Сер — Ку-лихорадка. За рубежом — листериоз, токсоплазмоз. Важнейший прокормитель всех фаз развития иксодовых клещей (5 видов). Основной носитель возбудителей клещевого энцефалита, туляремии, дикроцелиоза	Туляремия — внутрисемейные заболевания пищевого характера, связанные с разделкой шкурок и употреблением в пищу плохо проверенного мяса зайцев. Известна производственная вспышка на консервном заводе при переработке мяса зайцев
-----------------------------	---	---

Продолжение

Название вида	Установлено носительство прямым выделением возбудителя болезни (В) или серологически (Сер); значение в очагах и характеристика фауны эктопаразитов (выявлено число видов блох (Бл), иксодовых (ИКл), гамазовых (ГКл), аргасовых (АКл), краснотелковых (КрКл) клещей)	Условия и механизмы заражения человека
Lepus euroaeus заяц-русак	В — клещевой энцефалит, крымская геморрагическая лихорадка, клещевой риккетсиоз, салмонеллез (б), бруцеллез (в), чума, псевдотуберкулез, эризипеллоид, дикроцелиоз; Сер — Ку-лихорадка, лептоспироз (з), токсоплазмоз. За рубежом — бруцеллез "(б—основной носитель), листериоз, лептоспирозы (ж, и, м), трихинеллез. Важнейший прокормитель всех фаз развития более 20 видов иксодовых клещей — резервуаров вирусов и риккетсий. Основной носитель туляремии, клещевого риккетсиоза, дикроцелиоза и, по-видимому, клещевого энцефалита и крымской геморрагической лихорадки	Туляремия — важнейший источник внутрисемейных заболеваний пищевого характера (заячьи вспышки). Описанная производственная вспышка на консервном заводе, возможно, также была связана с разделкой мяса этого вида зайцев
Lepus tolai аяц-толай	В — салмонеллез (б), бруцеллез (а), чума, псевдотуберкулез, туляремия; Сер — Ку-лихорадка, токсоплазмоз, лептоспироз (м). Важнейший прокормитель личинок и нимф пастибшных иксодовых клещей (14 видов). Основной носитель возбудителя туляремии в тугайных очагах.	Туляремия — единичные заражения людей при промысле (разделка шкурки) и употреблении в пищу мяса зайцев
ОТР. RODENTIA.- ГРЫЗУНЫ — 1687 видов; в СССР — 132 вида, носителей—702, ЕВ—5,4		
Сем. Pteromyidae — летяговые — 34 вида; в СССР — 1 вид, носителей — 1		
Pteromys volans летяга обыкновенная	I В — псевдотуберкулез; Сер — клеще- I вой энцефалит, Бл — 2в, ИКл — 1в	
Сем. Sciuridae — белычи — 227 видов; в СССР — 20в, носителей — 120, ЕВ — 6,0		
Sciurus vulgaris белка обыкновенная	В — клещевой энцефалит, туляремия, эризипеллоид, дикроцелиоз, альвеококкоз, трихинеллез; Сер — Ку-лихорадка, листериоз, лептоспирозы (в, к), токсоплазмоз. За рубежом—бешенство. Массовый прокормитель нимф таежного клеща — резервуара вируса клещевого энцефалита. Бл — 17в, ИКл — 10в, ГКл — 16в, КрКл — 7в. Важнейший дополнительный носитель вируса клещевого энцефалита	Эризипеллоид, содоку—описаны единичные случаи заражения при укусе зверьков, содержащихся в клетках
Eutamias sibiricus бурундук	В — клещевой энцефалит, клещевой риккетсиоз, псевдотуберкулез, туляремия, листериоз, эризипеллоид, дикроцелиоз, гименолепидоз; Сер — Ку-лихорадка, лептоспироз (з), токсоплазмоз. Массовый прокормитель нимф таежного клеща — резервуара вируса клещевого энцефалита. Бл — 16в, ИКл-8в, ГКл—17в., КрКл-10в. Важнейший дополнительный носитель вируса клещевого энцефалита	
Spermophilopsis leptodactylus тонкопалый суслик	В—Ку-лихорадка, бруцеллез (а), чума, клещевой спирохетоз (г), кожный лейшманиоз (а). Бл — 21 в, ИКл — 3в, АКл-1в, ГКл—1в, КрКл—1в	

Продолжение

название вида	Установлено носительство прямым выделением возбудителя болезни (В) или серологически (Сер); значение в очагах и характеристика фауны эктопаразитов (выявлено число видов блох (Бл), иксодовых (ИКл), гамазовых (ГКл), аргасовых (АКл), краснотелковых (КрКл) клещей)	Условия и механизмы заражения человека
Marmota bobac сурок степной, или байбак	В—дикроцелиоз; Сер—Ку-лихорадка, токсоплазмоз. Бл—5в, ИКл—3в, ГКл—1в	Чума — в начале нынешнего века, известны вспышки ааболеваний на Тянь-Шане в результате промысла и употребления в пищу мяса сурка
Marmota baibacina сурок серый, или алтайский	В—чума, псевдотуберкулез, дикроцелиоз; Сер—Ку-лихорадка; лептоспироз (и), токсоплазмоз, Бл—17в, ИКл—2в. Основной носитель возбудителя чумы в высокогорных очагах Тянь-Шаня	Чума — исторически известны заболевания людей на Памире, связанные с промыслом сурков
Marmota caudata сурок красный, или длиннохвостый	В—сибирская язва, чума, дикроцелиоз; Сер—Ку-лихорадка. Бл—2в, ИКл—1в. Основной носитель возбудителя чумы в высокогорном Гиссаро-Дарвазском очаге	Чума — исторически известны массовые заражения на промысле: обработка шкурки и употребление в пищу мяса тарбагана
Marmota sibirica сурок монгольский, или тарбаган	В—клещевой риккетсиоз, бруцеллез (б), чума, туляремия, листериоз, эризипелоид; Сер—лептоспирозы (и, к). За рубежом — клещевой энцефалит. Исторически тарбаган был первый вид среди грызунов СССР, у которого в 1911 г. достоверно была установлена чума. Бл—10в, ИКл—2в, ГКл—6в. Основной носитель возбудителя чумы в Забайкальском очаге (до истребления)	Чума — исторически известны массовые заражения на промысле: обработка шкурки и употребление в пищу мяса тарбагана
Citellus pygmaeus суслик малый	В—бруцеллез (б), сибирская язва, чума, туляремия, эризипелоид, альвеококк, токсоплазмоз, дикроцелиоз; Сер—Ку-лихорадка, лептоспирозы (к, н). Бл—более 30в. ИКл—10в., ГКл—13в, КрКл—2в. Основной носитель возбудителя чумы в Предкавказском равнинном и Сев.-Кавказском горном очагах	В конце прошлого века известны вспышки заболеваний людей в Нижн. Заволжье и на Сев. Кавказе при промысле сусликов в результате контакта и трансмиссивным путем (укус блох)
Citellus fulvus суслик желтый, или песчаник	В—сибирская язва, чума, псевдотуберкулез, токсоплазмоз, гименолепидоз; Сер—Ку-лихорадка, бруцеллез (а), лептоспирозы (з, м, н). Бл—32в, ИКл—4в, ГКл—4в, АКл—1в	
Citellus major суслик большой	В—чума, туляремия; Сер—Ку-лихорадка, токсоплазмоз. Бл—5в, ИКл—2в, ГКл—3в	
Citellus erythrognys суслик краснощекий	В—клещевой энцефалит, клещевой риккетсиоз, туляремия, токсоплазмоз; Сер—омская геморрагическая лихорадка, Ку-лихорадка, лептоспирозы (а, б, з, к). За рубежом—чума; Бл—6в, ИКл—1в, ГКл—3в	
Citellus suslicus суслик крапчатый	В—дикроцелиоз, гименолепидоз; Сер—лептоспироз (а), токсоплазмоз. Бл—9в, ИКл—2в, ГКл—9в, КрКл—4в	
Citellus citellus суслик европейский	В—чума, туляремия, эризипелоид, дикроцелиоз. За рубежом—Ку-лихорадка, висцеральный лейшманиоз (з). Бл—4в, ИКл—1в, ГКл—7в, КрКл—2в	

Продолжение

Название вида	Установлено носительство прямым выделением возбудителя болезни (В) или серологически (Сер); значение в очагах и характеристика фауны эктопаразитов (выявлено число видов блох (Бл), иксодовых (ИКл), гамазовых (ГКл), аргасовых (АКл), краснотелковых (КрКл) клещей)	Условия и механизмы заражения человека
<i>Citellus dauricus</i> суслик даурский	В—сальмонеллез (б), чума, туляремия, листериоз, эризипелонд; Сер—лептоспироз (и). За рубежом—клещевой энцефалит (сер). Бл—24в, ИКл—1в, ГКл—4в, КрКл—1в. Основной носитель возбудителя чумы в Забайкальском очаге	
<i>Citellus relictus</i> суслик реликтовый	В—Ку-лихорадка. Бл—3в, ИКл—1в, КрКл—1в	Туляремия—описаны отдельные случаи заражения при употреблении в пищу мяса сусликов
<i>Citellus undulatus</i> суслик длиннохвостый	В—Ку-лихорадка, бруцеллез (а, б), сибирская язва, чума, туляремия, листериоз, эризипелонд, лептоспироз (а), альвеококкоз, дикроцелиоз, гименолепидоз, трихинеллез; Сер—токсоплазмоз. Бл—20в, ИКл—2в, ГКл—2в, КрКл—1в. Основной носитель возбудителя чумы в Горно-Алтайском очаге и возбудителя клещевого риккетсиоза в лесостепных очагах южной Сибири	
Сем. Castoridae — бобры — 2 вида; в СССР — 1в		
<i>Castor fiber</i> бобр речной	В—сальмонеллез (б), описторхоз, альвеококкоз, дикроцелиоз. ГКл—3в	
Сем. Hystricidae — дикобразы — 15 видов, в СССР — 1в		
<i>Hystrix leucura</i> дикобраз индийский	В—висцеральный лейшманиоз (з). Бл—1в, ИКл—1, АКл—2в, москиты	
Сем. Myocastoridae—нутрии—1 вид в СССР акклиматизирована в 1929 г.		
<i>Myocastor coypus</i> нутрия, или болотный бобр	В—сальмонеллез (б, в), псевдотуберкулез, туляремия, листериоз, лептоспирозы (в, ж, к, и), альвеококкоз; Сер—клещевой риккетсиоз, Ку-лихорадка, бруцеллез (а), лептоспирозы (а, б, з, и), орнитоз, токсоплазмоз	Лептоспироз—известны случаи заражения персонала звероводческих ферм в результате контакта с больными зверьками
Сем. Muoxidae — сони — 23 вида; в СССР — 5в, носителей — 4; ЕВ — 0,8		
<i>Dryomys nitedula</i> лесная сова	В—клещевой энцефалит, чума, лептоспироз (з); Сер—лептоспироз (б). Бл—4в, ИКл—5в, ГКл—11в, КрКл—6в	
Сем. Seleviniidae — боялычные сони — 1 вид в СССР, носителей не установлено		
Сем. Zapodidae — мышовки и прыгунчики — 11 видов; в СССР — 6в, носителей — 16, ЕВ—2,7		
<i>Sicista subtilis</i> мышовка степная	В—туляремия; Сер—омская геморрагическая лихорадка, клещевой риккетсиоз, Ку-лихорадка, лептоспироз (з). Бл—3в, ИКл—3в, КГл—8в	
<i>Sicista betulina</i> мышовка лесная	В—клещевой энцефалит, туляремия, эризипелонд, лептоспироз (к); Сер—Ку-лихорадка, лептоспирозы (б, з, и, л), токсоплазмоз. Бл—1в, ИКл—3в, ГКл—7в, КрКл—1в	
<i>Sicista paraea</i> мышовка алтайская	Сер—токсоплазмоз. Бл—1в, ИКл—1в	

Продолжение

Название вида	Установлено носительство прямым выделением возбудителя болезни (В) или серологически (Сер); значение в очагах и характеристика фауны эктопаразитов (выявлено число видов блох (Бл), иксодовых (ИКл), гмазовых (ГКл), аргасовых (АКл), краснотелковых (КрКл) клещей)	Условия и механизмы заражения человека
Сем. Dipodidae — тушканчики — 27 видов; в СССР — 17в, носителей — 27; Ев — 1,6		
Allactaga jaculus тушканчик большой, или земляной заяц	В—Ку-лихорадка, чума, туляремия, дикрицеллиоз; Сер — омская геморрагическая лихорадка. Бл — 20в, ИКл — 5в, ГКл — 8в, КрКл — 1в	
Allactaga severtzovi тушканчик Северцова	В — кожный лейшманиоз (а). Бл — 3в	
Allactaga elater тушканчик малый	В — чума, клещевой спирохетоз (д), альвеококкоз; Сер — Ку-лихорадка, токсоплазмоз, кожный лейшманиоз (а). Бл — 22в, ИКл — 2в, ГКл — 2в, КрКл — 2в	
Allactaga saltator тушканчик прыгун, или монгольский	В — салмонеллез (а), чума, эризипелоид. Бл — 16в, ИКл — 1в, ГКл — 1в	
Pygerethmus platyrus тушканчик толстохвостый приаральский	В — чума. Бл, ИКл — 1в, ГКл	
Dipus sagitta тушканчик мохноногий	В — салмонеллезы (б, в), чума, эризипелонд; Сер — токсоплазмоз, кожный лейшманиоз (по наличию язв). Бл — 28в, ИКл — 1в, ГКл — 2в	
Alactagulus acontion тарбаганчик, или земляной зайчик	В — чума; Сер — бруцеллез (а). Бл — 11в, ИКл — 3в, ГКл — 7в	
Scirtopoda telum емуранчик	В — чума. Бл — 12в, ИКл — 1в, ГКл — 6в	
Paradipus stenodactylus тушканчик гребнепалый	В — чума. Бл — 3в	
Eremodipus lichtensteini тушканчик Лихтенштейна	В — чума. Бл — 5в	
Сем. Spalacidae — слепыши — 3 вида; в СССР — 3 в, носители не обнаружены		
Сем. Muridae — мыши — 457 видов; в СССР — 11в, носителей — 179; Ев — 16,3		
Nesokia indica крыса индийская зем- ляная, или пластинча- тозубая	В — цуцугамуши, туляремия, кожный лейшманиоз (а), лептоспироз (к), гименолетидоз; Сер — бруцеллез (а). За рубежом — чума. Бл — 5в, ИКл — 4в, ГКл — 2в, КрКл — 2в, москиты	Содоку — отдельные случаи заражения в результате укуса крыс

Продолжение

Название вида	Установлено носительство прямым выделением возбудителя болезни (В) или серологически (Сер); значение в очагах и характеристика фауны эктопаразитов (выявлено число видов блох (Бл), иксодовых (ИКл), гамазовых (ГКл), аргасовых (АКл), клещей (КрКл))	Условия и механизмы заражения человека
<p><i>Rattus norvegicus</i> крыса рыжая, или серая</p>	<p>В—блошинный риккетсиоз, цуцугамуши, клещевой риккетсиоз, везикулярный риккетсиоз, Ку-лихорадка, сальмонеллез (а, б, в), бруцеллез (а, б), псевдотуберкулез, сибирская язва, чума, туляремия, листериоз, эризипеллоид, содоку, лептоспироз (авзико), токсоплазмоз, трихинеллез; Сер—клещевой энцефалит, лептоспироз (б), бешенство (по эпидпоказаниям). За рубежом—гаверхильская лихорадка, клещевой спирохетоз, болезнь Чагаса, лептоспирозы (г, д, ж, л). Бл—36в, ИКл—8в, ГКл—18в, КрКл—168в. Основной носитель возбудителей блошиного риккетсиоза, псевдотуберкулеза, содоку, желтушного лептоспироза (а) и важнейший дополнительный носитель сальмонеллез, лептоспирозов (в, з), эризипеллоид, трихинеллеза</p>	<p>Чума — исторически известны массовые эпидемии «крысиной» чумы в портовых городах России. Лептоспирозы — желтушный (а)—эпидемии в городах в годы разух в связи с нарушением водоснабжения и траншейные вспышки в армии, как следствие употребления воды и пищевых продуктов, загрязненных выделениями крыс. Профессиональные заболевания дератизаторов, работников канализационных хозяйств (контактный путь заражения), шахтеров, экипажей промышленных и торговых судов (алиментарно-водный путь заражения). Предполагается источником заражения другими лептоспирозами (в, е, с). Блошинный риккетсиоз — бытовые и профессиональные случаи заражения работников складов пищевых продуктов и магазинов аспирационным путем. Псевдотуберкулез и сальмонеллез—употребление в пищу загрязненных крысами продуктов. Содоку, бешенство, туляремия — случай заражения в результате укуса крыс. Эризипеллоид—заражение работников мясо- и рыбокомбинатов при обработке продуктов, загрязненных выделениями крыс</p>
<p><i>Rattus rattus</i> крыса черная, или корабельная</p>	<p>В—Ку-лихорадка, сальмонеллез (б), псевдотуберкулез, туляремия, листериоз, эризипеллоид, лептоспирозы (а, б, з, и), гименолепидоз, предполагается чума (во Владивостоке). За рубежом—цуцугамуши, марсельская лихорадка, бруцеллез, чума, содоку, клещевой спирохетоз (б), лептоспирозы (г, д, е, ж, л), висцеральный лейшманиоз (ж), токсоплазмоз, трихинеллез. Фауна эктопаразитов в основном синантропного типа. Бл — 12в, ИКл — 4в, ГКл — 3в, КрКл—2в. Основной носитель возбудителя псевдотуберкулеза и блошиного риккетсиоза</p>	<p>Псевдотуберкулез — бытовые заражения и заражения в предприятиях общественного питания при употреблении салатов из свежих овощей, загрязненных выделениями крыс. Блошинный риккетсиоз — бытовые заражения и заражения работников складов пищевых продуктов аспирационным путем</p>
<p><i>Rattus turkestanicus</i> крыса туркестанская</p>	<p>В—блошинный риккетсиоз, цуцугамуши, Ку-лихорадка, клещевой спирохетоз (в); Сер—токсоплазмоз. Бл—8в, ИКл—6в, ГКл — 5в, КрКл — 17в. Важнейший прокормитель личинок клещей краснотелок — резервуаров цуцугамуши. Основной носитель возбудителя блошиного риккетсиоза, важнейший дополнительный носитель возбудителя клещевого спирохетоза и, по-видимому, цуцугамуши</p>	

Продолжение

Название вида	Установлено носительство прямым выделением возбудителя болезни (В) или серологически (Сер); значение в очагах и характеристика фауны эктопаразитов (выявлено число видов блох (Бл), иксодовых (ИКл), гамазовых (ГКл), аргасовых (АКл), краснотелковых (КрКл) клещей)	Условия и механизмы заражения человека
<i>Apodemus peninsulae</i> мышь азиатская лесная	В—клещевой энцефалит, псевдотуберкулез, туляремия, эрзипиелоз; Сер—Ку-лихорадка, лептоспироз (з), токсоплазмоз, по эпидпоказаниям — геморрагическая лихорадка. За рубежом — лептоспироз (е) — основной носитель возбудителя семидневной лихорадки в Японии. Бл—30в, ИКл—4в, ГКл—12в, КрКл—11в	Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом (ГЛПС) — заболевания при сельскохозяйственных работах (респираторное заражение)
<i>Apodemus sylvaticus</i> мышь обыкновенная лесная	В—клещевой энцефалит, лимфоцитарный хориоменингит, цуцугамуши, клещевой риккетсиоз, Ку-лихорадка, сальмонеллезы (а, б), бруцеллез (б), сибирская язва, чума, псевдотуберкулез, туляремия, листериоз, эрзипиелоз, клещевой спирохетоз (д), лептоспирозы (б, ж, з, и, к), токсоплазмоз, гименолепидоз, трихинеллез; Сер—лептоспирозы (в, л, о). За рубежом—лептоспирозы (а, г). Бл—41в, ИКл—25в, ГКл—14в, КрКл—34в	
<i>Apodemus mystacinus</i> мышь малоазиатская, или горная	В—лептоспироз (к). За рубежом—лептоспироз (ж). КрКл—2в	
<i>Apodemus flavicollis</i> мышь желтогорлая лесная	В—клещевой энцефалит, лимфоцитарный хориоменингит, туляремия, листериоз, лептоспирозы (б, з, и, к), токсоплазмоз, гименолепидоз, трихинеллез; Сер—лептоспирозы (в, л). За рубежом — геморрагическая лихорадка (ГЛПС), цуцугамуши, лептоспироз (ж). Бл—18в, ИКл—5в, ГКл—7в, КрКл—14в	Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом — за рубежом (Венгрия) предполагается как источник заболевания людей, посещающих лес
<i>Micromys minufus</i> мышь-малютка	В—клещевой энцефалит, лимфоцитарный хориоменингит, туляремия, лептоспирозы (з, л), гименолепидоз; Сер—омская геморрагическая лихорадка, Ку-лихорадка, лептоспирозы (б, и, к), токсоплазмоз. За рубежом — цуцугамуши, чума, лептоспироз (а). Бл—26в, ИКл—8в, ГКл—3в, КрКл—5в. Основной носитель лептоспироза батавия (л)	
Сем. Cricetidae — хомякообразные — 567 видов; в СССР — 66в, носителей — 338, Ев — 5,0		
Подсем. Cricetinae—хомяки—383 вида, в СССР — 12в, носителей — 43, Ев — 3,65		
<i>Cricetus cricetus</i> хомяк обыкновенный	В — клещевой энцефалит, клещевой риккетсиоз, Ку-лихорадка, чума, туляремия, эрзипиелоз, лептоспироз (и), альвеококкоз, гименолепидоз; Сер — омская геморрагическая лихорадка, лептоспирозы (л, м), токсоплазмоз. Бл—13в, ИКл—10в, ГКл—4в, КрКл—5в. Дополнительный носитель возбудителя туляремии в степных овражно-балочных очагах	Туляремия—единичные заболевания при промысле хомяка
<i>Mesocricetus raddai</i> хомяк предкавказский, или дагестанский, или хомяк Радде	В—туляремия. Бл — 17в, ИКл — 2в, ГКл—4в. Дополнительный носитель возбудителя туляремии в степных очагах	Туляремия—единичные случаи заражения людей при промысле

Продолжение

Название вида	Установлено носительство прямым выделением возбудителя болезни (В) или серологически (Сер); значение в очагах и характеристика фауны эктопаразитов (выявлено число видов блох (Бл), иксодовых (ИКл), гамазовых (ГКл), аргасовых (АКл), краснотелковых (КрКл) клещей)	Условия и механизмы заражения человека
<i>Mesocricetus brandti</i> хомяк малоазийский, или закавказский	В—туляремия, эризипеллоид; Сер—Ку-лихорадка. Бл—8в, ИКл—3в, ГКл—1в	
<i>Allocricetulus eversmanni</i> хомяк Эверсмана	Сер—Ку-лихорадка. За рубежом—чума. Бл—14в, ИКл—3в, ГКл—2в, КрКл—1в	
<i>Cricetulus barabensis</i> хомячок барабинский, или даурский	В—клещевой риккетсиоз, сальмонеллез (б), листериоз, эризипеллоид, альвеококкоз; Сер—Ку-лихорадка, лептоспироз (к). За рубежом—чума. Бл—8в, ИКл—4в, ГКл—2в, КрКл—2в	
<i>Cricetulus migratorius</i> хомячок серый	В—Ку-лихорадка, чума, туляремия, эризипеллоид, гимнолепидоз; Сер—клещевой риккетсиоз, бруцеллез (б), лептоспирозы (в, и), токсоплазмоз. За рубежом—клещевой спирохетоз (в). Бл—46в, ИКл—16в, ГКл—5в, КрКл—19в	
<i>Cricetulus triton</i> хомячок длинновострый, или крысовидный	В—цуцугамуши, клещевой риккетсиоз, листериоз, лептоспироз (к), псевдотуберкулез; Сер—токсоплазмоз. За рубежом—чума. Бл—6в, ИКл—3в, ГКл—6в, КрКл—9в	
<i>Rhodopus sungorus</i> хомячок джунгарский	В—чума, туляремия, эризипеллоид; Сер—клещевой риккетсиоз. Бл—8в, ИКл—1в, ГКл—6в	
<i>Подсем. Gerbillinae — песчанки — 107 видов; в СССР — 9в, носителей — 63; Ев — 6,8</i>		
<i>Meriones tamariscinus</i> песчанка гребенщикова, или тамарисксовая	В—цуцугамуши, чума, туляремия, лептоспирозы (и, в), кожный лейшманиоз, дикроцелиоз; Сер—Ку-лихорадка, лептоспирозы (а, з), токсоплазмоз. Бл—42в, ИКл—10в, ГКл—2в, КрКл—2в. Дополнительный носитель возбудителя чумы в Волго-Уральском и Предкавказском очагах и возбудителя туляремии в тугайных очагах	
<i>Meriones blackleri</i> песчанка малоазийская	В—эризипеллоид, клещевой спирохетоз; Сер—токсоплазмоз. За рубежом—Ку-лихорадка, чума. Бл—8в, ИКл—2в, ГКл—3в	
<i>Meriones persicus</i> песчанка персидская	В—туляремия, эризипеллоид, клещевой спирохетоз, гимнолепидоз; Сер—Ку-лихорадка, токсоплазмоз. За рубежом—чума. Бл—10в, ИКл—1в, ГКл—5в	
<i>Meriones vinogradovi</i> песчанка Виноградова	В—сальмонеллез (в), чума, эризипеллоид. Бл—12в, ГКл—2в. Основной носитель возбудителя чумы в Приарксыском очаге	
<i>Meriones unguiculatus</i> песчанка монгольская, или когтистая	В—чума, эризипеллоид, альвеококкоз. Бл—12в, ИКл, ГКл. Дополнительный (возможно основной) носитель возбудителя чумы в Забайкальском очаге	

Продолжение

Название вида	Установлено носительство прямым выделением возбудителя болезни (В) или серологически (Сер); значение в очагах и характеристика фауны эктопаразитов (выявлено число видов блох (Бл), иксодовых (ИКл), гамазовых (ГКл), аргасовых (АКл), краснотелковых (КрКл) клещей)	Условия и механизмы заражения человека
Meriones meridianus песчанка полуденная	В—Ку-лихорадка, салмонеллезы (б, в), чума, туляремия, листериоз, эризипелоид, клещевой спирохетоз (в), кожный лейшманиоз (а); Сер—токсоплазмоз. Бл—33в, ИКл—3в, ГКл—3в, КрКл—4в, АКл—1в. Основной носитель возбудителя чумы в очаге Волго-Уральского междуречья	Чума—исторически предполагается как источник заражения при сельскохозяйственных работах (заготовка княка)
Meriones lybicus (M. erythrorus) песчанка краснохвостая	В—Ку-лихорадка, сибирская язва, чума, туляремия, клещевой спирохетоз (в, д), кожный лейшманиоз (а); Сер—бруцеллез (а, б), лептоспироз (в), токсоплазмоз. Бл—29в, ИКл—2в, ГКл—3в, КрКл—8в, АКл и москиты. Основной носитель возбудителя чумы в равнинно-горном Закавказском очаге и дополнительный носитель возбудителя кожного лейшманиоза	
Rhombomys opimus песчанка большая	В—Ку-лихорадка, салмонеллез (а), сибирская язва, чума, листериоз, эризипелоид, клещевой спирохетоз (г), лептоспироз (н), лейшманиозы (а, з), альвеококкоз; Сер—бруцеллез (а), лептоспирозы (з, и, м), токсоплазмоз. Бл—49в, ИКл—12в, АКл—1в, ГКл—2в, КрКл—6в, москиты. Основной носитель возбудителей чумы, кожного лейшманиоза и клещевого спирохетоза в среднеазиатских равнинных очагах	Чума—в 20-х годах известны заболевания людей при посещении колоний песчанок в результате укуса блох. Клещевой спирохетоз (г) при земляных работах, отдельные заболевания трансмиссивного характера (укус аргасовых клещей). Кожный лейшманиоз (а) — локальные вспышки и единичные заболевания трансмиссивного типа (укус москитов). Профессиональные заболевания в коллективах геологов, строителей, военных частях в результате посещения природных стаций и разбивки лагерей и стоянок вблизи и на колониях песчанок. Бытовые заболевания в населенных пунктах (и в крупных городах, на окраинах которых имеются поселения песчанок)
Подсем. <i>Microtinae</i> — полевки — 102 вида, в СССР — 45в, носителей — 227; Ев — 5,0		
Lepmus lemmus лемминг норвежский, или пеструшка	В—туляремия, За рубежом—геморрагическая лихорадка (ГЛПС)	Туляремия — на территории Норвегии описаны вспышки в годы массового размножения леммингов (лемминговая болезнь). Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом — описаны траншейные вспышки заболеваний в военное время
Lemmus obensis (L. sibiricus) лемминг обский, или сибирский	В—лептоспироз (и), альвеококкоз; Сер—туляремия, ГКл—1в	
Myopus schisticolor лемминг лесной	В—туляремия, ИКл—1в, ГКл—4в	
Dicrostonyx torquatus лемминг копытный	В—альвеококкоз; Сер — туляремия. ГКл—1в	

Продолжение

Название вида	Установлено носительство прямым выделением возбудителя болезни (В) или серологически (Сер); значение в очагах и характеристика фауны эктопаразитов (выявлено число видов блох (Бл), иксодовых (ИКл), гамазовых (ГКл), аргасовых (АКл), красотелловых (КрКл) клещей)	Условия и механизмы заражения человека
Lagurus lagurus пеструшка степная	В—клещевой риккетсиоз, чума, туляремия; Сер—Ку-лихорадка, Бл—31в, ИКл—5в, ГКл—9в, КрКл—3в	
Clethrionomys glareolus полевка европейская рыжая	В—клещевой энцефалит, лимфоцитарный хориоменингит, Ку-лихорадка, псевдотуберкулез, туляремия, листериоз, эризипилоид, лептоспирозы (б, з, и), токсоплазмоз, альвеококкоз, гименолепидоз, трихинеллез; Сер—лептоспирозы (к, л). По эпидпоказаниям—геморрагическая лихорадка (ГЛПС). За рубежом—лептоспироз (г). Важнейший прокормитель личинко-таежного клеща—резервуара клещевого энцефалита, Бл—17в, ИКл—7в, ГКл—12в, КрКл—15в. Дополнительный носитель вируса клещевого энцефалита, предполагается основным носителем в очагах геморрагической лихорадки (ГЛПС)	Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом (ГЛПС)—единичные заражения работников лесных хозяйств при расчистке лесозащитных куч хвороста и т. п.; спорадические бытовые заболевания и вспышки в лесных населенных пунктах и лагерях; вспышки заболеваний среди лабораторных работников и посетителей вивариев. Все указанные случаи связаны с аспирационным механизмом заражения
Clethrionomys rutilus полевка сибирская красная	В—клещевой энцефалит, сальмонеллез (б), туляремия, эризипилоид, лептоспирозы (б, з, и, л), альвеококкоз; Сер—омская геморрагическая лихорадка, клещевой риккетсиоз, Ку-лихорадка, лептоспирозы (в, к), токсоплазмоз. По эпидпоказаниям—геморрагическая лихорадка (ГЛПС). Важнейший прокормитель личинок таежного клеща—резервуара клещевого энцефалита, Бл—24в, ИКл—5в, ГКл—6в, КрКл—9в. Дополнительный носитель вируса клещевого энцефалита и, возможно, основной носитель вируса геморрагической лихорадки (ГЛПС)	Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом (ГЛПС)—условия заражения и механизмы передачи те же, что и у европейской рыжей полевки. Кроме того, известны заболевания среди армейских контингентов в летних лагерях
Clethrionomys rufocanus полевка красно-серая	В—клещевой энцефалит, цуцугамуши, клещевой риккетсиоз, Ку-лихорадка, псевдотуберкулез, туляремия, лептоспироз (и), альвеококкоз; Сер—лептоспироз (з), токсоплазмоз. По эпидпоказаниям—геморрагическая лихорадка с почечным синдромом (ГЛПС). Массовый прокормитель личинок таежного клеща—резервуара клещевого энцефалита и личинок клещей краснотелок—резервуара возбудителя лихорадки цуцугамуши, Бл—19в, ИКл—9в, ГКл—7в, КрКл—13в. Дополнительный носитель вируса клещевого энцефалита и предполагаемый основной носитель возбудителя лихорадки цуцугамуши в очагах Приморского края	Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом (ГЛПС)—условия и механизмы заражения те же самые, что описаны у других видов рыжих полевок

Продолжение

Название вида	Установлено носительство прямым выделением возбудителя болезни (В) или серологически (Сер); значение в очагах и характеристика фауны эктопаразитов (выявлено число видов блох (Бл), иксодовых (ИКл), гамазовых (ГКл), аргасовых (АКл), крапивячковых (КрКл) клещей)	Условия и механизмы заражения человека
<p><i>Arvicola terrestris</i> (A. amphibius) полевка водяная, или водяная крыса</p>	<p>В — клещевой энцефалит, омская геморрагическая лихорадка, клещевой риккетсиоз, Ку-лихорадка, сальмонеллез (а, б, в), бруцеллез (б), чума, псевдотуберкулез, туляремия, листериоз, эризипелоид, лептоспирозы (в, ж, и), описторхоз, альвеококкоз, гименолепидоз, трихинеллез, трихофития; Сер — лептоспирозы (а, б, е, з, к, о), токсоплазмоз. За рубежом — лептоспироз (л). Бл — 27в, ИКл — 14в, ГКл — 17в, КрКл — 6в. Массовый прокормитель комаров, мошек и мокрецов. Основной носитель возбудителей туляремии, омской геморрагической лихорадки, эризипелоида, лептоспироза (и) в пойменно-болотных очагах</p>	<p>Туляремия — в СССР первые эпидемии были связаны с промыслом водяной крысы в результате контакта при сбитии шкурки (занесение инфекции на слизистую глаз или через ссадины и порезы, укус зверьков), трансмиссивным путем (укус комаров), алиментарно-водным путем (употребление воды и пищи, загрязненных выделениями полевок). Известны производственные сельскохозяйственные (покоские) вспышки, заболевания работников меховых предприятий при обработке шкурок. Бытовые вспышки водного происхождения и трансмиссивные заболевания (укус комаров) в населенных пунктах, вблизи которых встречаются поселения водяной полевки. Лептоспирозы — случаи заболевания на сенокосах и «купальные» локальные вспышки (и), при сельскохозяйственных работах на поливных культурах в Закавказье (к). Трихофития ногтевая — заболевания при промысле в результате контакта с полевыми</p>
<p><i>Microtus arvalis</i> полевка обыкновенная</p>	<p>В — клещевой энцефалит, лимфоцитарный хориоменингит, сальмонеллез (а, б), бруцеллез (б), сибирская язва, чума, псевдотуберкулез, туляремия, листериоз, эризипелоид, лептоспирозы (взickl), токсоплазмоз, альвеококкоз, гименолепидоз; Сер — клещевой риккетсиоз, Ку-лихорадка, бруцеллез (а), лептоспирозы (е, и, с). Бл — 40в, ИКл — 15в, ГКл — 17в, КрКл — 17в. Дополнительный носитель в луго-полевых очагах туляремии, лептоспироза (и) и основной носитель в Закавказском высокогорном очаге чумы</p>	<p>Туляремия — массовые эпидемии в послевоенные годы при зимних сельскохозяйственных работах («обмолотные» вспышки) и бытовые («колодезные») вспышки в результате употребления воды из колодцев, загрязненных трупами полевок. Производственные заболевания на сахарных заводах при обработке загрязненной полевыми свеклы (аэрозольно-водный респираторный путь заражения). Заболевания лабораторных работников при вскрытии полевок (респираторный путь заражения). Лептоспироз (и) — заболевания при работах на полях и сенокосе (водный путь заражения). Псевдотуберкулез — бытовые заражения при употреблении в пищу салатов из свежих овощей, загрязненных выделениями полевок на огородах, овощехранилищах</p>

Продолжение

Название вида	Установлено носительство прямым выделением возбудителя болезни (В) или серологически (Сер); значение в очагах и характеристика фауны эктопаразитов (выявлено число видов блох (Бл), иксодовых (ИКл), гамазовых (ГКл), аргасовых (АКл), краснотелковых (КрКл) клещей)	Условия и механизмы заражения человека
<i>Microtus mongolicus</i> полевка монгольская	В — клещевой энцефалит	
<i>Microtus middendorfi</i> полевка Миддендорфа	В — туляремия, альвеококкоз. ГКл—18в	
<i>Microtus hyperboreus</i> полевка северосибирская	В — эризипелоид, альвеококкоз	
<i>Microtus maximoviczii</i> (<i>M. fortis</i>) полевка большая, или Максимова, или дальневосточная, или унгорская	В — клещевой энцефалит, цуцугамуши, клещевой риккетсиоз, сальмонеллез (б), псевдотуберкулез, туляремия, эризипелоид, лептоспирозы (и, к), листериоз; Сер — Ку-лихорадка, лептоспирозы (в, з), токсоплазмоз. По эпидемиологическим — геморрагической лихорадка (ГЛПС). За рубежом — чума. Бл — 18в, ИКл — 4в, ГКл — 3в, КрКл — 11в. Основной носитель лептоспирозов (и, к) на Дальнем Востоке	Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом — случай заражения респираторным путем при сельскохозяйственных работах и в быту. Лептоспироз (к) — заражения людей на сенокосах
<i>Microtus sachalinensis</i> полевка сахалинская	В — цуцугамуши	
<i>Microtus agrestis</i> полевка темная, или папешная	В — клещевой энцефалит, туляремия, эризипелоид, лептоспироз (и), альвеококкоз, гименолепидоз; Сер — Ку-лихорадка, лептоспирозы (а, к). За рубежом — токсоплазмоз. В странах Европы, по-видимому, является основным носителем лептоспироза	
<i>Microtus oeconomus</i> полевка-экономка	В — клещевой энцефалит, омская геморрагическая лихорадка, Ку-лихорадка, сальмонеллез (б), туляремия, листериоз, эризипелоид, лептоспирозы (б, з, и, к), альвеококкоз, трихофития; Сер — клещевой риккетсиоз, лептоспироз (л), токсоплазмоз. Бл — 23в, ИКл — 4в, ГКл — 2в, КрКл — 2в. Основной носитель возбудителя лептоспироза (и) и омской геморрагической лихорадки	Лептоспироз гриппотифоза (и) — заболевания людей на сенокосах в болотистых и сырых лугах. Механизм заражения или контактный (хождение босиком) или алиментарно-водный при употреблении воды из случайных водоемов, загрязненных мочой полевок
<i>Microtus socialis</i> полевка общественная, или степная	В — Ку-лихорадка, чума, туляремия, эризипелоид, лептоспироз (к), альвеококкоз; Сер — лептоспирозы (з, и), токсоплазмоз. Бл — 14в, ИКл — 7в, ГКл — 1в, КрКл — 8в. Дополнительный носитель возбудителя туляремии в степно-полевых очагах	
<i>Microtus brandti</i> полевка Брандта	В — сальмонеллез (б), чума, туляремия, эризипелоид. Бл — 21в, ИКл — 1в, ГКл — 2в	
<i>Microtus gregalis</i> полевка стадная, или укочерепая	В — клещевой энцефалит, клещевой риккетсиоз, чума, туляремия, листериоз, эризипелоид, лептоспирозы (з, и, к), альвеококкоз, дикроцелиоз, трихинеллез; Сер — омская геморрагическая лихорадка, Ку-лихорадка, лептоспирозы (б, в, о), токсоплазмоз. Бл — 43в, ИКл — 7в, ГКл — 3в, КрКл — 2в	
<i>Microtus carruthersi</i> полевка арчевая	В — чума. Бл — 8в, ИКл — 1в, КрКл — 2в	

Окончание

Название вида	Установлено носительство прямым выделением возбудителя болезни (В) или серологически (Сер); значение в очагах и характеристика фауны эктопаразитов (выявлено число видов блох (Бл), иксодовых (ИКл), гамазовых (ГКл), аргасовых (АКл), краснотелковых (КрКл) клещей)	Условия и механизмы заражения человека
<i>Microtus majori</i> полевка малоазиатская, кустарниковая	В — туляремия, эризипеллоид, лептоспирозы (и, з); Сер — лептоспирозы (б, к). ИКл — 2в, ГКл — 2в, КрКл — 12в	
<i>Microtus nivalls</i> полевка снежная	В — чума. Бл — 12в, ИКл — 8в, ГКл — 1в, КрКл — 5в	
<i>Microtus subterraneus</i> полевка европейская земляная	Сер — токсоплазмоз. ГКл — 1в, КрКл — 8в	
<i>Microtus juldaschi</i> полевка памирская	Сер — Ку-лихорадка. Бл — 5в	
<i>Alticola strelzovi</i> полевка плоскочерепная	В — чума. За рубежом — псевдотуберкулез (в МНР). Бл — 14 в, КрКл — 2в	
<i>Alticola argentatus</i> полевка горная серебрястая	За рубежом — чума (в МНР, недалеко от границы СССР). Бл — 16в, КрКл — 14в	
<i>Ondatra zibethica</i> ондатра	В — омская геморрагическая лихорадка, сальмонеллезы (а, б, в), псевдотуберкулез, туляремия, листериоз, эризипеллоид, лептоспирозы (з, и, к, л), описторхоз, гимнолепидоз, трихофития; Сер — клещевой риккетсиоз, Ку-лихорадка, бруцеллез (в), лептоспирозы (а, м), токсоплазмоз. Бл — 5в, ИКл — 4в, ГКл — 20в	Омская геморрагическая лихорадка — впервые заболевания людей были установлены в связи с промыслом ондатры. Туляремия — одиночные и групповые заболевания ондатроловов и рыбаков при падеже ондатр. Лептоспирозы — случаи заражения персонала зверосовхозов при уходе за больными зверьками — серотипом гриппотифоза (и), при посадке свеклы в заболоченных местах в Таджикистане — серотипом сейро (к), при купании в Большом Ферганском канале — серотипом помона (з). Трихофития нагноительная — заражение персонала зверосовхозов
<i>Ellobius talpinus</i> слепушонка обыкновенная	В — клещевой риккетсиоз, чума, туляремия, альвеококкоз; Сер — токсоплазмоз. Бл — 19в, ГКл — 4в, КрКл — 2в	
<i>Ellobius lutescens</i> слепушонка горная, или закавказская	За рубежом — чума (Иран, Курдистан)	
<i>Myosralax myosralax</i> цокор алтайский	В — альвеококкоз. Бл — 6в, ГКл — 1в	

* Суммарное число всех носителей всех инфекций.

* EB — условный показатель естественного носительства возбудителей видами данной систематической группы на территории СССР (число носителей инфекций, деленное на общее число видов).

** Буквы в скобках после названий болезней соответствуют видам возбудителей, перечисленным в примечании, помещенном перед настоящим разделом.

ЛИТЕРАТУРА

- Абелянцев В. И.* О биологии, причиняемом вреде и борьбе со слепышом в полезательных лесных полосах и на полях.— Труды Ин-та зоол. АН УССР, 1951, т. 6, с. 136—147.
- Абзал Х., Кошкин О. М., Солдатова Г. М., Хумархан К., Шереметьев С. А.* Дополнительные данные об эпизоотическом значении монгольской пищухи в очагах чумы Северо-Западной Монголии.— В кн.: Междунар. и нац. аспекты эпиднадзора при чуме. Иркутск, 1975, ч. 1, с. 34—35.
- Айкимбаев М. А., Корнеев Г. А., Куница Г. М.* и др. Тугайный очаг туляремии в Джамбулской области в низовьях реки Чу.— Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 10, с. 1595—1598.
- Айрапетьянц А. Э.* К биологии лесной мышовки в Ленинградской области.— В кн.: Вопр. экол. и биоценол. Л.: ЛГУ, 1969, вып. 9, с. 115—124.
- Акиев А. К.* О большой песчанке в Северном Афганистане.— В кн.: Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 1968, с. 422—424.
- Акиев А. А., Вологина И. И.* Сезонная чувствительность к чуме больших песчанок — *Rhombomys opimus* Licht.— В кн.: Вопр. природн. очаговости и эпизоотол. чумы в Туркмении. Ашхабад, 1960, с. 271—276.
- Акиншина Т. В.* О годовом цикле блох *Rhadinopsylla* на даурской пищухе в Юго-Восточном Забайкалье.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, Иркутск, 1969, вып. VIII, с. 290—292.
- Аксененко Г. Р.* Некоторые материалы по эктопаразитам мелких млекопитающих Кольского полуострова.— Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1962, т. 31, № 2, с. 236—239.
- Алгазин И. П., Маренко В. Ф.* Экспериментальное изучение восприимчивости и инфекционной чувствительности к туляремии копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus*).— Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунол., 1976, № 7, с. 110—111.
- Алексеев-Малахов А. Г., Бируля Н. Б., Боянович И. В.* Материалы к изучению клещевого энцефалита на северном Кавказе (Краснодарский край).— В кн.: Вопросы медицинской вирусологии. М., 1975, с. 253—254.
- Аллабергенев К.* Распространение и численность туркестанской крысы (*Rattus* turkestanicus*) в культурном ландшафте Ферганской долины.— Узб. биол. журн., 1974, № 3, с. 38—40.
- Ананьин В. В.* (ред.). Лептоспироз людей и животных. М.: Медицина, 1971, 350 с.
- Ананьин В. В., Карасева Е. В.* Природная очаговость лептоспироза. М.: Медгиз, 1961, 290 с.
- Ананьина Ю. В.* К характеристике патогенных свойств лептоспир. Автореф. канд. дис. М., 1974, 22 с. (Ин-т эпидемиол. и микробиол. им. Н. Ф. Гамалеи).
- Андреев И. Ф., Гаузитейн Д. М.* Биологические особенности лесных мышей рода *Apodemus* в Молдавии.— Уч. зап. Кишиневск. ун-та, 1954, XIII.
- Андрейко О. Ф.* О паразитофауне полевков (*Microtinae*) Молдавии и их значении в распространении заболеваний человека и домашних животных.— В кн.: Паразиты животных Молдавии и вопросы краевой паразитологии. Кишинев, 1963, с. 16—34.

- Анисимова Т. И.* Экспериментальная чума у серых крыс. Автореф. канд. дис. Саратов, 1962, 14 с. (ИЭМ им. Н. Ф. Гамалеи).
- Арзамасов И. Т.* Иксодовые клещи. Минск, 1961, 132 с.
- Арзамасов И. Т.* Эктопаразиты грызунов.— В кн.: Фауна и экология паразитов грызунов. Минск, 1963, с. 138—235.
- Артёмьев М. М., Флерова О. А., Беляев А. Е.* Количественная оценка продуктивности мест выплода москитов в природе и поселках.— Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1972, т. 41, вып. 1, с. 31—35.
- Асписов Д. И.* Заяц-беляк.— Материалы по экологии и промыслу в Волжско-Камском крае. Казань, 1936, 180 с.
- Бабеньшев В. П., Давтян Г. Г., Есаджанян М. М.* и др. Эпизоотия чумы в Армении.— Труды Арм. противочумн. ст., 1960, вып. 1, с. 51—78.
- Бабушкин Г. М.* Совместное обитание и взаимоотношения выхухоли (*Desmana moschata* L.) и ондатры (*Ondatra zibethica* L.).— Уч. зап. Казан, пед. ин-та. Зоология, 1971, т. 105, с. 4—48.
- Бавасан А.* Эпизоотологическое значение блох грызунов и зайцеобразных в чумных очагах Монголии.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1974, вып. 10, с. 200—202.
- Базилевич Н. И., Родин Л. Е., Розов Н. Н.* Географические аспекты изучения биологической продуктивности. Л., 1970, 28 с.
- Бакеев Н. Н., Дареная Н. Ф., Кадацкий Н. Г.* Особенности некоторых поселений краснохвостой песчанки по левобережью Куры в Азербайджанской ССР.— В кн.: География населения наземных животных и методы ее изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 257—279.
- Бакеев Н. Н., Дарская Н. Ф., Куницкая Н. Т., Кадацкий Н. Г., Кадацкая К.-П.* Норы краснохвостой песчанки Азербайджанской ССР и размещение в них блох.— Труды Азерб. противочумн. ст., 1962, вып. 3, с. 205—227.
- Балабкин А. К., Шамова А. М., Саржинский В. А., Лазарева Б. В., Горбачева Л. А.* О природном очаге чумы в Горном Алтае.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1962, вып. 4, с. 3—5.
- Балашов Ю. С.* Кровососущие клещи — переносчики болезней человека и животных. Л.: Наука, 1967, 315 с.
- Балашов Ю. С., Дайтер А. Б.* Кровососущие членистоногие и риккетсии. Л.: Наука, 1973, 249 с.
- Банников А. Г.* Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 670 с.
- Барабаш-Никифоров И. И.* Симбиотические связи населения бобровой норы.— Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 5, с. 767—771.
- Баракаускас А., Ярушевичюс А., Садаускас П.* Бруцеллез у зайцев в Литве.— Ветеринария, 1971, № 1, с. 58.
- Бахаева А. В.* Фауна клещей *Ixodoidea* Западной Туркмении.— В кн.: Вопросы природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении. Ашхабад, 1960, с. 349—356.
- Башенина Н. В.* Экология обыкновенной полевки. М.: Изд-во МГУ, 1962, 310 с.
- Беклемишев В. Н.* Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970, 502 с.
- Беликова Н. П.* Материалы по зимовке иксодовых клещей на животных.— Труды Дальневост. фил. СО АН СССР, серия зоол., т. 16 (4). Владивосток, 1956, с. 265—268.
- Бельфер А. Г.* Бобровая струя и ее применение в парфюмерии.— Труды Воронеж. зап., 1975, вып. 21, т. 1, с. 216—217.
- Беляев В. Г.* Динамика связи мышевидных грызунов и землероек с жильем человека и сезонность заболеваний геморрагическим нефрозонефритом (ГНН) в Приморском крае.— В кн.: Териология, т. I. Новосибирск, 1972, с. 277—289.
- Беляев В. Г., Винокуров Б. С., Денисов Е. Т.* и др. Организация эпиднадзора

- при чуме в портах Тихоокеанского побережья СССР.— В кн.: Междунар. и нац. аспекты эпиднадзора при чуме. Иркутск, 1975, ч. 1, с. 84—85.
- Беляев Г. М., Солдатов Г. М.* Об экологии зайцев и их паразитофауне в Приморском крае.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1969, вып. 8, с. 280—282.
- Бердов А. З., Корнилов Б. Е.* Псевдотуберкулез ондатры Западной Сибири.— В кн.: Труды 9-го междунар. конгр. биологов-охотоведов, 1969; М., 1970, с. 625—627.
- Берендяева Э. Л., Кулькова Н. А., Михайлюта А. А.* О переживании зимы блохами серых сурков в норах зимнего типа в Тянь-Шане.— Материалы 5-й научной конф. противочумн. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1967, с. 155—157.
- Бернштейн А. Д.* Некоторые особенности биологии черной крысы в Абхазии.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1959, т. 54, вып. 1, с. 5—14.
- Бернштейн А. Д.* Материалы по экологии красной пищухи (*Ochotona rutila*) в Заилийском Алатау (Тянь-Шань). Образ жизни и питание.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1963, т. 68, вып. 4, с. 24—36.
- Бернштейн А. Д.* Экология большеухой пищухи на Тянь-Шане.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 9. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 62—109.
- Бернштейн А. Д., Клевезаль Г. А.* Определение возраста красной и большеухой пищух.— Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 5, с. 787—789.
- Беседин Б. Д.* Распространение и численность домашней мыши в Северном Приаралье в связи с ее значением в эпизоотологии чумы.— В кн.: Материалы научн. конф. по природ. очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата, 1963, с. 18—19.
- Бессалов В. С.* Очаг туляремии на острове Бирючий Херсонской области.— Журн. микробиол., эпидемиол., иммунол. (ЖМЭИ), 1968, № 12, с. 97—103.
- Бибиков Д. И.* Горные сурки Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1967. 198 с.
- Бибиков Д. И., Берендяев С. А., Пейсахис Л. А., Шварц Е. А.* Природные очаги чумы сурков. М.: Медицина, 1973. 192 с.
- Бибиков Д. И., Жирнова Н. М.* О поведении сурков, сохранившихся после истребления.— Труды Среднеаз. противочумн. ин-та. Алма-Ата, 1956, т. 3, с. 81—85.
- Бибикова В. А., Классовский Л. Н.* Передача чумы блохами. М.: Медицина, 1974, 188 с.
- Бируля Н. Б., Залуцкая Л. И.* О таксономических единицах в классификации очагов весенне-летнего клещевого энцефалита.— Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1959, № 6, с. 667—676.
- Благосклонов К. Н.* К биологии лесной мышовки (*Sicista betulina* Pall.)— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1948, т. 53, вып. 3, с. 27—30.
- Богданов И. И.* Клещи леммингов восточного Таймыра.— Паразитология, 1975, т. 9, № 6, с. 522—525.
- Богородский Ю. В.* Некоторые наблюдения по биологии азиатской лесной мыши.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1962, вып. 4, с. 141—145.
- Бондаренко А. А., Иннокентьева Т. И., Климов В. Т.* и др. О биоценотической и пространственной структуре Горно-Алтайского (Сайлюгемского) очага чумы.— В кн.: Междунар. и нац. аспекты эпиднадзора при чуме, ч. 1. Иркутск, 1975, с. 67—71.
- Борисова Л. П.* Нутрия (биоэкологические особенности) и ее роль в эпидемиологии лептоспирозов в Азербайджанской ССР. Автореф. канд. дис. Баку. В надзаг.: Азерб. НИИ эпидемиол., микробиол. и гигиены, 1970. 28 с.
- Борисова Л. П.* Лептоспироз промысловых животных в Азербайджанской ССР.— В кн.: Лептоспирозы. Труды 5-й Всесоюз. научн. конф. по лептоспирозам человека и животных. Казань, 1971, с. 252—258.
- Брегетова Н. Г.* Гамазовые клещи (Gamasoidea). Краткий определитель. М.: Л., Изд-во АН СССР, 1956, 247 с.

- Брегетова Н. Г., Высоцкая С. О.* Гамазовые клещи — паразиты обыкновенной полевки и обитатели ее гнезд в окрестностях Ленинграда.— *Паразитол. сб.*, ЗИН АН СССР, 1949, 11, с. 186—200.
- Брегетова Н. Г., Буланова-Захваткина Е. М., Волгин В. И., Дубинин В. Б.* Клещи грызунов фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 457 с.
- Бульгинская М. А., Поляков И. Я.* О размножении большой песчанки в пустынных районах Южного Узбекистана.— В кн.: *Биол. основы борьбы с грызунами* (Труды ВИЗР, вып. 12). М., 1958, с. 18—33.
- Бурделов А. С.* Материалы по размножению большой песчанки.— *Труды Ин-та зоол. АН Каз. ССР, Алма-Ата*, 1953, т. 2, с. 41—51.
- Бурделов А. С.* К вопросу о причинах многолетних изменений численности большой песчанки.— *Труды Среднеаз. противочумн. ин-та*, 1956, т. 3, с. 29—39.
- Бурделов А. С.* Продолжительность жизни больших песчанок и возрастной состав их популяций.— *Труды Среднеаз. противочумн. ин-та*, 1958, т. 4, с. 189—197.
- Бурделов А. С.* О цикличности изменений численности больших песчанок и эпизоотии в их популяции.— *Труды Среднеаз. противочумн. ин-та*, 1959, т. 5, с. 177—185.
- Бурделов А. С., Бондарь Е. П., Журавлева В. И.* Подвижность больших песчанок и ее эпизоотологическое значение в сплошных поселениях в северной пустыне (Южное Прибалхашье).— *Зоол. журн.*, 1964, т. 43, вып. 1, с. 115—124.
- Валова Г. П., Методьев В. В.* Некоторые специфические черты эпидемиологического процесса при лептоспирозах в условиях Севера в Западной Сибири.— *ЖМЭИ*, 1972, № 11, с. 138—144.
- Варшавский С. Н.* Возрастные типы поселений и история расселения малого суслика.— В кн.: *Исследования географии природных ресурсов животного и растительного мира*. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 59—79.
- Варшавский С. Н., Шилов М. Н.* Биологические обоснования и методика прогнозов изменений численности больших песчанок в условиях пустынной зоны Северного Приаралья.— *Труды пробл. и темат. совещ. Зоол. ин-та АН СССР*, 1955, вып. 5, с. 13—22.
- Варшавский С. Я., Шилов М. Н.* Эколого-географические особенности распространения и территориального распределения большой песчанки в Северном Приаралье.— *Труды Среднеаз. н.-и. противочумн. ин-та*, 1956, т. 3, с. 3—28.
- Варшавский С. Н., Козакевич В. П., Лавровский А. А.* Природная очаговость чумы в Северной и Западной Африке.— В кн.: *Пробл. особо опасных инфекций*, вып. 3 (19). Саратов, 1971, с. 149—159.
- Васильев С. В., Ефимов В. И., Зархидзе В. А.* Особенности размножения большой и краснохвостой песчанок на Краснодарском полуострове.— *Труды Всес. ин-та защиты растений*, вып. 18. (Проблемы прогноза распростр. вредителей и болезней), 1963, с. 96—122.
- Васюта Ю. С.* Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом.— В кн.: *География природноочаговых болезней человека в связи с задачами их профилактики*. М.: Медицина, 1969, с. 217—238.
- Ващенко В. С.* О чумных эпизоотиях среди монгольских пищух на северо-западе МНР.— *Зоол. журн.*, 1962, т. 41, вып. 10, с. 1548—1555.
- Веселое Ю. В., Куклин В. В., Майкопов Э. Ф., Рехбев Е.* Экспериментальный клещевой энцефалит на ондатрах.— В кн.: *Клещевой энцефалит и вирусные геморрагические лихорадки*, Омск, 1963, с. 165—166.
- Вологин Н. И.* Некоторые данные о синантропизме и вредной деятельности краснохвостой песчанки в Туркмении.— *Изв. АН Туркм. ССР, серия биол.*, 1961, № 6, с. 92.
- Воронин Ю. К., Чуловский И. К., Мальков Г. Б.* О современном состоянии природных очагов лептоспирозов в Западной Сибири.— В кн.: *Вопросы инфекции. патологии*. Омск, 1971, с. 165—170.

- Воронов А. Г.* О биоценологических отношениях в лесах умеренного, субтропического и тропического поясов.— В кн.: Вопросы географии, сб. 69. «Организмы и природная среда». М.: Мысль, 1966, с. 32—40.
- Воронов А. Г.* О некоторых структурных особенностях биоценозов влажных тропических лесов в сравнении с другими биоценозами.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1974, т. 79, вып. 3, с. 72—83.
- Воронцов В. Н., Бекасова Т. С., Крал Б.* и др. О видовой принадлежности азиатских лесных мышей рода *Arodemus* Сибири и Дальнего Востока.— Зоол. журн., 1977, т. 61, вып. 3, с. 437—449.
- Востриков Л. А.* Природные условия очагов и особенности эпидемиологии геморрагической лихорадки с почечным синдромом в Хабаровском крае.— В кн.: Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом на Дальнем Востоке. Хабаровск, 1968, с. 50—61.
- Высоцкая С. О.* Сезонные изменения зараженности вшами серой полевки.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1950, т. 12, с. 73—79.
- Высоцкая С. О., Шлугер Е. Г.* Личинки краснотелок — паразиты грызунов Ленинградской области.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1953, т. 15, с. 345—352.
- Высоцкий Б. В., Малыш Ф. С.* и др. Лептоспироз крысвидных хомячков.— ЖМЭИ, 1963, № 3, 130.
- Гаврилюк Б. К., Нацкий К. В.* Природная очаговость геморрагической лихорадки с почечным синдромом (ГЛПС) из Приморского края.— В кн.: Вирусные геморрагические лихорадки. Труды Ин-та полиомиелита и вирусных энцефалитов, 1971, т. 19, с. 285—299.
- Гайдамович С. Я.* Изучение зараженности домашних грызунов нейровирусами. Сообщ. 1. Зараженность домашних мышей вирусом лимфоцитарного хориоменингита.— Вопросы вирусологии, 1958, т. 3, с. 171.
- Райский Н. А.* Инфекция и иммунитет у животных, залегающих в зимнюю спячку.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока. Иркутск, 1944, т. 5, с. 82—123.
- Гайский Н. А., Алтарева Н. Д.* Даурская пищуха (*O. daurica*) как носитель чумной инфекции на территории Забайкальско-Монгольского эпизоотического очага.— Там же, с. 133—146.
- Гамбарян П. П., Мартиросян Б. А.* Об экологии мышевидного хомячка.— Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 9, с. 1408—1413.
- Гарбузов В. К.* О распространении и стационном размещении гигантского слепца в Актюбинских сухих степях.— Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 1, с. 108—114.
- Гвоздев Е. В.* Анализ гельминтофауны пищух (*Ochotonidae*) в связи с географическим распространением хозяев.— Труды Ин-та зоол. АН Каз. ССР. Алма-Ата, 1962, т. 16, с. 63—80.
- Гиляров М. С., Чернов Ю. И.* Почвенные беспозвоночные в составе сообществ умеренного пояса.— В кн.: Ресурсы биосферы, вып. 1. Л.: Наука, 1975, с. 218—240.
- Гладкина Т. С., Поляков И. Я.* Критерии прогноза численности краснохвостой песчанки в Азербайджане и южном Узбекистане.— Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 6, 922—934.
- Голикова В. Л.* Особенности использования территории лесными мышевидными грызунами в Поволжье и других частях ареала.— В кн.: Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья, Саратов, 1968, с. 267—292.
- Головко Э. Н., Пейсахис Л. А., Дерлятко К. И.* и др. Эпизоотия чумы на грызунах Гиссарского хребта в Таджикистане.— Материалы науч. конф. противочумн. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1971, с. 199—202.
- Гребенюк Р. В., Чиров П. А., Кадышев А. М.* Роль диких животных и кровососущих членистоногих в эпизоотологии листериоза. Фрунзе, 1972. 123 с.
- Григорьев А. А.* Субарктика. М.: Географгиз, 1956, 223 с.
- Григорьян И. П.* Эпидемиология дальневосточной скарлатиноподобной лихо-

- радки в Приморском крае.— В кн.: Дальневосточная скарлатиноподобная лихорадка. Владивосток, 1974, с. 12—25.
- Григорьян И. П., Якунина Т. И., Михайлова О. А.* К вопросу о причинах зимне-весенней сезонности дальневосточной скарлатиноподобной лихорадки.— В кн.: Дальневосточная скарлатиноподобная лихорадка. Владивосток, 1974, с. 31—33.
- Громашевский Л. В.* Механизмы передачи инфекции. Киев, 1958, 332 С.
- Громов И. М.* Материалы по истории фауны грызунов Нижнего Урала и Северного Прикаспия.—Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1957, т. 22, с. 192—245.
- Громов И. М., Бибииков Д. И., Калабухов Н. И., Мейер М. Н.* Фауна СССР. Млекопитающие, т. 3, вып. 2. Наземные белычьи (Marmotinae) М.; Л.: Наука, 1965, 466 с.
- Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А.* и др. Млекопитающие фауны СССР, ч. I, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 639 с.
- Груздев В. В.* Экология зайца-русака. М.: Изд-во МГУ, 1974. 162 с.
- Грулих И.* Популяционный взрыв обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L.) в Восточной Словакии в 1971—1972 годах.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1977, т. 82, вып. 6, с. 16—25.
- Грунин Г. Я.* Подкожные овода (Hypodermatidae) М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, 238 с.
- Губина Е. А., Исаков Ю. А.* Опыт заражения зайцев бруцеллезом в лабораторных условиях.— Научная конф. по природн. очаговости и эпидемиологии особо опасных заболеваний. Тез. докл. Саратов, 1957, с. 103—104.
- Гуляевская Н. С.* Роющая деятельность слепыша (*Spalax microphtalmus* Güld.), ее ландшафтное и сельскохозяйственное значение. Автореф. канд. дис. М., В надзаг.: Моск. пед. ин-т им. В. И. Ленина, 1954. 15 с.
- Гурев А. А.* Зайцеобразные (Lagomorpha). Фауна СССР. Млекопитающие, т. III, вып. 10. М.; Л.: Наука, 1964. 276 с.
- Давтян Г. Г., Елкин Ю. М., Норамиян А. В., Адамян А. О.* Условия циркуляции чумного микроба в популяции обыкновенных полевков. Сообщ. I. Инфекционная чувствительность обыкновенных полевков к «полевочьей» разновидности чумного микроба.—Труды Арм. противочумн. ст., 1964, вып. 3, с. 57—62.
- Давыдова М. С., Барбаш Л. А., Белова О. С., Леонов Ю. А.* Изменение видового состава клещей ондатры в период ее акклиматизации.— В кн.: Ондатра Западной Сибири. Новосибирск: СО, Наука, 1966, с. 59—65.
- Даль С. К., Чугунов Ю. Д.* Лесная мышовка в Ставропольском крае.—Труды Противочумн. ин-та Кавказа и Закавказья, 1956, вып. 1, с. 354—371.
- Дарская Н. Ф.* Блохи даурской пищухи (*Ochotona daurica*).— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 5. М.: Изд-во МГУ, 1957, с. 163—170.
- Дарская Н. Ф.* Особенности образа жизни блох песчанок.— В кн.: Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., 1977, с. 226—231.
- Дежкин В. В.* Современное распространение бобров в Евразии.— Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 1, с. 106—116.
- Демин Е. П.* Эпизоотия чумы у плоскочерепных полевков.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1959, т. 21, с. 68—69.
- Демин Е. П.* К биологии монгольской пищухи.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1962, т. 26, с. 303—307.
- Деревянченко К. И., Желдакова К. А.* К роли иксодовых клещей в природном очаге туляремии в дельте Волги.— Труды Астрах, противочумн. ст., 1958, вып. 2, с. 301—311.
- Динесман Л. Г.* Изучение истории биогеоценозов по нормам животных. М.: Наука, 1968.
- Доброхотов Б. П., Мосолов Л. П.* Численность мелких грызунов осенью 1963 г. и прогноз ее и эпизоотического состояния по туляремии на 1964 г.—Бюлл. МОИП, отд. биол., 1964, т. 69, вып. 4., с. 30—37.
- Домбровский В. В.* Закономерности колебания численности обыкновенной по-

- левки в Московской области в связи с ландшафтными особенностями территории и хозяйственной деятельностью человека.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 10. М.: Изд-во МГУ, 1971, с. 199—216.
- Дробинский И. Р.* Эпидемиологическое значение зайцев при туляремии.— ЖМЭИ, 1951, № 1, с. 61—65.
- Дубинин В. Б.* Паразитофауна мышевидных грызунов и ее изменения в дельте Волги—Паразитол. сб., ЗИН АН СССР, 1953, т. 15, с. 252—301.
- Дубровский Ю. А.* Слепушонка Иссык-Кульской котловины и влияние ее деятельности на растительность и почвы.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 7. М.: Изд-во МГУ, 1965, с. 121—144.
- Дубровский Ю. А.* Значение млекопитающих, преимущественно большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.), в природных очагах кожного лейшманиоза.— В кн.: Териология, т. II. Новосибирск, 1974, с. 202—217.
- Дубровский Ю. А.* Роль большой песчанки в природных очагах разных инфекций.— В кн.: Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., 1977, с. 285—289.
- Дудникова А. Ф.* Фауна и динамика численности блох грызунов Западных Кара-Кумов. Сообщ. II. Блохи полуденных и краснохвостых песчанок, тонкопалых сусликов и тарбаганчиков.— В кн.: Вопросы природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении. Ашхабад, 1960, с. 335—342.
- Дудникова А. Ф., Лукьянова А. Д.* Заметки о фауне и динамике численности клещей в Западных Кара-Кумах.— В кн.: Вопросы природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении. Ашхабад, 1960, с. 357—363.
- Дукельская Н. М.* Биология слепыша и испытание различных способов борьбы с ним.— Труды по защите растений. Л., 1932, т. 4, № 2, с. 23—46.
- Дунаева Т. Н.* Сравнительный обзор экологии тундровых полевков полуострова Ямал.— Труды Ин-та географии АН СССР. М., 1948, вып. 41, с. 78—143.
- Дунаева Т. Н.* Экспериментальное определение восприимчивости и инфекционной чувствительности к туляремии речного бобра *Castor fiber* L.— В кн.: Вопр. краевой, общей и экспер. паразитол. и мед. зоологии, т. 8. М.: Изд-во АМН СССР, 1953, с. 144—148.
- Дунаева Т. Н.* Особенности течения туляремии у зайцев-беляков при смешанной инфекции.— Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 12, с. 1864—1868.
- Дунаева Т. Н., Кучерук В. В.* Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала.— Материалы к познанию фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. зоол., вып. 4. М.: МОИП, 1941, с. 1—80.
- Дунаева Т. В., Емельянова О. С.* О восприимчивости ондатры (*Ondatra zibethica* L.) к туляремийной инфекции.— Зоол. журн., 1950, т. 29, вып. 5, с. 459—465.
- Дунаева Т. П., Емельянова О. С., Кучерук В. В.* Изучение эпизоотии эризипеллоида среди водяных крыс в природных условиях.— В кн.: Вопр. краевой, общей и экспер. паразитол. и мед. зоологии, т. 8. М.: Изд-во АМН СССР, 1953, с. 175—181.
- Дунаева Т. Н., Доброхотов Б. П., Шлыгина К. Н.* Обнаружение листериоза у диких грызунов в лесотундре севера Средней Сибири.— Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. 2, с. 272—273.
- Дьяков Ю. В.* Методы и техника количественного учета речных бобров.— Труды Воронежск. заповед., 1975, вып. 21, т. 1, с. 160—175.
- Дядечко В. Н., Метелица А. К.* Паразитирование иксодид на зайцах-беляках в зоне южной лесостепи Тюменской области.— В кн.: Материалы ветеринарн. арахно-энтомологии и ветеринарн. санитарии. Тюмень, 1970, с. 22—23.
- Евдокимова О. А., Шишкина З. С.* О роли ондатры в природном очаге лептоспирозов в Ульяновской области.— Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 7, с. 1116—1119.
- Егоров О. В.* Экология и промысел якутской белки. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 268 с.

- Егорова Л. С., Ильин В. А., Алгазин И. П., Мальков Г. Б. Выделение возбудителя туляремии от сибирских леммингов на Восточном Таймыре.— ЖМЭИ, 1975, № 6, с. 128—132.
- Егорова Л. С., Кори П. В., Равдоникас О. С. Заражаемость ондатры туляремией при купании в инфицированной воде.— В кн.: Туляремия и сопутствующие инфекции. Омск, 1965а, с. 189—192.
- Егорова Л. С., Кори П. В., Равдоникас О. В. Пораженность эризипелотриksom популяции мелких млекопитающих в условиях северной лесостепи Омской области.— В кн.: Туляремия и сопутствующие инфекции. Омск, 1965б, с. 328—330.
- Елисеев Л. Н., Келлина О. И. Кожный лейшманиоз в Афганистане.— Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1963, т. 32, № 6, с. 728—735.
- Елисеев Л. П., Стрелкова М. В. Влияние температуры окружающей среды на температуру кожи и течение кожного лейшманиоза у больших и краснохвостых песчанок (*Rhombomys opimus* Licht., *Meriones libycus* Licht.).— Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1966, т. 35, № 6, с. 696—704.
- Елисеев Л. П., Стрелкова М. В. Оценка способности москитов (*Phlebotomidae*) в передаче *Leishmania tropica* major среди больших песчанок (*Rhombomys opimus*).— Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1970, т. 39, № 3, с. 284—292.
- Елкин Ю. М., Петров П. А., Лабунец Н. Ф. О природной очаговости чумы на Закавказском нагорье.— В кн.: Пробл. особо опасных инфекций, вып. 6 (10). Саратов, 1969, с. 5—12.
- Емельянова Н. Д., Жовтый И. Ф. Краткий обзор эктопаразитов млекопитающих Монголо-Забайкальского чумного очага в связи с их эпизоотическим значением.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1957, т. 26, с. 259—283.
- Емельянова Н. Д., Штильмарк Ф. Р. Блохи насекомоядных, грызунов и зайцеобразных центральной части Западного Саяна.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1968, т. 27, с. 241—253.
- Еремицкий Н. Я., Беседин Б. Д., Фетисова И. А., Леонов Ю. А. К вопросу о значении домовых мышей в природном очаге чумы Северного Приаралья.— В кн.: Материалы науч. конф. по природной очаговости и профилактики чумы. Алма-Ата, 1963, с. 84—85.
- Ермилов А. П., Ротшильд Е. В., Постников Г. Б. Сезонность эпизоотии чумы среди больших песчанок в Северо-Восточном Прикаспии.— В кн.: Пробл. особо опасных инфекций, вып. 1 (11). Саратов, 1970, с. 43—48.
- Жарков И. В. Экология и значение лесных мышей в лесах Кавказского заповедника.— Труды Кавказск. гос. заповеди., 1938, вып. 1. М., с. 153—187.
- <п>Жарков И. В. Итоги расселения речных бобров в СССР.— Труды Воронежск. заповеди., 1969, вып. 16, с. 10—51.
- Жарков И. В., Соколов В. Е. Речной бобр (*Castor fiber* L., 1758) в СССР.— Acta Theriologica, 1967, т. 12, № 3, с. 27—46.
- Жданов В. М. /Ред. Заразные болезни человека. М.: Медгиз, 1955. 682 с.
- Животный мир СССР, т. 2. Зона пустынь, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948, 420 с.
- Жмаева З. М. О развитии *Ixodes persulcatus* P. Sch. в европейских южнотаежных лесах.— В кн.: Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях. Ижевск, 1969, с. 118—141.
- Жмаева З. М., Карулин Б. Е., Пчелкина А. А. и др. К вопросу о значении млекопитающих в носительстве *Rickettsia burneti*—возбудителя лихорадки Ку.— Докл. АН СССР, 1956, т. 109, № 6, с. 1227—1228.
- Жовтый И. Ф. Изучение условий обитания блох в норах грызунов Сибири и Дальнего Востока.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1968, т. 27, с. 212—230.
- Жовтый И. Ф., Копылова О. А. Блохи пищухи даурской в период массового нарастания ее численности.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1957, т. 15, с. 293—298.

- Жовтый И. Ф., Нечаева Л. К.* Наблюдения за блохами синантропных грызунов в системе эпиднадзора при чуме.— В кн.: Междунар. и нац. аспекты эпиднадзора при чуме, ч. 2. Иркутск, 1975, с. 53—55.
- Заблюцкая Л. В.* Фауна мышевидных грызунов в различных типах леса левобережья широтного течения р. Оки.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1957, т. 62, вып. 4, с. 19—36.
- Забродин В. А.* Материалы о некоторых болезнях диких северных оленей Таймырской популяции.— В кн.: Дикий северный олень в СССР. М.: Советская Россия, 1975, с. 121—128.
- Залтаев В. С.* Жизнь в пустыне. М.: Мысль, 1976. 272 с.
- Зарубина В. Н., Штильмарк Ф. Р.* Вши диких млекопитающих Центральной части Западных Саян.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1969, вып. VIII, с. 309—310.
- Згурская Г. Н., Березин В. В., Смирнова С. Е.* Пороговые уровни заразительности крови при вызванной вирусом КГЛ вiremии у зайцев и кроликов, для клещей *Hyalomma plumbeum plumbeum*.— В кн.: Вопросы медицинской вирусологии, 1975, с. 291—292.
- Здоровский П. Ф., Голиневич Е. М.* Учение о риккетсиях и риккетсиозах. М.: Медицина, 1972. 495 с.
- Земская А. А.* Паразитические гамазовые клещи и их медицинское значение, М.: Медицина, 1973. 167 с.
- Зимина Р. П.* Экология большеухой пищухи (*Ochotona macrotis* Gunter) на хребте Терской-Алатау.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1962, т. 67, вып. 3, с. 5—12.
- Знаменский В. А.* Дальневосточная scarлатиноподобная лихорадка.— В кн.: Природноочаговые болезни в Приморском крае. Владивосток, 1975, с. 136—160.
- Зонов Г. Б., Евтеев Г. К.* К экологии монгольской пищухи (*Ochotona pricei*) в Туве.— В кн.: Териология, т. 1. Новосибирск, 1972, с. 363—364.
- Зыкина Н. А., Кирьянов Г. И.* Зайцы как источники туляремийной инфекции в Алтайском крае.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1962, вып. 3, с. 51—54.
- Иванов В. С., Равдоникас О. В., Костюков В. П., Баранова Н. К.* Эпидемическая вспышка туляремии в озерно-болотном ландшафте Омской области.— В кн.: Вопросы инфекционной патологии, вып. 2. Омск, 1970, с. 165—167.
- Иванов Ф. В., Приклонский С. Г.* К экологии зайца-беляка (по материалам отлова и кольцевания).— В кн.: Миграции животных. М.: Наука, 1968, с. 161—168.
- Ивантер Э. В.* Заяц-беляк в Карельской АССР.— В кн.: Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1969, с. 137—156.
- Ивантер Э. В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. М.; Л.: Наука, 1975. 243 с.
- Иголкин Н. И.* Блохи и гамазовые клещи из гнезд мелких млекопитающих в очагах клещевого энцефалита.— В кн.: Природная очаговость болезней и вопр. паразитологии, вып. 3. Алма-Ата, 1961, с. 539—543.
- Ильинская В. Л.* Гидротермические условия существования блох рода *Xenopsylla* в верхних отделах нор большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.).— Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. 6, с. 902—908.
- Иофф И. Г.* Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск, 1941. 116 с.
- Иофф И. Г.* Arhanniptera Киргизии. Эктопаразиты. М.: Изд-во АМН СССР, 1949, 212 с.
- Иофф И. Г., Микулин М. А., Скалон О. И.* Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М.: Медицина, 1965, 369 с.
- Иофф И. Г., Наумов Н. П.* и др. Высокогорный природный очаг в Киргизии. Природная очаговость трансмиссивных болезней в Казахстане. Алма-Ата, 1951. 173 с.

- Иофф И. Г., Скалой О. И.* Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилегающих районов. М.: Медгиз, 1954. 275 с.
- Иофф И. Г., Тифлов В. Е.* Определитель Афаниптера юго-востока СССР. Ставрополь: Ставропольск. книжн. изд-во, 1954. 198 с.
- Исаков Ю. А., Панфилов Д. В.* Зональные особенности ресурсов животного мира СССР.— В кн.: Ресурсы животного мира СССР.— Итоги науки. География СССР, вып. 7. М.: ВИНТИ, 1969, с. 7—45.
- Искаков Г. Р.* Листерииносительство у ондатр в северо-восточном Казахстане.— Труды Семипал. зооветеринар. ин-та, 1967, т. 4, с. 192—194.
- Какабадзе М. Г., Бернштейн А. Д., Кварацхелия Г. Я.* К вопросу об источниках лептоспироза в Абхазской АССР.— В сб.: Тез. докл. I съезда гигиенистов и сан. врачей Груз. ССР. Тбилиси, 1956, с. 111—112.
- Калачева Н. Ф., Камнев П. И., Лукьянова Л. Д.* К вопросу об очаговости туляремии в долине нижнего течения р. Чу.— Труды Ин-та «Микроб». Саратов, 1958, вып. 4, с. 432—437.
- Калякин В. Н.* Токсоплазмоз млекопитающих.— В кн.: Ежегодник БМЭ, 1971, т. 3, с. 865—904.
- Камбулин Е. А.* Материалы по экологии большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) в Казахстане и меры борьбы с нею.— В кн.: Грызуны и борьба с ними, I. Алма-Ата, 1941, с. 95—149.
- Канторович Р. А.* Материалы по экологии «дикования» животных в Заполярье.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1963, т. 68, вып. 4, с. 3—13.
- Канторович Р. А.* Некоторые аспекты мирового распространения и экологии бешенства.— В кн.: Медицинская география, 1966. Итоги науки. М., 1968, с. 273—320.
- Капитонов В. И.* Очерк биологии черношапочного сурка.— Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 3, с. 448—457.
- Карасева Е. В.* Некоторые особенности развития эпизоотии лептоспироза у долевков-экономок, изученные методом мечения зверьков.— Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 9, с. 1384—1389.
- Карасева Е. В.* Закономерности зональной и ландшафтной приуроченности территории, занятой природными очагами лептоспироза в Северном Казахстане и равнинной части Алтайского края.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1962а, т. 67, вып. 2, с. 3—16.
- Карасева Е. В.* Изучение с помощью мечения особенностей использования территории обыкновенным хомяком в Алтайском крае.— Зоол. журн., 1962б, т. 41, вып. 2, с. 275—285.
- Карасева Е. В.* Значение диких млекопитающих в природных очагах лептоспирозов в СССР.— Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 11, с. 1699—1713.
- Карасева Е. В.* Экологические особенности млекопитающих — носителей лептоспир гриппотифоза и их роль в природных очагах лептоспироза.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 10. М.: Изд-во МГУ, 1971, с. 30—144.
- Карасева Е. В., Зайцев С. В., Чернуха Ю. Г., Пискунова Л. А.* Некоторые особенности экологии патогенных лептоспир в естественных условиях природного очага.— ЖМЭИ, 1974, № 5, с. 36—40.
- Карасева Е. В., Ильенко А. И.* Некоторые особенности биологии полевки-экономки, изученные методом мечения зверьков.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 5. М.: Изд-во МГУ, 1957, с. 171—184.
- Карасева Е. В., Нарекая Е. В., Бернштейн А. Д.* Полевка-экономка, обитающая в окрестностях озера Неро Ярославской области.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1957, т. 62, вып. 3, с. 5—18.
- Карасева Е. В., Чернуха Ю. Г., Семенова Л. П.* К изучению природной очаговости лептоспироза в Северном Казахстане и равнинной части Алтайского края.— ЖМЭИ, 1962, № 7, с. 13—18.
- Карасева Е. В., Шилаева Л. М.* Строение нор обыкновенного хомяка в зависимости от его возраста и сезона года.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1965, т. 70, вып. 6, с. 30—39.
- Карасева Е. В., Чернуха Ю. Г., Телицын Ю. М.* и др. К изучению биологии

- обских леммингов и полевков-экономов и их роли в природных очагах лептоспироза на Ямале.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1976, т. 81, вып. 6, с. 32—40.
- Карнаухова Н. Г., Миротворцев Ю. И., Девяткина М. С.* Численность грызунов на морских судах и в портовых объектах Владивостока и Находки.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1962, вып. 4, с. 145—148.
- Карулин Б. Е.* Ландшафтно-экологический анализ очагов лихорадки Ку.— ЖМЭИ, 1960, № 9, с. 19—24.
- Карулин Б. Е., Пчелкина А. А.* Теплокровные животные — носители возбудителя клещевого сыпного тифа Северной Азии.— Докл. АН СССР, 1958, т. 120, № 1, с. 223—224.
- Карулин Б. Е., Никитина Н. А., Хляп Л. А.* и др. Суточная активность и использование территории лесной мыши (*Apodemus sylvaticus*) по наблюдениям за зверьками, меченными Co^{60} .— Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 1, с. 112—121.
- Касаткин Б. М.* Опыт обработки многолетних данных по учету численности больших песчанок.— В кн.: Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 205—208.
- Кашкаров Д. Н., Коровин Е. П.* Жизнь пустыни. М.; Л.: Изд-во биол. и мед. лит., 1936. 252 с.
- Ким Т. А.* К экологии домового мыши (*Mus musculus L.*) в Кызыл-Кумах.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1960, № 2, с. 39—42.
- Кирис И. Д.* Белка. Киров, 1973. 447 с.
- Киселев Р. И.* Некоторые вопросы эпидемиологии везикулезного (оспоподобного) риккетсиоза.— ЖМЭИ, 1954, № 1, с. 46.
- Клевезаль Г. А., Повалишина Т. П.* Годовые слои в кости и зубах краснохвостых песчанок в природе и в лаборатории.— Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 1, с. 145—147.
- Климов В. Т., Асташин Ю. М., Ешелкин И. И.* Итоги пятилетнего применения серологических реакций для изучения природной очаговости чумы в Горном Алтае (1970—1974 гг.).— В кн.: Междунар. и нац. аспекты эпиднадзора при чуме, ч. 1. Иркутск, 1975, с. ПО—111.
- Климова З. И., Боруцкий Е. В., Евсеева В. Е.* и др. Структура норových микробиоценозов большой песчанки в Северных Кызылкумах.— Паразитология, 1970, т. 4, вып. 5, с. 437—443.
- Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И., Елесина Ф. С.* и др. Мелкие лесные млекопитающие очагов клещевого энцефалита в Удмуртской АССР.— В кн.: Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях. Ижевск, 1969, с. 181—196.
- Ковда В. А.* Биогеохимическая концепция биосферы.— В кн.: Ресурсы биосферы на территории СССР. М.: Наука, 1971, с. 16—26.
- Кожевников П. В., Добротворская Н. В., Латышев Н. И.* Учение о кожном лейшманиозе. М.: Медгиз, 1947. 471 с.
- Козакевич В. П., Варшавский С. И., Лавровский А. А.* Природные очаги чумы в Северной Америке.— В кн.: Пробл. особо опасных инфекций, вып. 4(14). Саратов, 1970, с. 63—71.
- Козакевич В. П., Варшавский С. Н., Лавровский А. А.* Природная очаговость чумы в Южной Африке (ЮАР, Лесото, Мозамбик).— В кн.: Пробл. особо опасных инфекций, вып. 6 (28). Саратов, 1972, с. 5—16.
- Козакевич В. П., Варшавский С. Н., Лавровский А. А.* Природная очаговость чумы на Мадагаскаре.— В кн.: Пробл. особо опасных инфекций, вып. 1 (29). Саратов, 1973, с. 26—32.
- Козлов Н. П.* Особенности размножения домового мыши в засушливых степях Ставропольского края.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1962, т. 67, вып. 2, с. 117—121.
- Козловский А. И.* Соматические хромосомы леммингов из родов *Myopus*, *Lemmus*, *Dicrostonyx*.— Материалы I Междунар. конгр. по млекопит., т. 1, М., 1974, с. 280—281.

- Колонии Г. В.* Нозогеография сибирской язвы в СССР в связи с ее ландшафтной эпизоотологией.—ЖМЭИ, 1969, № 2, с. 91—98.
- Колосов А. М., Бакеев Н. Н.* Биология зайца-русака.— Материалы к познанию фауны и флоры СССР, нов. серия, отд. зоол., 1947, вып. 9 (XXIV). Изд-во МОИП, 103 с.
- Колпакова С. А., Казанцева Ю. М., Усов Я. А.* Материалы к изучению экологии блох домовых мышей.— Труды Ин-та «Микроб», 1951, вып. 1, с. 240—244.
- Кондрашкин Г. А.* О серых крысах дельты Волги.— В кн.: Грызуны и борьба с ними, вып. 3. Саратов, 1950, с. 189—200.
- Кондрашкин Г. А.* Норовая деятельность домовых мышей дельты Волги.— В кн.: Грызуны и борьба с ними, вып. 3. Саратов, 1950, с. 201—216.
- Контримавичус В. Л.* Гельминтофауна зайцев СССР.— Труды гельминтол. лабор. АН СССР, 1959, т. IX, с. 133—143.
- Корнеев Г. А., Трыкин В. С., Шааев М. А.* и др. Реактивность при заражении возбудителем чумы больших песчанок из территориально близких популяций. Сообщение I. Оценка общего физиологического состояния грызунов и их инфекционная чувствительность.— Материалы VII науч. конф. противочумн. учрежд. Средн. Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1971, с. 124—127.
- Корнилова Г. В., Райхлин М. И., Ястребов В. К.* и др. Новые данные о распространении природноочаговых инфекций в Заполярье Восточной Сибири.—ЖМЭИ, 1975, № 11, с. 96—99.
- Короткова Г. В., Васильев Г. И.* Два вида подкожных оводов *Hypodermatidae*, *Oestromyini*, паразитирующих на грызунах и птицах.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1969, вып. 8, с. 319—322.
- Корсаков Г. К., Шило А. А.* К вопросу о внутривидовых взаимоотношениях ондатры.— Сб. науч.-техн. информ. (охота, пушнина, дичь). М.: Экономика, 1967, с. 9—19.
- Корсакова И. Б.* Приемы определения возраста ондатры по эталонам зубов.— Труды Кировск. с.-х. ин-та, 1970, т. 22, вып. 52, с. 85—91.
- Корш П. В., Равдоникас О. В., Мальков Г. Б.* и др. О носительстве и контакте с возбудителями вирусных и бактериальных инфекций среди диких животных в Омской области.— В кн.: Вопросы инфекционной патологии, вып. 2. Омск, 1970, с. 75—78.
- Косминский Р. Б.* Наблюдения над биологией домовой мыши (*Mus musculus* L.) в постройках степного села на Ставрополье.— Труды противочумн. ин-та Кавказа и Закавказья, 1960, вып. 4, с. 218—228.
- Косминский Р. Б.* К вопросу о численности блох на домашних мышах, обитающих в постройках сельского типа.— Труды противочумн. ин-та Кавказа и Закавказья, 1961, вып. 5, с. 62—73.
- Косминский Р. Б.* Некоторые итоги изучения экологии блох обыкновенных полевков в Закавказском горном очаге чумы.— В кн.: Пробл. особо опасных инфекций вып. 1 (11). Саратов, 1970, с. 204—213.
- Кошкина Т. В.* Сравнительная экология рыжих полевков в северной тайге.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 5. М.: Изд-во МГУ, 1957, с. 3—66.
- Кошкина Т. В.* Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 8. М.: Изд-во МГУ, 1966, с. 5—27.
- Кошкина Т. В.* Популяционная регуляция численности грызунов (на примерах красной полевки тайги Салаира и норвежского лемминга).— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1967, т. 72, вып. 6, с. 5—20.
- Кошкина Т. В.* О факторах динамики численности леммингов.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 9. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 11—61.
- Кошкина Т. В., Короткое Ю. С.* Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимуме ареала.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 12. М.: Изд-во МГУ, 1975, с. 5—61.

- Краснова А. М., Щепотьев Н. В.* Экологические особенности токсоплазмозоносителей Нижнего Поволжья и их возможная роль в образовании природных очагов токсоплазмоза.— В кн.: Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967, с. 252—256.
- Красовский Л. И.* Суточная потребность ондатры в естественных кормах.— Зоол. журн., 1962, т. 41, вып. 10, с. 1529—1535.
- Крылова К. Т., Шилова Е. С., Шолов М. Н.* Особенности экологии большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) в зимний период в условиях Северного Приаралья.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1954, т. 59, вып. 2, с. 2—14.
- Крылова Т. Б.* Возрастной состав популяции монгольской пищухи (*Ochotona priscei*).— Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 9, с. 1422—1425.
- Крюков И. Л., Кузнецов В. И., Никифоров Ю. В.* К характеристике чумного очага долины р. Саглы.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1969, вып. 8, с. 22—25.
- Кузнецов В. И., Крюков И. Л., Саржинский В. А.* Материалы к эпизоотологической характеристике Монгун-Тайги.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1969, вып. 8, с. 25—28.
- Кузякин А. П.* История расселения, современное распространение и места обитания пасюка в СССР.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 4. Изд. МОИП, 1951, с. 22—81.
- Кузякин А. П.* /Ред. Воляная крыса и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск, 1959.
- Кулагин С. М., Земская А. А.* Гамазовый клещ *Allodermanyssus sanguineus* Hirst, как переносчик везикулезного риккетсиоза.— В кн.: Вопр. краевой, общей и eksper. паразитол. и мед. зоол., т. 8. М., Медгиз, 1953, с. 34—40.
- Кулагин С. М., Тарасевич И. В.* Лихорадка цуцугамуши. М.: Медицина, 1972. 231 с.
- Кулагин С. М., Федорова Н. И., Кетиладзе Е. С.* Лабораторная вспышка геморрагической лихорадки с почечным синдромом (Клинико-эпидемиологическая характеристика).— ЖМЭИ, 1962, № 10, с. 121—125.
- Кулакова З. Г.* К фауне, экологии и эпизоотологическому значению блох в очагах клещевого энцефалита.— В кн.: Клещевой энцефалит и вирусные геморрагические лихорадки. Омск, 1963, с. 189—191.
- Кулик И. Л.* Грызуны скирд и ометов.— В кн.: Вопр. краевой, общей и eksper. паразитол. и мед. зоол. т. 7, М.: Изд-во АМН СССР, 1951, с. 284—317.
- Кулик И. Л.* Некоторые особенности подвижности больших песчанок в связи с изучением природных очагов инфекций.— В кн.: Природн. очаговость болезней человека и краевая эпидемиол. Л.: Медгиз, 1955, с. 433—440.
- Кулик И. Л.* О продолжительности жизни больших песчанок в природе.— Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 6, с. 944—947.
- Кулик И. Л.* Опыт составления обзора состояния численности мышевидных грызунов на большой территории.— В кн.: Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 244—247.
- Кулик И. Л.* Таежный фаунистический комплекс млекопитающих Евразии.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1972, т. 77, вып. 4, с. 11—24.
- Кулик И. Л.* Особенности распространения таежных млекопитающих Евразии.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1973, т. 78, вып. 2, с. 38—46.
- Кулик И. Л.* Сравнительный анализ фаунистических комплексов млекопитающих лесной части Северной Евразии.— В кн.: Териология, т. II. Новосибирск, 1974, с. 151—162.
- Кулик И. Л.* Таежный фаунистический комплекс млекопитающих Северной Америки в сравнении с евразийским таежным комплексом.— Вестн. зоол., 1975, № 2, с. 28—33.
- Кулик И. Л.* Подходы к комплексному районированию территории по природноочаговым инфекциям.— В кн.: Природноочаговые антропозоозы. Омск, 1976, с. 48—49.
- Кулик И. Л., Петров В. Г.* О значении прокормителей разных фаз развития

- клевца в определении численности *Ixodes ricinus* в Чувашии.— Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 1, с. 131—134.
- Кулик И. Л., Дубровский Ю. А., Комарова Л. В. Новое в методике определения роли позвоночных животных в прокормлении кровососущих паразитов.— Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 7, с. 1083—1088.
- Кулик И. Л., Плечова З. Н., Храмева А. В. и др. Зоологические предпосылки для существования природных очагов туляремии в Чувашской АССР.— Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 1, с. 17—25.
- Кулик И. Л., Тушикова Н. В., Никитина Н. А. и др. Материалы по экологии лесной мышовки *Sicista betulina* Pall.— В кн.: Исследования по фауне Советского Союза (Млекопитающие). Изд-во МГУ, 1968, с. 146—159.
- Кулик И. Л., Дубровский Ю. А., Комарова Л. В., Тесленко Е. Б. Опыт количественной характеристики разлета москитов из нор большой песчанки.— Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, № 3, с. 285—293.
- Кулюкина Н. М. Поедаемость различных кормов некоторыми видами мышей и полевков.— Изв. ТСХА, 1974, вып. 2.
- Кучерук В. В. Эпизоотии и их значение в регуляции численности грызунов.— В кн.: Вопр. краевой, общей и экспер. паразитол. и мед. зоол., т. 9. М.: Медгиз, 1955, с. 168—178.
- Кучерук В. В. Степной фаунистический комплекс млекопитающих и его место в фауне Палеарктики.— В кн.: География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 45—87.
- Кучерук В. В. Опыт классификации природных очагов чумы внетропической Евразии. Сообщение 2.— Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1960, № 1, с. 5—15.
- Кучерук В. В. Типы убежищ млекопитающих и распространение их по природным зонам внетропической Евразии.— Вопросы геогр., сб. 48. Охрана природы. Биогеография. М., 1960а, с. 121—134.
- Кучерук В. В. Норы как средство защиты от воздействия абиотических факторов среды.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 6. Изд-во МГУ, 1960б, с. 56—95.
- Кучерук В. В. Млекопитающие носители болезней, опасных для человека.— В кн.: Успехи совр. териологии. М.: Наука, 1977, с. 75—92.
- Кучерук В. В. Общие закономерности распространения и типы ареалов песчанок.— В кн.: Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., 1977а, с. 58—63.
- Кучерук В. В., Рубина М. А. Причины, определяющие видовой состав и численность грызунов в скирдах, ометах и стогах южных районов Московской области.— Зоол. журн., 1953, т. 32, вып. 3, с. 495—505.
- Кучерук В. В., Рютин В. А., Дунаева Т. Н. Опыт изучения пастереллезной эпизоотии тарбаганов в Восточной Монголии.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 4. Изд. МОИП, 1951, с. 82—97.
- Кучерук В. В., Петров В. Г., Дунаева Т. Н. и др. Об особенностях существования природных очагов туляремии в зоне полезащитного лесоразведения и о путях оздоровления этих очагов.— В кн.: Вопр. краевой, общей и экспер. паразитол. и мед. зоол., т. 9. М.: Медгиз, 1955а, с. 140—152.
- Кучерук В. В., Сидорова Г. А., Жмаева З. М. О самозащите мелких грызунов от личинок иксодовых клещей.— Зоол. журн., 1955, т. 34, вып. 4, с. 948—950.
- Кучерук В. В., Нефедова И. Н., Дунаева Т. Н. К вопросу о значении самозащиты мелких млекопитающих от личинок и нимф иксодовых клещей.— Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 11, с. 1723—1727.
- Кучерук В. В., Кулик И. Л., Дубровский Ю. А. Большая песчанка как жизненная форма пустыни.— В кн.: Фауна и экология грызунов. Изд-во МГУ, 1972, вып. 11, с. 5—70.
- Кучерук В. В., Доброхотов Б. П., Мещерякова И. С., Некрасова Л. И. Тундровый тип природных очагов туляремии на Ямале и Югорском полуострове.— Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 3, с. 421—425.

- Кучин В. В., Кондратенко В. Ф., Вышинецкая Л. К. и др. Серологическое обследование диких млекопитающих и птиц — прокормителей иксодовых клещей в очаге К.ГЛ Ростовской области. Проблемы паразитологии.— Труды VII науч. конф. паразитол. УССР, т. I. Киев, 1972, с. 455—457.
- Лабунец Н. Ф. Зоогеографическая характеристика блох западного Хангая.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1968, т. 27, с. 231—240.
- Лавренко Е. М. Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран.— В кн.: Пробл. ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 530—548.
- Лавренко Е. М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, 169 с.
- Лавров Л. С. Современное состояние и размещение запасов речного бобра в СССР.— Труды Воронежск. зап., 1975, вып. 21, т. 1, с. 4—17.
- Лавров Н. П. Акклиматизация ондатры в СССР. М.: Центросоюз, 1957, 531 с.
- Лаврова М. Я.- Природный очаг водной лихорадки в условиях сельскохозяйственного ландшафта средней полосы.— ЖМЭИ, 1959, № 3, с. 70—75.
- Лаврова М. Я., Андреева Д. А. Полевки как главные и второстепенные носители лептоспир (по данным наблюдений за мечеными зверьками).— Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 4, с. 608—616.
- Лаврова М. Я., Лебедева Т. С. Лептоспирозная эпизоотия на мышевидных грызунах в низовьях Кубани, по данным наблюдений за мечеными зверьками.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1962, т. 41, вып. 1, с. 7—15.
- Лаврова М. Я., Наумова Н. Н. Некоторые особенности образа жизни мышей в лесных полезавитных полосах.— Труды Ин-та геогр. АН СССР, 1955, т. 66 (Материалы по биогеогр. СССР, вып. 2), с. 150—166.
- Ладный И. Д., Огородникова З. И., Давыдов С. У. Лихорадка Ласса.— В кн.: Пробл. особо опасных инфекций, вып. 5 (33). Саратов, 1973, с. 90—96.
- Лазарев Б. В. Распространение и численность монгольской и даурской пищух на Алтае.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1971, вып. IX, с. 194—195.
- Лазарев Б. В., Бондаренко А. А., Лазарева Л. А. К эпидемиологической оценке зараженности жилищ пастухов зверьками и блохами в природном очаге чумы Горного Алтая.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1974, вып. X, с. 179—181.
- Ландик Г. Т., Кузнецова А. В., Полякова З. П. Экспериментальное изучение туляремии у степных сурков-байбаков.— Вопр. эпидемиол. эпизоотол. особо опасных инфекций, вып. 1. Кызыл, 1968, с. 138—142.
- Лапина И. М. Биология и паразитофауна мелких лесных млекопитающих Латв. ССР. Рига: Изд-во АН Латв. ССР, 1963. 135 с.
- Латтев И. П. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Томск, Изд-во Томск, ун-та, 1958, 170 с.
- Леви М. И. Лимфоцитарный хориоменингит. М.: Медицина, 1964. 236 с. i
- Леви М. И., Киселев Р. И., Чуева Г. И., Кислякова Л. Н. К эпидемиологии везикулярного (оспоподобного) риккетсиоза.— ЖМЭИ, 1954, № 1, с. 46.
- Левина А. А. К вопросу о латентной чуме у краснохвостых и больших песчанок Туркмении. Сообщение I. Характеристика течения латентного инфекционного процесса.— В кн.: Вопр. природн. очаговости и эпизоотол. чумы в Туркмении. Ашхабад, 1960, с. 241—258.
- Левит А. В., Бутабаева М. Б. Штаммы токсоплазм, выделенные от диких животных.— В кн.: Вопросы природной очаговости болезней, вып. 4. Алма-Ата, 1971, с. 73—77.
- Леонтьева М. Н. О размножении больших песчанок (*Rhombomys opimus* Licht.).— Зоол. журн., 1961, т. 40, № 12, с. 1874—1882.
- Леонтьева М. Н. Грунтовые воды и большая песчанка. Автореф. канд. дис. Горький (Горьковский ун-т), 1966. 22 с.
- Летов Г. С. Материалы к изучению промысла сурка в Монголии в связи с чумой.— Труды Ростовск. н/Д противочумного ин-та, 1959, т. 14, с. 83—98.
- Летов Г. С. Материалы к систематике, распространению и экологии горных

- полевков в Туве.—Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1962а, т. 24, с. 285—295.
- Летов Г. С., Летова Г. И.* Распространение пищев и их эктопаразитов в Туве в связи с эпизоотологическим значением.— В кн.: Пробл. особо опасных инфекций, вып. 2 (18). Саратов, 1971, с. 105—111.
- Литвин В. Ю.* Материалы по экологии полевки-экономки, полученные методом мечения зверьков.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 12. М.: Изд-во МГУ, 1975, с. 98—128.
- Лихачев Г. Н.* Размножение и численность орешниковой сони.—Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 5., с. 1171—1182.
- Лихачев Г. Н.* Материалы по суточной активности и летней спячке орешниковой сони.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1965, т. 70, вып. 2, с. 5—17.
- Лихачев Г. Н.* Территориальное размещение орешниковых сонь.— В кн.: Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967, с. 79—90.
- Лихачев-Г. Н.* Распространение сонь в Европейской части СССР.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 11. М.: Изд-во МГУ, 1972, с. 71—115.
- Лобачев В. С., Хамдамова Т. У.* Питание большой песчанки.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1972, т. 77, вып. 5, с. 40—54.
- Львов А. И.* К экологии зайца-русака в преобразованных ландшафтах Украины.—Бюлл. МОИП, отд. биол., 1969, т. 74, вып. 6, с. 30—36.
- Львов Д. К., Громашевский В. Л., Сидорова Г. А.* и др. Выделение вируса Тягиния из комаров *Anopheles hircanus* в Кызылагачском заповеднике, юго-восточный Азербайджан.— Вопр. вирусол., 1972, № 2, с. 18—21.
- Львов Д. К., Лебедев А. Д.* Экология арбовирусов. М.: Медицина, 1974. 183 с.
- Майский И. Н.* Эпидемиология туляремии.— В кн.: Туляремия. М.: Медгиз, 1960, с. 207—241.
- Максимов А. А.* Природные очаги туляремии в СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 291 с.
- Максимов А. А.* Сельскохозяйственное преобразование ландшафта и экология вредных грызунов. М.: Наука, 1964. 262 с.
- Максимов А. А.* Межвидовые связи и типы динамики численности ондатры и водяной крысы.— В кн.: Ондатра Западной Сибири. Новосибирск, 1966, с. 9—29.
- Максимов А. А.* /Ред. Вспышка размножения водяной крысы. Новосибирск: Наука, 1976. 182 с.
- Максимов А. А., Харитонова Н. Н., Каденищи А. Н., Абашкин С. А.* Эпизоотии в популяциях ондатры в СССР. Новосибирск, 1975. 205 с.
- Малеев А. И.* Места концентрации домовых мышей на северо-западном побережье Аральского моря.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1966, т. 71, вып. 5, с. 142.
- Малева А. Г.* История ареала большой песчанки и некоторые особенности формирования природного очага чумы в Северо-Западном Прикаспии в голоцене.— В кн.: Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967, с. 198—206.
- Мальгин В. М.* Стациональное размещение видов-двойников обыкновенной полевки.— Экология, 1974, № 1, с. 89—91.
- Мальгин В. М., Орлов В. Н.* Ареалы четырех видов обыкновенных полевков (надвид *M. arvalis*) по кариологическим данным.— Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 4, с. 616—622.
- Мамед-Заде У. А., Бочарников О. Н., Тер-Вартанов В. Н.* и др. Энзоотия чумы в Азербайджане и пути ее ликвидации.— В кн.: Природная очаговость и эпидемиология особо опасных инфекционных заболеваний. Саратов, 1959, с. 97—108.
- Марвин М. Я.* Мышевидные грызуны — вредители сельского хозяйства Свердловской области.— Уч. зап. Уральск, ун-та, 1957, вып. 15, с. 45.
- Марин С. Н., Леонов Ю. А.* Особенности обитания домовых мышей в Приаральских Каракумах.— В кн.: Вопр. экол., т. 6. М.: Высшая школа, 1962, с. 95—96.

- Марин С. Н., Ротшильд Е. В. Экологическое и эпизоотологическое значение ночной активности больших песчанок.— Зоол. журн., 1961, т. 30, вып. 2, с. 264—268.
- Мартиневский И. Л., Куница Г. М., Куница Н. К. Экспериментальное изучение чувствительности к туляремии и некоторые особенности течения этой инфекции у больших песчанок.— ЖМЭИ, 1961, № 10, с. 91—95.
- Мартынова Л. Я. Хромосомная дифференциация трех видов цокоров (Rodentia, Muospalacinae).— Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 8, с. 1265—1267.
- Мезенев Н. П. Соотношение компонентов гнуса на Таймыре и в других районах Крайнего Севера.— Паразитология, 1968, т. 2, № 4, с. 347—352.
- Мезенев Н. П. Комплекс гнуса в северных районах Таймыра.— В кн.: Зоол. проблемы Сибири. Новосибирск, 1972, с. 140—142.
- Мезенев Н. П. Фауна и экология кровососущих комаров Эвенкии.— Паразитология, 1976, т. 10, № 6, с. 536—543.
- Меледжасева М. А. Гамазовые клещи Юго-Восточной Туркмении (Gamasoidea, Parasitiformes). Автореф. канд. дис. Ашхабад (Ин-т зоол. АН Туркм. ССР), 1964, 16 с.
- Мельников В. К., Тарасов М. П. Об экологии северной пищухи (*Ochotona hyperborea*) в связи с ее значением в питании соболя в Верхне-Ленской тайге.— Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 4, с. 602—605.
- Меркова М. А. Некоторые данные по экологии рыжей полевки и желтогорлой мыши юга Московской области и Теллермановской роши.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1955, т. 60, вып. 1, с. 21—31.
- Метелица А. К., Дядечко В. Н. К природной очаговости листериоза и лептоспироза в Горно-Алтайской автономной области.— В кн.: Вопр. природной очаговости болезней, вып. 7. Алма-Ата, 1975, с. 31—36.
- Мещерякова И. С., Дунаева Т. Н. Обнаружение туляремии у тундровых грызунов в Западной Якутии.— Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 5, с. 788—789.
- Миронов Н. П. /Ред. Источники и переносчики чумы и туляремии. М: Медицина, 1965. 195 с.
- Миротворцев Ю. И. Мышевидные грызуны.— В кн.: Природноочаговые болезни в Приморском крае. Владивосток, 1975, с. 230—244.
- Мкртчян С. А., Петров П. А., Адамян А. О., Овасаян О. В., Галоян В. О.. Основные закономерности эпизоотологии чумы на Закавказском нагорье.— В кн.: Пробл. особо опасных инфекций, вып. 3 (25). Саратов, 1972, с. 27—34.
- Москвин А. И. Клещевые спирохетозы. Л.: Медгиз, 1960. 164 с.
- Мясников Ю. А. Распространение и колебания численности грызунов, зайцеобразных и насекомоядных Тульской области.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 13. М.: Изд-во МГУ, 1976, с. 164—236.
- Мясников Ю. А., Царева М. И. К эпидемиологическому значению зайцев при туляремии.— ЖМЭИ, 1959, 12, с. 96—100.
- Назарова И. В. Значение лесной мышовки (*Sicista betulina* Pall.) в прокормлении эктопаразитов — переносчиков трансмиссивных заболеваний.— Паразитология, 1967, т. 1, № 3, с. 238—242.
- Найден П. Е., Дятлов А. И., Лобызова В. П. и др. Многолетние колебания численности больших песчанок в Кызылкумах.— Материалы IV науч. конф. по природн. очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата, 1965, с. 174—175.
- Насимович А., Новиков Г., Семенов-Тянь-Шанский О. Норвежский лемминг (его экология и роль в природном комплексе Лапландского заповедника).— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 3. М.: МОИП, 1948, с. 203—262.
- Наумов Н. П. Экология курганчиковой мыши (*Mus musculus hortulanus*-Nordm.).— Труды Ин-та эвол. морф. АН СССР. М., 1940, т. И, с. 33—77.
- √ Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных-грызунов, М.; Г Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 203 с.
- Лаумое Н. П. Динамика численности обыкновенной полевки (*Microtus arva-*

- lis Pall.) и методы ее прогнозов в средней полосе СССР.— Зоол. журн., 1953, т. 32, вып. 2, с. 300—311.
- Наумов Н. П., Лобачев В. С., Дмитриев П. П., Смирин В. М. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. М.: Изд-во МГУ, 1972, 404 с.
- Наумов С. П. Экология зайца-беляка.— Материалы к познанию фауны и флоры СССР, сер. нов., отд. зоол., вып. 10 (XXV). М.: МОИП, 1947. 206 с.
- Наумов С. П., Шаталова С. П. Видовые показатели размножения млекопитающих и особенности их географического варьирования (на примере семейства заячьих).— Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 12, с. 1856—1864.
- Некипелов Н. В. Сведения о биологии даурского цокора.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1946, т. 51, вып. 4—5, с. 71—78.
- Некипелов Н. В. Климат Юго-Восточного Забайкалья и исторический обзор чумных эпизоотии на фоне климатических изменений.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1957, т. 15, с. 19—56.
- Некипелов Н. В. Грызуны — носители чумы в Монгольской Народной Республике.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1959а, т. 22, с. 17—71.
- Некипелов Н. В. Забайкальский очаг чумы как часть центрально-азиатского очага.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1959б, т. 21, с. 19—42.
- Некипелов Н. В. Эпизоотология чумы в Монгольской Народной Республике.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1959в, т. 22, с. 108—243.
- Некипелов Н. В. Забайкальские хомячки и некоторые экологические особенности подсемейства хомяков.— Изв. Иркутск, противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1960, т. 23, с. 147—164.
- Некрасова Л. И. О туляремии в Заполярье.— ЖМЭИ, 1974, № 12, с. 17—19.
- Нельзина Е. Н. Структура норových микробиоценозов на примере малого суслика и некоторых видов песчанок.— Паразитология, 1971, т. 5, № 3, с. 266—273.
- Нельзина Е. Н., Боруцкий Е. В., Данилова Г. М. и др. Жилые (гнездовые) норы и их микробиоценозы полуденной и гребеншиковой песчанок в Волго-Уральском междуречье.— В кн.: Проблемы особо опасных инфекций, вып. 5 (9). Саратов, 1969, с. 141—149.
- Неронов В. М. О методах построения карт по данным заготовок пушнины.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1965, т. 70, вып. 3, с. 7—14.
- Неронов В. М., Фаранг-Азад А. Распространение и структура ареала большой песчанки (*Rhombomys opimus*) в Иране.— Зоол. ж., 1972, т. 51, вып. 5, с. 715—723.
- Нефедова И. Н. Фауна эктопаразитов мелких млекопитающих северной части Волго-Ахтубинской поймы.— В кн.: Вопросы эпидемиол. и профил. туляремии. М.: Медгиз, 1958, с. 82—90.
- Нефедова И. Н., Никитина Н. А. Экология неполовозрелых фаз клещей *Rhipicephalus rossicus* Jak. et K- Jak. и *Dermacentor marginatus* Sulz. в условиях Волго-Ахтубинской поймы.— В кн.: Вопросы эпидемиол. и профил. туляремии. М.: Медгиз, 1958, с. 71—81.
- Никитина Н. А. Особенности использования территории полевыми мышами (*Arodemus agrarius* Pall.).— Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 9, с. 1397—1407.
- Никитина Н. А. Итоги изучения перемещений грызунов фауны СССР.— Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 3, с. 408—421.
- Никитина Н. А., Шлугер И. С., Рубина М. А. Подвижность полевых мышей в связи с их значением в прокормлении клещей в предгорьях Алтая.— Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1960, № 1, с. 31—39.
- Никитина Н. А., Пчелкина А. А., Ковалевская Я.- И. Изучение образования антигемагглютининов у рыжих и красных полевых мышей при экспериментальном заражении их вирусом клещевого энцефалита.— Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1969а, № 6, с. 701—705.

- Никитина Н. А., Пчелкина А. А., Суворова Л. Г.* Интенсивность контакта мелких млекопитающих с вирусом клещевого энцефалита в южнотаежных лесах Европейской равнины.— В кн.: Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях. Ижевск, 1969, с. 97—203.
- Никитина Н. А., Карулин Б. Е., Литвин В. Ю.* и др. Суточная активность и использование территории домовыми мышами (*Mus musculus* L.) по наблюдениям за зверьками, мечеными ^{60}Co .— Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 6, с. 912—920.
- Никифоров Л. П.* Опыт абсолютного учета численности лесных млекопитающих в лесу.— В кн.: Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 237—243.
- Никифоров Л. П.* Млекопитающие природного очага клещевого энцефалита в Козульском районе Красноярского края.— В кн.: Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге.— М.: Медицина, 1968, с. 43—75.
- Новиков Г. А.* Условия существования животных в лесу.— В кн.: Животный мир СССР, т. 4. Лесная зона. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953а, с. 62—83.
- Новиков Г. А.* Роль позвоночных животных в жизни леса.— В кн.: Животный мир СССР, т. 4. Лесная зона. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953б, с. 599—630.
- Новокрещенова Н. С.* Численность иксодовых клещей на большой песчанке и в ее норах в Приэмбенской равнине.— В кн.: Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 1967, с. 99—103.
- Новокрещенова Н. С., Русакова Л. В., Загнибородова Е. Н.* и др. Чувствительность больших песчанок к чумному микробу при заражении их блокированными блохами.— В кн.: Пробл. особо опасных инфекций, вып. 6 (10), Саратов, 1969, с. 26—32.
- Нургальдыев О. Н.* Экология млекопитающих равнинной Туркмении. Ашхабад: Изд. Ылым, 1969. 260 с.
- Обланенко Г. П., Вершинский Б. В.* Теоретические и методологические вопросы картографирования инфекционных болезней.— Труды Ин-та эпидемиол. и микробиол. им. Пастера, Л., 1976, т. 45, с. 28—48.
- Овасаян О. В., Галоян В. О., Аракелян К. А.* Каннибализм как фактор распространения возбудителей эризипелоида, туляремии и чумы среди обыкновенных полевков.— В кн.: Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 1968.
- Огнева С. И.* Звери СССР и прилежащих стран, Грызуны, Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947, 809 с.
- Огнева Н. С.* Об эпизоотологии листериоза грызунов.— Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 9, с. 1373—1381.
- Околович А. К., Корсаков Г. К.* Ондатра. М.: Заготиздат, 1951, 104 с.
- Окулова Н. М.* Размножение и смертность в популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) и основные факторы, воздействующие на эти процессы.— Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 11, с. 1703—1714.
- Олсуфьев Н. Г.* К экологии лугового клеща *Dermacentor pictus* Herm., о происхождении его очагов и путях их ликвидации в средней полосе Европейской части РСФСР.— В кн.: Вопр. краевой, общ. и экспер. паразитол. и мед. зоологии, т. 8. М.: Медгиз, 1953, с. 49—98.
- Олсуфьев, Н. Г., Дунаева Т. Н.* Об эпизоотии рожистой инфекции (эризипелоида) среди грызунов и насекомых.— В кн.: Вопр. краевой, общ. и экспер. паразитол. и мед. зоологии, т. VII, М.: Медгиз, 1951, с. 244—276.
- Олсуфьев Н. Г., Дунаева Т. Н.* Эпизоотология (природная очаговость) туляремии.— В кн.: Туляремия. М.: Медгиз, 1960, с. 136—206.
- Олсуфьев Н. Г., Дунаева Т. Н.* Природная очаговость, эпидемиология и профилактика туляремии. М.: Медицина, 1970, 270 с.
- Орлов В. Н.* Кариосистематика млекопитающих. М.: Наука, 1974, 206 с.
- Павловский Е. Н.* О природной очаговости инфекционных и паразитарных болезней.— Вестн. АН СССР, 1939, т. 10, с. 98—108.

- Павловский Е. Я.* Природная очаговость трансмиссивных болезней в связи с ландшафтной эпидемиологией зооантропонозов. М.; Л.: Наука, 1964, 211 с.
- Павловский Е. Н., Токаревиц Л. Н.* Птицы и инфекционная патология человека. Л.: Медицина, 1966, 277 с.
- Панина Т. В.* Зоологическая и эпидемиологическая характеристика природных очагов геморрагической лихорадки с почечным синдромом в Тульской области. Автореф. канд. дис. (ИЭМ им. Н. Ф. Гамалеи). Тула, 1974, 26 с.
- Пантелеев П. А.* Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. М.: Наука, 1968, 254 с.
- Панфилов Д. В.* Географическое распространение функционально-биоценологических групп насекомых на территории СССР.— В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука, 1966, с. 39—52.
- Пейсахис Л. А.* К патогенезу чумы у серых сурков. Сообщение 1 и 2.— Труды Среднеаз. противочумн. ин-та. Алма-Ата, 1958, т. 4, с. 81.
- Перфильев П. Л.* Москиты (семейство Phlebotomidae). Фауна СССР. Насекомые двукрылые, т. 3, вып. 2. М.; Л.: Наука, 1966, 382 с.
- Пестрякова Т. С., Суковатова Л. М., Иголкин Н. И., Гынгазов А. М.* Природные очаги токсоплазмоза в среднем Приобье.— В кн.: Вопросы природной очаговости болезней, вып. 4. Алма-Ата, 1971, с. 65—72.
- Петрищева П. А.* Москиты (Phlebotomus) в различных ландшафтных зонах СССР. Сообщение I. Москиты в жарких пустынях Средней Азии.— Журн. общ. биол., 1946, т. 7, № 1, с. 65—83.
- Петрищева П. А.* Методы изучения и профилактика лейшманиозов и москитной лихорадки. М.: Медгиз, 1961, 260 с.
- Петрищева П. А.* /Ред. Биологические взаимоотношения кровососущих членистоногих с возбудителями болезней человека. М.: Медицина, 1967.
- Петрищева П. А.* Взаимоотношения возбудителей природноочаговых болезней с кровососущими членистоногими и позвоночными животными.— В кн.: Итоги развития учения о природной очаговости болезней человека и дальнейшие задачи. М.: Медицина, 1972, с. 37—67.
- Петрищева П. А., Левкович Е. Н.* Японский энцефалит.— В кн.: География-природноочаговых болезней человека в связи с задачами их профилактики. М.: Медицина, 1969, с. 238—259.
- Петров М. П.* Пустыни земного шара. Л.: Наука, 1973, 435 с.
- Петров П. А.* К экологии полевой мыши в Волго-Ахтубинской пойме.— В кн.: Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 1968, с. 33—38.
- Петров П. А., Эйгелис Ю. К., Адамян А. О.* Экологические особенности обыкновенных полевков Закавказского нагорья как носителей чумы.— В кн.: Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, 1966, с. 143—146.
- Петрунина О. М.* Течение чумы у больших песчанок (*Rhombomys opimus* Licht.) при экспериментальном заражении.— Труды Среднеаз. н.-и. противочумн. ин-та. Алма-Ата, 1951, вып. 1, с. 17—25.
- Пилипенко В. Г., Щекина Т. А., Голубев П. Д., Тифлова Л. А.* О факторах природной очаговости туляремии в зоне интенсивного земледелия Ставропольского края.— Труды н.-и. противочумн. ин-та Кавказа и Закавказья, 1959, вып. 2, с. 295—337.
- Пилипенко В. Г., Щекина Т. А.* Некоторые итоги многолетнего изучения структурных особенностей природного очага туляремии степного типа в Ставропольском крае.— В кн.: Переносчики особо опасных инфекций и борьба с ними. Ставрополь, 1970, с. 483—498.
- Пинигин А. Ф., Петухов О. С., Кокоуров А. П.* Северный олень как резервуар бруцеллезной инфекции.— В кн.: Вопросы эпидемиологии и эпизоотологии особо опасных инфекций. Кызыл, 1968, с. 198—204.
- Плятер-Плохоцкий К. А.* К биологии и экологии *Apodemus agrarius mant-schuricus* и динамика ее размножения.— Вестн. Дальневост. фил. АН СССР, 1936, № 19, с. 93—111.
- Повалишина Т. П.* Об эпидемиологии боливийской геморрагической лихорад-

- ки.—В кн.: Актуальн. пробл. вирусологии и профилактики вирусн. забо-
! леваний: М.: Медицина, 1972, с. 322—323.
- Повалишина Т. П., Чумаков М. П., Дзагуров С. Г., Шаталова И. И.* Эпидемиологические особенности очага геморрагической лихорадки с почечным синдромом (ГЛПС) в Калининской обл.—Труды Ин-та полиомиелита и вирусн. энцефалитов, 1968, т. 12, с. 461—471.
- Логосян А. Р.* О географическом распространении и экологии горного слепца в Армении.—Докл. АН Арм.ССР, 1946, т. 6, № 4, с. 115—119.
- Покровская В. И.* Псевдотуберкулез в Новгородской области.—Труды ин-та эпидемиол. и микробиол. им. Пастера, 1973, т. 12, с. 162—166.
- Попов В. А.* Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань, 1960, 468 с.
- Попов В. В., Зуевский А. П.* Фауна эктопаразитов ондатры Тюменской области.—В кн.: Ондатра Западной Сибири. Новосибирск, 1966, с. 72—73.
- Попов В. В., Гецольд С. Г., Зуевский А. П.* и др. О смешанных зимних эпизоотиях туляремии, омской геморрагической лихорадки и лептоспироза среди ондатр в Тюменской области.—В кн.: Ондатра Западной Сибири. Новосибирск, 1966, с. 152—156.
- Портенко Л. А., Кищинский А. А., Чернявский Ф. М.* Млекопитающие Корякского нагорья.—Материалы по распределению численности, биологии и экономическому значению млекопитающих. М.; Л., 1963, с. 1—130.
- Лоспелова-Штром М. В.* Клещи-орнитодорины и их эпидемиологическое значение. М.: Медгиз, 1953, 236 с.
- Постричева О. В., Рыбалко С. И., Амиреев С. А., Турлыбеков Ж. Т.* К вопросу распространения зоонозных инфекций среди промысловых животных Казахстана.—В кн.: Вопросы природной очаговости болезней. Алма-Ата, 1970, вып. 3, с. 34—48.
- Раков Н. В.* Материалы по экологии слепушонки в Юго-Восточном Казахстане и способы борьбы с ней.—Труды Республ. станции защиты растений, Алма-Ата, 1955, т. 2, с. 103—130.
- Ралль Ю. М.* Грызуны и природные очаги чумы. М.: Медгиз, 1960, 224 с.
- Ралль Ю. М.* Природная очаговость и эпизоотология чумы. М.: Медицина, 1965, 362 с.
- Ревин Ю. В.* О биологии северной пищухи (*Ochotona hyperborea*) на Олекмо-Чарском нагорье (Якутия).—Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 7, с. 1075—1082.
- Ременцова М. М., Постричева О. В., Рыбалко С. И.* Бруцеллез промысловых животных. Алма-Ата, 1969, 154 с.
- Решетник Е. Г.* Материалы до вивчення систематики географічного поширення та екології слісаяу (Spalacidae) в УРСР.—36. рн. праць. Зоол. муз. АН УРСР, 1941, т. 24, 23—95.
- Розанова Г. Н., Елкин Ю. М., Галоян В. О.* и др. Изучение в эксперименте трансмиссивного механизма циркуляции возбудителя чумы из Закавказского нагорья среди обыкновенных полевок.—В кн.: Проблемы особо опасных инфекций, вып. 5 (27), Саратов, 1972, с. 31—37.
- Романова Г. А.* К экологии домашней ' мыши на северо-восточном крае ее ареала.—Экология, 1970, № 1, с. 98—99.
- Романова Г. А.* Экологические особенности синантропных грызунов Якутии.—В кн.: Первый Междунар. конгр. по млекопитающим, т. 2. М.: ВИНТИ, 1974, с. 164—165.
- Ромашов В. А.* Основные заболевания речных бобров, их распространенность и меры борьбы с ними.—Труды Воронежск. зап., 1969, вып. 16, с. 238—253.
- Рошин В. В., Айкимбаев М. А.* и др. К вопросу об инфекционной чувствительности степных сурков к туляреминому микробу.—В кн.: 5-я научн. конф. противочумн. учрежд. Ср. Азии и Казахстана, вып. 2. Алма-Ата, 1969, с. 164.
- Рубина М. А.* Некоторые черты экологии ласки по наблюдениям в Московской области.—Бюлл. МОИП, отд. биол., 1960, т. 65, № 4, с. 27—33.

- Руденчик Ю. В., Ермилов А. П. Многолетние колебания эпизоотической активности Среднеазиатского равнинного очага чумы.— В кн.: Проблемы особо опасных инфекций, вып. 1 (41). Саратов, 1975, с. 15—22.
- Сазонова О. Н. Блохи млекопитающих лесной зоны Европейской част» СССР.— Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та. Зоология, 1963, т. 126, № 6, с. 135—212.
- Сакаль Н. Н., Москалец И. Д. Псевдотуберкулез среди зайцев на территории Закарпатья.— В кн.: Проблемы особо опасных инфекций, вып. 2(30), Саратов, 1973, с. 180—183.
- Сардар Е. А. О восприимчивости общественных и обыкновенных полевков к чумной инфекции.— Труды н.-и. противочумн. ин-та Кавказа и Закавказья, 1956, вып. 1, с. 199—213.
- Свешишкова Н. Н. Млекопитающие — носители лептоспир в природных очагах различных зоогеографических областей.— Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 10, с. 1514—1525.
- Свириденко П. А. Распространение, питание и эпидемиологическое значение полевой мыши.— Докл. АН СССР, 1944, т. 42, вып. 2, с. 100—104.
- Свириденко П. А. Про поширения размножения і загибель полевой мыши *Arodemus agrarius* Pall.— Труды Ин-та зоол. АН УССР, 1949, т. 2, с. 18—47.
- Свириденко П. А. Размножение и колебания численности желтогорлой мыши.— Труды Ин-та зоол. АН УССР, 1951, т. 6, с. 46—76.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Цикличность в популяциях лесных полевков.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1970, т. 75, вып. 2, с. 11—26.
- Сердокова Г. В. Иксодовые клещи фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, 122 с.
- Середина В. И. Материалы по выделению лептоспир от обыкновенного хомяка и крота.— ЖМЭИ, 1954, № 7, с. 100.
- Сидорова Г. А. К эпидемиологии и эпизоотологии кожного лейшманиоза сельского типа в Каршинском оазисе Узбекской ССР. III. К вопросу о сезоне заражения лейшманиозом большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.).— Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1961, т. 30, № 5, с. 599—603.
- Скалон В. Н. Наблюдения над образом жизни даурского цокора в Монголии.— Уч. зап. Монгол. ун-та, 1946, т. I, № 1, с. 46—62.
- Скалон В. Н. Речные бобры Северной Азии. М.: Изд-во МОИП, 1951, 201 с.
- Слепцов В. М. К биологии уссурийской мыши-малютки (*Micromys minutus-ussuricus* Bagg-Nam.).— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 2. М.: Изд-во МОИП, 1947, с. 69—100.
- Смирнов В. П. К эпидемиологии чумы в МНР.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1961, вып. 1, с. 15—18.
- Смирнов П. К. Эколого-физиологическое исследование некоторых видов грызунов. Л.: Наука, 1968, 134 с.
- Снигиревская Е. М. О биологии азиатской лесной мыши (*Arodemus speciosus*).— Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 8, с. 1221—1227.
- Соколов В. Е. Применение полупроводниковых термосопротивлений для изучения температуры нор зверей и гнезд птиц.— Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 10, с. 1553—1559.
- Соколов В. Е. Систематика млекопитающих. Отряды: зайцеобразных, грызунов. М.: Высшая школа, 1977, 494 с.
- Соколов В. Е., Положихина В. Ф. Микроклимат гнезд птиц и норы грызунов в условиях песчаной пустыни.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1964, № 1, с. 45—51.
- Соколов В. Е., Скурят Л. Н. Рост и развитие большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.).— Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 12, с. 1860—1868.
- Солдаткин И. С., Асенов Г. А., Руденчик Ю. В. Численность, размножение и смертность домовых мышей оазиса низовьев Аму-Дарьи — В кн.: Грызуны и борьба с ними, вып. 6. Саратов, 1959, с. 79—89.

- Солдаткин И. С., Северова Э. А.* К вопросу о возможности развития эпизоотии чумы среди больших песчанок в зимний период.— В кн.: Проблемы особо опасных инфекций, вып. 4 (14). Саратов, 1970, с. 124—128.
- Соломонов Н. Г.* Очерки популяционной экологии грызунов и зайца-беляка в Центральной Якутии. Якутск, 1973, 248 с.
- Сомов Г. П.* Дальневосточная скарлатиноподобная лихорадка (эпидемический псевдотуберкулез).— В сб.: Дальневосточная скарлатиноподобная лихорадка. Владивосток, 1974, с. 3—11.
- Соснина Е. Ф.* Паразиты сони-полчка в Кавказском заповеднике.— Уч. зап. ЛГУ, серия биол., 1949, вып. 19, с. 128—144.
- Соснина Е. Ф., Тихвинская М. В.* Зараженность вшами водяной полевки в Волжско-Камском крае.— Паразитология, 1969, т. 3, № 4, с. 292—300.
- Сосницкий В. И., Попова Е. М.* Эпидемиологическое значение ондатры как источника лептоспироза в Архангельской области.— В кн.: Вопр. инфекц. патологии (природно-очаговые болезни). Омск, 1971, с. 185—188.
- Сочава В. Б.* Темнохвойные леса.— В кн.: Растительный покров СССР, т. I. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 139—217.
- Сочава В. Б., Семенова-Тян-Шанская А. М.* Широколиственные леса.— В кн.: Растительный покров СССР, т. I. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 365—440.
- Стальмакова В. А.* Грызуны Кара-Кумов, их экология и хозяйственное значение.— В кн.: Пустыни СССР и их освоение, т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 756—782.
- Стариков А. Е.* Материалы по экологии домашней мыши на юге Урало-Эмбинского междуречья во время эпизоотии чумы.— В кн.: Эпидемиология и эпизоотология особо опасных инфекций. М.: Медицина, 1965, с. 40—55.
- Столбов Н. М., Шайман М. С, Галимов В. Р.* и др. Эндемические риккетсиозы диких теплокровных животных Западно-Сибирской равнины.— В кн.: Вопр. инфекц. патол. Омск, 1971, с. 135—139.
- Страутман Е. И.* Ондатра в Казахстане. Алма-Ата, 1963, 231 с.
- Страутман Е. И., Шубин И. Г.* К биологии степной пеструшки и узкочерепной полевки в Северном Казахстане.— Труды Ин-та зоол. АН Каз. ССР, 1960, т. 13, с. 45—53.
- Суворова Л. Г., Тушикова Н. В., Фарафанова Г. В.* Роль различных видов мелких млекопитающих в прокормлении личинок и нимф таежного клеща в очаге клещевого энцефалита восточноевропейских южнотаежных лесов.— В кн.: Клещевой энцефалит и вирусные геморрагические лихорадки. Омск, 1963, с. 219—222.
- Судейкин В. А.* Миграции серых крыс в условиях большого города.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 13. М.: Изд-во МГУ, 1976, с. 41—85.
- Сурков В. С., Гайдукова Н. С.* К структуре очагов псевдотуберкулеза на Сахалине.— В кн.: Проблемы особо опасных инфекций, вып. 3 (25). Саратов, 1972, с. 199—203.
- Сыроечковский Е. Е., Рогачева Э. В.* Животный мир СССР. М.: Мысль, 1975, 439 с.
- Сюзюмова Л. М.* Эпизоотологическая оценка отдельных элементов ландшафта лесостепного Зауралья.— Труды Ин-та биол. Уральск. ФАН СССР, 1960, вып. 19, с. 145—154.
- Тавровский В. А., Егоров О. В., Кривошеев В. Г.* и др. Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971, 660 с.
- Таги-Заде Т. А., Алекперов Ф. П.* Природные очаги лептоспирозов в юго-восточной части Азербайджанской ССР.— Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 5, с. 767—772.
- Таги-Заде Т. А., Алекперов Ф. П., Борисова Л. П.* Природные очаги лептоспироза в Нагорно-Карабахской автономной области.— Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 12, с. 1857—1863.
- Тарасевич И. В.* Лихорадка цуцугамуши.— В кн.: География природноочаго-

- вых болезней человека в связи с задачами их профилактики. М.: Медицина, 1969, с. 153—166.
- Тарасов П. П.* К экологии монгольской пищухи.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1950а, т. 35, вып. 6, с. 35—42.
- Тарасов П. П.* О некоторых биологических особенностях хангайского тарбагана.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1950б, т. 8, с. 128—132.
- Тарасов М. П.* Грызуны юго-восточной части Монгольского Алтая и прилегающей Гоби.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1958, т. 19, с. 60—71.
- Тарасов П. П.* Факторы укоренения чумы среди сурков.— Труды Среднеазиатск. противочумн. ин-та. Алма-Ата — Фрунзе, 1961, т. 7, с. 7—17.
- Тарасова В. Е., Шамова А. М.* К оценке роли монгольской пищухи в природной очаговости чумы.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1966, т. 24, с. 8—19.
- Темботов А. К.* Полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.)—вредитель посева кукурузы.— Уч. зап. Кабардино-Балк. гос. ун-та, 1962, вып. 16, с. 121—123.
- Тимофеева Л. А., Головачева В. Я.* Выделение возбудителя чумы и другой патогенной микрофлоры в Забайкальском чумном очаге.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та. Чита, 1961, т. 2, с. 105—106.
- Тимофеева А. А., Евсеева Т. И., Щербина Р. Д.* и др. Псевдотуберкулезная инфекция на юге Сахалина.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1969, вып. 8, с. 149—151.
- Тимофеева Л. А., Саран М., Сотникова А. Н.* и др. Итоги изучения биологических свойств монгольских штаммов чумного микроба, выделенного в 1960—1972 гг.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1974, вып. 10, с. 108—112.
- Тихомиров Б. А.* Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, 104 с.
- Тихомиров Б. А., Шамурин В. Ф., Норин Б. Н.* Изучение тундровых биогеоценозов.— В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974, с. 251—266.
- Токсоплазмоз животных. Алма-Ата, 1965, 523 с.
- Топачевский В. А.* Фауна СССР. Млекопитающие, т. 3, вып. 3. Слепышовые (*Spalacidae*). Л.: Наука, 1969. 247 с.
- Троп И. Е., Чуловский И. К.* Сальмонеллезы синантропных и диких грызунов и птиц в Омской области.— В кн.: 10-е совещ. по паразитар. пробл. и природноочаговым болезням, вып. 1. М., 1959, с. 243—244.
- Тропик Н. Н.* Прошлое распространение большой песчанки в Волго-Уральском междуречье и ее вероятное эпизоотологическое значение.— Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 1, с. 110—116.
- Тушикова Н. В.* Экология домашней мыши средней полосы СССР.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 2. М.: Изд-во МОИП, 1947, с. 5—67.
- Тушикова Н. В., Емельянова Л. Н.* К методике учета леммингов на неогороженных площадках.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1975, т. 80, вып. 1, с. 65—75.
- Тушикова Н. В., Коновалова Э. А.* Размножение и смертность рыжих полевков в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 10. М.: Изд-во МГУ, 1971, с. 145—171.
- Тушикова Н. В., Кулагин С. М.* Новое лабораторное животное.— Зоол. журн., 1952, т. 31, вып. 3, с. 476—478.
- Тушикова Н. В., Кулик И. Л.* Суточная активность мышей и ее географическая изменчивость.— Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 2, с. 433—442.
- Тушикова Н. В., Разумова О. В.* Колебания численности мелких млекопитающих липовых раменей Кировской области.— В кн. Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. М., 1964, с. 104—105.

- Тушикова Н. В., Шведов А. П. К вопросу о систематическом положении, распространении и экологии алтайской высокогорной полевки.—Бюлл. МОИП, отд. биол., 1961, т. 66, вып. 6, с. 5—14.
- Узаков У. Я. Иксодовые клещи Узбекистана. Ташкент, 1972, 304 с.
- Ульянова Н. И. К вопросу о природной очаговости псевдотуберкулеза.—ЖМЭИ, 1961, № 12, с. 87—91.
- Усов Я. Л., Привалов В. Н., Разборова М. М. Эпизоотия чумы на грызунах в Центральных и Южных Кызылумах в 1951—1955 гг.—В кн.: Природная очаговость и эпидемиол. особо опасных инфекц. забол. Саратов, 1959, с. 161—169.
- Устюжина И. М., Устюжин Ю. А. О численности и характере распределения блох монгольской пищухи на различных территориях.—Докл. Иркутск, привоуч. ин-та, 1971, вып. IX, с. 221—222.
- Фадеев Г. С. Размножение домовых мыши в культурном ландшафте Илийской котловины.—В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 9. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 231—239.
- Фадеев Г. С., Голубева К. П., Зайцева В. М. О роли мышевидных грызунов в распространении блох песчанок в Илийской котловине.—Бюлл. МОИП, отд. биол., 1967, т. 72, вып. 3, с. 152.
- Федина О. А., Ширанович П. И. Блохи большой песчанки в Приилийских песках.—В кн.: Эктопаразиты. М., 1950, вып. 2, с. 129—138.
- Федоров В. Н., Rogozin И. И., Фенюк Б. К., Профилактика чумы. М.: Медгиз, 1955. 230 с.
- Федоров В. Н., Фенюк Б. К., Тихомирова М. М. Эпизоотия чумы в Западной Туркмении в 1953 г.—В кн.: Природная очаговость и эпидемиол. особо опасных инфекц. забол. Саратов, 1960, с. 122—141.
- Федорова Н. И. Эпидемиология и профилактика Ку—риккетсиоза. М.: Медицина, 1968. 251 с.
- Федорова Т. Н. Результаты вирусологического изучения эпизоотии омской геморрагической лихорадки у ондатры в Западной Сибири.—В кн.: Ондатра Западной Сибири. Новосибирск, 1966, с. 136—140.
- Фенюк Б. К. Экологические факторы очаговости и эпизоотологии чумы грызунов. 2. Значение второстепенных носителей чумы.—Труды науч. конф., поев. 25-летию ин-та «Микроб». Саратов, 1944, с. 40—48.
- Фенюк Б. К., Флегонтова А. А., Яшук А. П. Эпизоотия чумы на мышевидных грызунах в Волго-Ахтубинской пойме в 1937—1938 гг.—В кн.: Грызуны и борьба с ними. Саратов, 1959, вып. 6, с. 154—171.
- Фенюк Б. К., Федоров В. Н., Тихомирова М. М. Некоторые итоги изучения природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении.—В кн.: Вопр. природн. очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении. Ашхабад, 1960, с. 5—21.
- Фенюк Б. К., Осолинкер Б. Е., Лалазаров А. А. и др. Эпизоотия чумы среди домовых мышей в низовьях р. Урала в 1958—1959 гг.—В кн.: Особо опасные и природноочаговые инфекции. М.: Медгиз, 1962, с. 4—21.
- Фенюк Б. К., Радченко А. Г., Жернова И. В. Массовое размножение краснохвостой песчанки в Западной Туркмении в 1953 г.—В кн. 3-я экол. конф. Тез. докл., ч. 3. Киев, 1954, с. 192—195.
- Флинт В. Е. К биологии хомячка Роборовского.—Бюл. МОИП, отд. биол., 1960, т. 65, вып. 5, с. 98—101.
- Флинт В. Е. О биологии длиннохвостого хомячка.—Зоол. журн., 1966, т. 45^а № 3, с. 471—474.
- Флинт В. Е., Головкин А. Н. Очерк сравнительной экологии хомячков Тувы.—Бюлл. МОИП, отд. биол., 1961, т. 66, вып. 5, с. 57—77.
- Фолитарек С. С./Ред. Экология водяной крысы и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск: СО, Наука, 1971, 415 с.
- Формозов А. Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. М.: Изд-во МОИП, 1946. 141 с.

- Формозов А. Н. Очерк экологии мышевидных грызунов, носителей туляремии. М.: Изд-во МОИП, 1947. 93 с.
- Формозов А. Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука, 1976. 310 с.
- Формозов А. Н., Наумов Н. П., Кирис И. Д. Экология белки. М.; Л., 1934. 127 с.
- Ханкишев А. М. Случай выделения *Listeria monocytogenes* у дикой свиньи, джейрана и зайца.— Ветеринария, 1959, № 12, с. 39—40.
- Харитоновна Н. Н., Леонов Ю. А. Омская геморрагическая лихорадка. Новосибирск, 1978. 220 с.
- Херувимова И. А., Ячменев Н. И. Патогенная флора грызунов Калининградской области.— Труды Ин-та эпидемиол. и микробиол. им. Пастера, 1967, т. 31, с. 133—138.
- Ходашова К. С. Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 130 с.
- Ходашова К. С. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных.— В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука, 1966, с. 7—38.
- Чернов Ю. И., Ходашова К. С., Злотин Р. И. Наземная зоомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения.— Журн. общ. биол., 1967, т. 28, № 2, с. 188—197.
- Чернышев В. И. К распространению и биологии высокогорной или серебристой полевки в Таджикистане.— Докл. АН Тадж. ССР, 1956, вып. 16, с. 73—78.
- Чернявский Ф. Б. Механизмы регуляции численности лемминговых популяций.— В кн.: Материалы по экол. мелких млекопит. Субарктики. Новосибирск, 1975, с. 13—33.
- Чинболд Л. Природные очаги чумы в горах Гурбан-Сайхан.— В кн.: Междунар. и нац. аспекты эпиднадзора при чуме. Иркутск, ч. 1, 1975, с. 28—30.
- Чистяков А. А., Валова Г. П. Материалы к изучению природной очаговости лептоспирозов на крайнем севере Тюменской области.— Сб. научн. работ Тюменск. н.-и. ин-та краевой и инфекц. патол., 1965, т. 1, с. 198—204.
- Чугунов Ю. Д. Млекопитающие Гобийского Алтая.— Зоол. журн., 1962, т. 41, вып. 11, с. 1719—1730.
- Чумаков М. П., Беляева А. П., Гагарина А. В., Славина Н. С. Выделение и изучение штаммов возбудителя омской геморрагической лихорадки.— В кн.: Эндемические вирусные инфекции. М., 1965, с. 327—344.
- Чумаков М. П., Беляева А. П., Гагарина А. В. и др. Ондатра как источник заражения лабораторного персонала омской геморрагической лихорадкой и вопрос о ее роли в эпидемиологии этой болезни.— В кн.: Эндемические вирусные инфекции. М., 1965, с. 409—415.
- Чунихин С. П. Введение в экологию арбовирусов.— В кн.: Мед. вирусология. Труды Ин-та полиомиелита и вирусных энцефалитов, 1973, т. 21, вып. 1, с. 7—88.
- Шалдыбин Л. С. Гельминты серых полевков (*Microtus*) фауны Советского Союза.— Уч. зап. Горьк. зап. ин-та, 1972, вып. 3, с. 3—22.
- Шамова А. М. Случай выделения чумных и псевдотуберкулезной культур из грызунов на территории энзоотического очага чумы.— Изв. Иркутск. гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1959, т. 21, с. 63—67.
- Шамурин В. Ф., Александрова В. Д., Тихомиров Б. А. Продуктивность тундровых сообществ.— В кн.: Ресурсы биосферы, вып. 1. Л.: Наука, 1975, с. 12—24.
- Шарапов М. В. Формирование микрофлоры (нормальной и патогенной) ондатры.— В кн.: Ондатра Западной Сибири. Новосибирск, 1966, с. 82—91.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. I. Млекопитающие. Свердловск, 1963. 131 с.
- Шейкина М. В. Роль домашних мышей в поддержании сезонного контакта меж-

- ду человеком и грызунами песков.— В кн.: Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. 19, вып. 2. Саратов, 1940, с. 203—221.
- Шеханов М. В.* Естественное носительство позвоночными фауны СССР возбудителей болезней человека.— ММЭ, т. 12. М., 1970, с. 262—J273.
- Шидловский М. В.* Малоазиатская горная мышь в родентофауне Грузии.— Труды Ин-та зоол. АН Груз. ССР, 1953, т. 12, с. 135—168.
- Шишляева-Матова З. С.* Продолжительность течения кожного лейшманиоза у больших песчанок (*Rhombomys opimus* Licht.) и ее зависимость от сезона заражения песчанок.— Мед. паразитол. и паразитарные болезни, 1966, т. 35, № 1, с. 85—91.
- Ширанович П. И., Молодовский А. В., Осолинкер Б. Е.* и др. О микроклимате нор большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.).— Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 8, с. 1245—1254.
- Шкилев В. В.* К экологии домовых мышей Маньчжурии.— изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1958, т. 19, с. 83—91.
- Шкилев В. В.* Показатели к прогнозу численности мышевидных грызунов в Приморском крае.— Докл. Иркутск, противочумн. ин-та, 1962, вып. 4, с. 127—131.
- Шмидт-Нильсен К.* Животные пустынь. Л.: Наука, 1972, 308 с.
- Штильмарк Ф. Р.* Материалы о динамике населения лесных мышевидных грызунов в Теллермановской дубраве.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1962, т. 67, вып. 2, с. 17—23.
- Штильмарк Ф. Р.* Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна.— В кн.: Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М.: Наука, 1965, с. 5—52.
- Шубин И. Г.* К экологии монгольской пищухи в Казахском нагорье.— Труды Ин-та зоол. АН Каз. ССР, 1959, т. 10, с. 113—132.
- Шубин И. Г.* Динамика возрастного состава малой и палассовой пищух.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1966, т. 71, вып. 4, с. 27—33.
- Щеглова А. И.* Физиологические приспособления млекопитающих пустыни, Л.: Наука, 1976. 151 с.
- Щеглова Е. Я.* Туляремийные заболевания в г. Ташаузе в 1945—1947 гг.— Труды Туркм. противочумн. ст., 1958, т. 1, с. 183—188.
- Щекунова З. И., Демин Е. П., Демина Г. И.* Эпизоотия чумы на пищухах в Западной Монголии.— Изв. Иркутск, гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Востока, 1963, т. 25, с. 17—24.
- Щепотьев Н. В.* Рост численности мелких мышевидных грызунов на территории Нижнего Поволжья осенью и зимой 1956/57 года.— В кн.: Грызуны и борьба с ними, вып. 6. Саратов, 1959, с. 143—153.
- Щепотьев Н. В.* Очерки распространения и стадийного размещения некоторых видов мышевидных грызунов в Нижнем Поволжье.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 12. М.: Изд-во МГУ, 1975, с. 62—97.
- Эйгелис Ю. К., Алиев М. Н., Ленцицкий А. З., Мамедзаде У. А.* Современная структура и история природных очагов чумы в Закавказье.— В кн.: Проблемы особо опасных инфекций, вып. 4 (14). Саратов, 1970, с. 58—62.
- Юдаков А. Г., Николаев И. Г.* Некоторые данные по биологии маньчжурского зайца.— В кн.: Фауна и экология наземных позв. юга Дальн. Востока СССР. Труды биолого-почв. ин-та ДВИЦ АН СССР, 1974, т. 17 (120), с. 65—74.
- Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г.* Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск, 1976. 270 с.
- Ющенко Г. В.* Некоторые закономерности эпидемиологии псевдотуберкулеза.— ЖМЭИ, 1970, № 7, с. 54—57.
- Яковлев М. Г., Колесников И. М.* Некоторые новые данные по распространению и экологии предкавказского хомяка в Ростовской области.— Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 3, с. 693—700.
- Янголенко Е. И.* Экология слепышей рода *Spalax* и их хозяйственное значение на Буковине. Автореф. канд. дис. Львов, 1965. 19 с.

- Янушевич А. И., Айзин Б. М., Кыдыралиев А. К. и др. Млекопитающие Киргизии. Фрунзе: Изд-во Илим, 1972. 462 с.
- Янчев Я. Изследования върху хелминтофауната на дивния заек *Lepus europaeus* Pall. в България.—Изв. Зоол. ин-та с Музей, 1973, т. 38, с. 67—78.
- Яценко Е. Н. Питание прометеевой полевки (*Prometheomys scharoschnikovi* Sat).—Уч. зап. Сев.-Осет. пед. ин-та, 1957, т. 21, вып. 1, с. 89—92.
- Яценко Е. Н. К биологии прометеевой полевки (*Prometheomys scharoschnikovi* Sat).—Уч. зап. Сев.-Осет. пед. ин-та, 1958, т. 23, № 1, с. 185—193.
- Яценко Е. Н. Размножение прометеевой полевки (*Prometheomys scharoschnikovi* Sat) — Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 6, с. 916—919.
- Ademczyk K., Petruszewicz K. Dynamics, diversity and intrapopulation differentiation of a free-living population of house mouse.—*Ekol. polska*, 1966, A-14, N. 36, p. 725—740.
- Anderson P. Tularemia.—VII Intern. Congr. Game Biologist. Helsinki, 1967.
- Anderson S., Jones J. K. Recent mammals of the world. A synopsis of families. N. Y., 1967, 453 p.
- Armstrong C. Some recent research in the field of neurotropic viruses with especial reference to lymphocytic choriomeningitis and herpes simplex.—*Milit. Surg.*, 1942, vol. 91, N 2, p. 129.
- Baltasard M., Bahmanyar M., Mojidi Ch., Seydian B. La foye de peste du Kurdistan.—*Bull. World Health Organiz.*, 1952, vol. 5, N 4, p. 441.
- Bardoš V. The role of mammals in the circulation of Tahyna virus.—*Folia parasitol.*, 1975, vol. 22, N 3, p. 257—264.
- Berry R. J. The ecology of an island population of the house mouse.—*J. Anim. Ecol.*, 1968, vol. 37, N 2, p. 445—470.
- Blanc G., Bruneau J. Étude épidémiologique dans la forêt de Nefic.—*Arch. Inst. Pasteur. Marocco*, 1956, vol. 5, N 5, p. 87—200.
- Bodenheimer F. S. The ecology of mammals in arid zones. Human and animal ecology. Paris: UNESCO, 1955, p. 100—137.
- Borg K. L'étude du gibier en Suede. Conseil intern. de la chasse. Lausanne, 1960, p. 103—110.
- Borg K. Sylvatic pseudotuberculosis in Scandinavia.—Intern. Symp. Pseudotuberculosis, Paris, 1967, vol. 9, p. 129—132.
- Borg K., Hanco E., Krunajevic T., Nilsson N., Nilsson P. On tularemia in the varying hare (*Lepus timidus* L.).—*Nord. veterinarmel*, 1969, vol. 21, N 2, p. 95—104.
- Bowier G. Observations sur les maladies du gibier et des animaux sauvages faites en 1965—1966.—*Schweiz. Arch. Tierheilk.*, 1967, v. 109, N 7, p. 404—409.
- Bowier G. Quelques maladies du gibier transmission à l'homme et aux animaux domestiques.—*J. Forest. Suisse*, 1970, vol. 121, N 9, p. 697—702.
- Bowier G., Burgisser H., Schneider P. Observation sur les maladies du gibier, des oiseaux et poissons faites en 1955—1956.—*Schweiz. Arch. Tierheilk.*, 1957, vol. 99, N 8, p. 461—477.
- Broadbooks H. E. Ecology and distribution of the picas of Washington and Alaska.—*Amer. Midland Natur.*, 1965, vol. 73, N 2, p. 299—335.
- Brummer-Korvenkontio M. Arboviruses in Finland. V. Serological Survey of Antibodies Against Inkoo Virus (California Group) in Human, Cow, Reindeer and Wildlife Sera.—*Amer. J. Trop. Med. and Hyg.*, 1973, vol. 22, N 5.
- Bulmer M. G. Phase relations in the ten year cycle.—*J. Anim. Ecol.*, 1975, vol. 44, N 2, p. 609—621.
- Burgdorfer W., Newhouse V. F., Pickens E. G., Lackman D. B. Ecology of Rocky Mountain spotted fever in western Montana. 1. Isolation of *Rickettsia rickettsii* from wild mammals.—*Amer. J. Hyg.*, 1962, vol. 76, N 3, p. 293—301.
- Cappucci D. T., Jr., Emmons R. W., Sampson W. W. Rabies in an fox squirrel.—*J. Wildlife Diseases*, 1972, vol. 8, N 4, p. 340—342.

- Christiansen M., Stim I.* Toxoplasmosis in hares in Denmark.—Lancet, 1951, vol. 260, p. 1202—1203.
- Collins B. G., Bradshaw S. D.* Studies on the metabolism, thermoregulation and evaporative water losses of two species of Australian rats, *Rattus villosissimus* and *Rattus rattus*.—Physiol., Zool., 1973, vol. 46, N 1, p. 1—21.
- Daniel M.* Effects of the microclimate on nest parasites of the bank vole, *Clethrionomys glareolus*, in summer season.—Prizodoved. pr. Ustavu CSAV Brne, 1970, vol. 4, N 2, 52 p.
- Daniel M. J.* Bionomics of the shiprat (*Rattus rattus*) in a New Zealand indigenous forest.—N. Z. J. Sci., 1972, vol. 15, N 3, p. 313—341.
- Danielova V., Hajkova Z., Kolman J., Malkova D., Minar I., Smetana A.* Results of virological examination of mosquitoes in Southern Moravia in 1962—1964.—Cs. epidemiol., microbiol., immunol., 1966, vol. 15, N 3, p. 178—184.
- Davis D. H. S.* Ecology of wild Rodent Plague.—Ecological studies in Southern Africa.—Monogr. biol., 1964, vol. XIV, p. 301—314.
- Delany M. J., Neal B. R.* Breeding seasons in rodents in Uganda.—J. Reprod and Fert., 1969, Suppl. N 6, p. 229—235.
- Deoras P. J.* Rat. menace and how to fight it.—Pesticides, 1975, vol. 9, N 8 p. 38—43.
- Diesch S., Crawford R., McCulloch W.* Top T.—New Engl. J. Med., 1967, 276 838.
- Dieterlen F.* Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivusee — Gebietes (Congo). T. 1. Ein Beitrag zum Problem der Populations dynamik in den Tropen.—Z. Saugetierk., 1967, Bd. 32, N 1, S. 1—44.
- Dvorac J.* Myxomatoza kralkiu v cislech.—Chovatel, 1973, vol. 12, (1), p. 9—10.
- Edward F. B.* Red squirrel disease.—Vet. Rec, 1962, vol. 74, N 26, p. 739—749.
- Ellerman Q. R., Morrison-Scott T. C. S.* Cheeklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. London, 1951, 810 p.
- Farhang-Azad A.* The flea fauna of Iran. IX. Distribution and Hosts.—Bull. Soc pathol. exot, 1970, vol. 63, N 1, p. 107—126.
- Farhang-Azad A., Neronov V.* The flea fauna of the great gerbil (*Rhombomys opimus* Licht.) in Iran.—Folia parasitol., 1973, vol. 20, p. 343—351.
- Ferris G. F., Stojanovich C. J.* The sucking lice.—In: Memoirs of the Pacific Coast Entomol. Soc. 1951, vol. 1, San Francisco, 320 p.
- Festetics A.* Ahrenmaushigel in Osterreich.—Z. Saugetierk., 1961, Bd. . 26, N2, S. 112—125.
- Flint W. E. [Флинт В. Е.]* Die Zwerghamster der Palaarktischen Fauna. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt, 1966, 99 S.
- Fuller W. A., Martell A. M., Smith R. F., Speller S.* High-arctic lemming — *Dicrostonyx torquatus* groenlandicus.—Canad. J. Zool., 1975, vol. 53.
- Gaisler J., Zapletal M.* Osidleni stohu drobnymi savci na jiznim Slovensku a v nekterych oblastech Moravy.—Zool. listy, 1964, vol. 13, N 3, p. 193—206.
- Gewalt W.* Das Eichhornchen. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt, 1956. 56 S.
- Gibson R. N.* Reproduction of the house mouse, *Mus musculus* L., in the Christchurch area.—Mauri ora, 1973, vol. 1, p. 43—48.
- Gratz N. G.* Urban rodent-borne disease and rodent distribution in Israel and neighboring countries.—Isr. J. Med. Sci., 1973, vol. 9, N 8, p. 969.
- Green J. R., Fertig D. S.* Water sources for house mice living in salt marshes.—Physiol., Zool., 1972, vol. 45, N 2, p. 125—129.
- Haines H., Ciskowski C., Harms V.* Acclimation to chronic water restriction in: the wild house mouse *Mus musculus*.—Physiol. Zool., 1973, vol. 46, N 2, p. 110—128.
- Haines H., Schmidt-Nielsen K.* Water deprivation in wild house mice.—Physiol. Zool., 1967, vol. 40, N 4, p. 424—431.
- Hamar M., Suteu G., Sutova M., Tuta A.* Determination of the underground track and the effectiveness of some gassing methods against *Spalax leucodon* Nordm. by means of Co⁶⁰ labelling.—Publ. OEPP, 1970, vol. 58, p. 165—170.

- Hanlon J. J. The urban environment in the genesis of disease.—AIAA Paper, 1971, N 540, 4 p.
- Hay J. Bruceloza zajecy w Polsce.—Med. wet., 1960, vol. 16, N 10, p. 577—581.
- Hoare C. A. The Trypanosomes of mammals.—Oxford; Edinburg: Blackwell Sci. Publ., 1972, 749 p.
- Hoeppel C. Die malaische Waldratte, *Rattus tiomaius* (Miller) als Olpalmenschädling und ihre Bekämpfung.—Tropenlandwirt, 1973, Apr., Bd. 74, S. 35—42.
- Holmgren E. B., Tunevall G. Ratbite fever.—Scand. J. Infect. Diseases, 1971, vol. 2, N 1, p. 71—74.
- Hoogstraal H., Heyneman D. Leishmaniasis in the Sudan Republic. 30. Final epidemiologic report.—Amer. J. Trop. Med. and Hyg., 1969, vol. 18, N 6. Pt 2, p. 1091.
- Hubert W. T. Yersiniosis in mammals and birds in the United States.—Amer. J. Trop. Med. and Hyg., 1972, vol. 21, N 4, p. 458—463.
- Infectious diseases of wild mammals/Ed. J. W. Davis et al. Ames Iowa: Iowa State Univ. Press, 1970. 421 p.
- Jellison W. Siphonaptera: the genus *Oropsylla* in North America.—J. Parasitol., 1945, vol. 31, N 2, p. 83—97.
- Karlović M., Aleraj Z. Ein Überblick über die bisherigen Tularämiefälle bei Hasen in nordwestlichen Gebieten Jugoslawiens.—Z. Jadwiss., 1973, Bd. 19. N 3, S. 137—140.
- Kartman L. Historical and oecological observations on plague in the United States.—Trop. and Geogr. Med., 1970, vol. 22, p. 257—275.
- Kawamichi T. Daily Activities and Social Pattern of two Himalayan Pikas, *Ochotona macrotis* and *O. roylei*, Observed at Mt. Everest.—J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. VI Zool., 1971, vol. 17, N 4, p. 587—609.
- Kawecki Z., Wysoczynska H. Isolation of strains in tick encephalitis from *Microtus arvalis* in the Szczecin district.—Büll. Inst. medic. morsk., 1958, vol. 9, N 1-2, p. 5—10.
- Klinger K. Parasiten als wegberaiter von Infektionskrankheiten bei Wildtieren.—Schweiz. Z. Fortw., 1970, Bd. 121, N 9, S. 697—702.
- Kostron K., Hřomas J. Příčiny hynutí zajiců v odchytovis zaričenich.—Acta univ. agr., 1970, vol. 28, N 1, p. 128—131.
- Kostrowicki A. S. Regionalizacja zoogeograficzna Palearktyki w oparciu o faune motyli tzw. wiekszych (Macrolepidoptera).—Pr. geogr., 1965, N 51, 99 p.
- Krebs C. J. The lemming cycle at Baker Lake, Northwest territories during 1959—1965.—Arctic. Inst. North. Amer. Tech. paper., 1964, N 5, p. 1—104.
- Kucheruk V. V. [Кучерук В. В.] Synanthropic Rodents and their Significance in the transmission of Infections.—Theoretical questions of natural foci of diseases. Prague, 1965, p. 353—366.
- Lainson R., Shaw I. I. Leishmaniasis of the New World: taxonomic problems.—Brit. Med. Bull., 1972, vol. 28, N 1, p. 44—48.
- Lewis R. E. Notes on the geographical distribution and host preferences in the order Siphonaptera: 6, Ceratophyllidae.—J. Med. Entomol., 1975, vol. 11, N 6, p. 658—676.
- Losinski T., Chwałibog I., Kempsky W., Lewkowicz H., Owadiuk Z., Wisniewski B. Badania nad bruceloza zajeci.—Med. wet., 1972, vol. 28, N 6, p. 331—334.
- Lund Mogens. Social mechanisms and social structure in rats and mice.—Ecol. Bull., 1975, N 19, p. 255—260.
- Matoušek Z. Pseudotuberculosa lovné zvěře a dalších zvířat.—Veterinarství, 1973, vol. 23, N 2, p. 86—87.
- McDiarmid A. Some infectious diseases of free-living wildlife (in Britain).—Brit. vet. J., 1965, vol. 121, N 6, p. 245—257.
- McClintock D. Squirrels of North America. New York; London: Van Nostrand, 1970, 184 p.

- McLean D. M., Best J. B., Mahalingam S.* et al. Powassan virus: summer infection cycle.—*Canad. Med. Assoc. J.*, 1964, vol. 91, N 26, p. 1360—1362.
- McLean D. M., Smiil P. A., Livingstone S. E.* et al. Powassan virus: vernal-spread during 1965.—*Canad. Med. Assoc. J.*, 1966, 94, N 11, p. 532—536.
- McLulich D. A.* Fluctuations in the numbers of the varying hare (*Lepus americanus*). Toronto, 1937, 136 p.
- Mead-Briggs A. R., Vaughan J. A.* The differential transmissibility of mixoma virus strain of differing virulence grades by the rabbit flea *Spilopsyllus cunicule* (Dale).—*J. Hyg.*, 1975, vol. 75, N 2, p. 237—247.
- Meyer K.* The prevention of plague in the light of newer knowledge.—*Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1947, vol. 48, p. 429—467.
- Millar J. S.* Evolution of litter-site in the pika, *Ochotona princeps* (Richardson).—*Evolution*, 1973, vol. 27, N 1, p. 134—143.
- Miller J. S., Zwickel F. C.* Determination of age structure and mortality of the pika *Ochotona princeps* (Richardson).—*Canad. J. Zool.*, 1972, vol. 50, N 2.
- Missone X.* African and Indo-Australian Muridae. Evolutionary trends.—*Musee Royal de TAfrique centrale. Tervuren, Belgique Annales, ser. IN-8°, Sci. zool.*, 1969, N 172, 219 p.
- Mollaret H. H.* L'infection a bacille de Malassez et Vignal (Pseudotuberculosis).—*Seminare intern, lutte contre la peste. URSS*, 1967, 13 p.
- Morgan B. B.* The seasonal occurrence of tularemia in the North Central States.—*Hum. Biol.*, 1941, vol. 13, p. 334—349.
- Morris D.* The mammals. A guide to the living species. London: Warwik Lane., 1965, 448 p.
- Murray E.* Transaction 13th Scand. Congr. Pathol., Microbiol., Febr. 1—3, 1961. Copenhagen, Discussion, 1962, p. 172.
- Nadim A., Faghth M.* The epidemiology of cutaneous leishmaniasis in the Isfahan province of Iran. I. The reservoir. II. The human disease.—*Trans. Roy. Soc. Trop. Med. and Hyg.*, 1968, vol. 62, N 4, p. 534—549.
- Newhouse V. F., Burgdorfer W., McKiel J. A., Greegson I. M.* California encephalitis virus. Serologie survei of small wild mammals in northern United States and southern Canada and isolation of additional strains.—*Amer. J. Hyg.*, 1963, vol. 78, N 1, p. 123—129.
- Newsome A. E.* A population study of house-mice temporarily inhabiting a South Australian wheatf.eld.—*J. Anim. Ecol.*, 1969, vol. 38, N 2, p. 341.
- Newsome A. E.* The ecology of house-mice in cereal haystacks.—*J. Anim. Ecol.*, 1971, vol. 40, N 1, p. 1—16.
- Newsome A. E., Orowcroft P.* Outbreaks of house-mice in South Australia in 1965.—*CSIRO Wildlife Res.*, 1971, vol. 16, N 1, p. 41—47.
- Niethammer J.* Zur Taxonomie und Ausbreitungsgeschichte der Hausratte (*Rattus rattus*).—*Zool. Anz.*, 1975, Bd. 194, N 5—6, S. 405—415.
- Nikolle C., Manceaux L.* Sur une protozoaire nouveau du gondii.—*C. r. Acad. sci.*, 1909, vol. 148, p. 369—372.
- Nilsson A., Karlsson K.* *Listeria monocytogenes* isolations from animals in Sweden during 1948—1957.—*Nord Veterinarmed.*, 1959, vol. 11.
- Pagan E. F., McMahon K. L., Bowen R. E.* Complement-fixing antibodies for *R. rickettsii* in serum of black-tailed jack-rabbit.—*Public Health Rept.*, 1961., vol. 76, N 12, p. 1120—1122.
- Pearson O. P.* Hystory of two local outbreaks of feral house mice.—*Ecology** 1963, vol. 44, N 3, p. 540—549.
- Pitelka F.* Cyclic pattern in lemming populations near Barrow, Alaska.—*Arctic Inst. North Amer.*, Technical paper 25, 1973, p. 199—215.
- Pollitzer R.* Plague. Geneve, 1954, 698 p.
- Popp L.* Eine Feldfiberepidemie bei Erbsen.—*Z. Hyg. und Infekt.* 1950, Bd. 131, M. 3, p. 54—72.
- Quadagno D. M.* Home range s'ze in feral house mice.—*J. Mammal.*, 1969, vol. 49, N 1, p. 149—151.

- Rausch R. L., Huntley B. /., *Hi ulceus I. O.* Notes on *Pasteurella tularensis* from a vole *Microtus oregonomus* Pall, in Alasca.—*Canad. J. Microbiol.*, 1969, vol. 15, N 1, p. 47-55.
- Rodents in desert environments/Ed. J. Prakash, P. K- Ghosh. The Hague: W. Junk., 1975, 628 p.
- Rosicky B., Sebek Z. To the evolution of natural foci of *Leptospira grippotyphosa* in Central Europe.--*Folia parasitol.*, 1974, vol. 21, N 1, p. 11-20.
- Rowe F. P., Taylor E. J. The numbers of harvest-mice (*Mycromys minutus*) in corn - ricks.—*Proc. Zool. Soc. London*, 1964, vol. 142, N 1, p. 181-185.
- Rowe F. P., Taylor E. J., Chudley A. H. J. The numbers and movements of house - mice (*Mus musculus*) in the vicinity of four corn-ricks.—*J. Anim. Ecol.*, 1963, vol. 32, Febr., p. 87-97.
- Ross J. Myxomatosis and the Rabbit—*Brit. Vet.*, 1972, vol. 128, N4, p. 172-176.
- Seeliger H. *Listeriose*. Leipzig, 1968, 152 S.
- Serafinski W. *Ekologiczne podstawy systematyki podgatunkowej myczy domowej (Mus musculus L.)*.—*Ekol. polska*, 1963, B9, N 2, p. 95-101.
- Shorten M. *Squirrels*. London: Collins, 1954, 212 p.
- Silva R., Andrado R., Lima R. *Importancia dos animais sinantropicos no controle da endemia chagasica*.—*Rev. saude publica*, 1975, vol. 9, N 3, p. 371-381.
- Simpson D. J. H. *Arboviruses and free-living wild animals*.—*Diseases in free-living wild animals*. *Simp. Zool. Sol. London*, 1969, N 24, p. 13-28.
- Snyder R., Christian D. *Reproductive cycle and litter size of the southern woodchuck*.—*Ecology*, 1960, N 41, p. 647-656.
- Szederjei A., Szederjei M., Studinka L. *Hasen, Rebhihner, Fasanen*. Berlin, 1959, 397 S.
- Thenus E. *Qrundzuge der Verbreitungsgeschichte der Saugetire*.—*Jena: Fischer*, 1972, 345 S.
- Thorpe B. D., Sldevell R. W., Johnson D. E., Smart K. L., Parker D. D. *Tularemia in the wildlife and livestock on the Lake, Desert Region 1951-through 1964*.—*Amer. J. Trop. Med. and Hyg.*, 1965, vol. 14, N 4, p. 622-637.
- Traub R., Wissemann C L. *The ecology of chigger - borne Rickettsiosis (scrub typhus)*.—*J. Med. Entomol.*, 1974, vol. 11, N 3, p. 237-303.
- Tropilo J. *Rozpoznawanie brucelozy zajecy na podstawie oględzin poujowych*.—*Med. wet.*, 1967, vol. 23, N 7, p. 422-426.
- Tropilo J., Mol. H. *Wlasnosci aglutynacyjne surowicy zajecy dla Pasteurella tularensis i palczek Brucella*.—*Med. wet.*, 1965, vo. 21, N 4, p. 210-211.
- Tworec R., Serokowa D. *Wyosobnie palczki Brucella suis z zajaca*.—*Prz. epidemiol.*, 1956, vol. 4, p. 369-370.
- Venables L., Leslie P. *The rat and mouse populations of the corn ricks*.—*J. Anim. Ecol.*, 1942, vol. 11, N 1, p. 44-68.
- Vest E. D., Lundgren D. L., Parker D. D., Johnson D. E., Morse E. L. et al. *Results, of five-year survey for certain exoootic diseases in the fauna of western Utah*.—*Amer. J. Trop. Med. and Hyg.*, 1965, 14, 1, 124-135.
- Walker E. P. *Mammals of the world. V. II*. Baltimore: The Johns Hopkins Press, 1964, p. 647-1500.
- Weidenmüller H. *Fallwilduntersuchungen 1950-1970*.—*Tierarztl. Umschau*, 1971, vol. 26, N 6, p. 201-203.
- Whitaker J. O., Jr. *Food of Mus musculus, Peromyscus maniculatus bairdi and Peromyscus leucopus in Vigo County, Indiana*.—*J. Mammal.*, 1966, vol. 47, N 3, p. 473-486.
- Wobeser G. *Tetanus in a Gray Squirrel*.—*Bull. Wildlife Disease Assoc.*, 1969, 5, N 1, p. 18-19.
- Wood A. J., Nichimura T. *Energy and water requirements in the house mouse (Mus musculus)*.—*Canad. J. Physiol. and Pharmacol.*, 1968, vol. 46, N 4, p. 617-620.
- Zembrzusi K- *Pierwsze w Polsce przypadki tularemii*.—*Prz. epidemiol.*, 1954, vol. 8, N 1, p. 31-36.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение (В. В. Кучерук)	3
Часть I	
БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗОНАЛЬНЫХ ЛАНДШАФТОВ И ИХ ОЦЕНКА КАК СРЕДЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ЗООНОЗОВ	8
Особенности тундры как среды обитания млекопитающих и среды функционирования связанных с ними паразитарных систем (В. В. Кучерук)	8
Особенности лесных ландшафтов как среды обитания млекопитающих и среды функционирования связанных с ними паразитарных систем (И. Л. Кулик)	19
Особенности степей как среды обитания млекопитающих и среды функционирования связанных с ними паразитарных систем (В. В. Кучерук)	43
Часть II	
СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАК НОСИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ	50
Отряд Lagomorpha Brandt, 1855 — зайцеобразные (Т. Н. Дунаева)	50
Семейство Leporidae Gray, 1821—заячьи (Т. Н. Дунаева)	51
Семейство Lagomyidae Lilljeborg, 1866—пищухи (А. Д. Бернштейн)	68
Отряд Rodentia Bowdich, 1821—грызуны (В. В. Кучерук)	83
Семейство Cricetidae Rochebrune, 1883 — хомякообразные (В. В. Кучерук)	86
Подсемейство Gerbillinae Alston, 1876 — песчанки (И. Л. Кулик)	87
Rhombomys opimus Lichtenstein, 1823 — большая песчанка (Г. А. Корнеев)	91
-Meriones libycus Lichtenstein, 1823—краснохвостая песчанка (И. Л. Кулик)	103
Подсемейство Microtinae Miller, 1896 — полевки (В. В. Кучерук)	107
Род Microtus Schrank, 1798 — серые полевки (И. Л. Кулик)	108
Надвид Microtus arvalis Pallas, 1779 — обыкновенная полевка (Т. Н. Дунаева)	111
Microtus oeconomus Pallas, 1779 — полевка-экономка (Е. В. Карасева)	121
Роды Lemmus Link, 1795, Myopus Miller, 1910, Dicrostonyx Gloger, 1841—лемминги (Т. Н. Дунаева)	129
Род Alticola Blanford, 1881 — азиатские высокогорные полевки (И. Л. Кулик)	133
Arvicola terrestris Linnaeus, 1758—водяная полевка (П. А. Пантелеев, А. А. Варшавский)	135
Род Lagurus Gloger, 1841—пеструшки (Ю. А. Дубровский)	145
Ondatra zibethica Linnaeus, 1758 — ондатра (И. Л. Кулик)	149
Род Clethrionomys Tilesius, 1850 — рыжие, или лесные полевки (Н. М. Окулова, Ю. А. Мясников)	158

Protheomys schaposchnikovi Satunin, 1901 — прометеева полевка (И. Л. Кулик)	165
Род Ellobius Fischer, 1814 — слепушонки (Ю. А. Дубровский)	166
Подсемейство Myospalacinae Lilljeborg, 1866 — цокоры (В. В. Кучерук)	168
Подсемейство Cricetinae Murray, 1866 — хомяки (В. В. Кучерук)	171
Cricetus cricetus Linnaeus, 1758 — обыкновенный хомяк (Е. В. Карасева)	176
Семейство Muridae Gray, 1821 — мыши и крысы (И. Л. Кулик)	182
Род Apodemus Kaup, 1829 — лесные и полевые мыши (Н. А. Никитина)	188
Лесные мыши рода Apodemus (Н. А. Никитина)	188
Apodemus agrarius Pallas, 1771 — полевая мышь (Е. В. Карасева)	194
Род Mus Linnaeus, 1758 (И. Л. Кулик)	203
Mus musculus Linnaeus, 1758 — домовая мышь (И. Л. Кулик)	204
Micromys minutus Pallas, 1771 — мышь-малютка (Н. А. Никитина)	219
Род Rattus Fischer, 1803 — обыкновенные крысы (Ю. А. Дубровский)	222
Rattus norvegicus Berkentheut, 1769 — серая крыса (пасюк) (Ю. А. Дубровский)	228
Rattus rattus Linnaeus, 1758 — черная крыса (Ю. А. Дубровский)	234
Семейство Castoridae Gray, 1872 — бобровые (Н. А. Никитина)	236
Семейство Myocastoridae Miller et Gidley, 1918 — нутриевые (Н. А. Никитина)	240
Семейство Myoxidae Gray, 1821 — сони (И. Л. Кулик)	242
Семейство Seleviniidae Argiripulo et Vinogradov, 1939 — селевинии или боялычные сони (И. Л. Кулик)	246
Семейство Platanthomyidae Miller et Gidley, 1918 — колючие сони (И. Л. Кулик)	246
Семейство Ctenodactylidae Zittel, 1893 — гунди (И. Л. Кулик)	246
Семейство Zapodidae Coues, 1875 — мышовки и прыгунчики (И. Л. Кулик)	247
Семейство Spalacidae Gray, 1821 — слепышовые (Н. А. Никитина)	250
Семейство Pteromyidae Brandt, 1855 — летяговые (И. Л. Кулик)	254
Pteromys volans Linnaeus, 1758 — летяга обыкновенная (И. Л. Кулик)	254
Семейство Sciuridae Gray, 1821 — белки (И. Л. Кулик)	256
Подсемейство Sciurinae Baird, 1857 — настоящие белки (И. Л. Кулик)	256
Род Sciurus Linnaeus, 1776 — белки (И. Л. Кулик)	256
Sciurus vulgaris Linnaeus, 1776 — белка обыкновенная (И. Л. Кулик)	257
Подсемейство Marmotinae Rossok, 1923 — наземные белки (В. В. Кучерук)	260
Род Marmota Frisch, 1775 — сурки (Д. И. Бибиков)	261
Естественное носительство возбудителей болезней человека представителями отрядов зайцеобразных (Lagomorpha) и грызунов (Rodentia) фауны СССР (М. В. Шеханов)	280
Литература	294

МЕДИЦИНСКАЯ ТЕРИОЛОГИЯ
(Серия «Вопросы териологии»)

*Утверждено к печати
всесоюзным териологическим обществом*

Редактор *А. С. Артамошин*
Редактор издательства *Т. Я. Маркова*
Художественный редактор *Н. И. Власик*
Технический редактор *Р. Г. Грузинова*
Корректор *Ф. А. Дебабов*

ИБ № 7477

Сдано в набор 09.10.78
Подписано к печати 23.02.79
Т-02668. Формат 60X90/16.
Бумага типографская № 2
Гарнитура литературная
Печать высокая
Усл. печ. л. 20,5. Уч.-изд. л. 23.1
Тираж 1650 экз. Тип. Зак. 4333
Цена 3 р. 80 к.

Издательство «Наука»
М7864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная, ул., 94а

2-я типография издательства «Наука»
42109», Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

8080



THE UNIVERSITY OF CHICAGO PRESS